HAL open science

Facteurs influençant les stratégies de recherche alimentaire des oiseaux marins : une approche comportementale

Julien Collet

▶ To cite this version:

Julien Collet. Facteurs influençant les stratégies de recherche alimentaire des oiseaux marins : une approche comportementale. Sciences de l'environnement. Université de La Rochelle, 2018. Français. NNT : . tel-02127243v1

HAL Id: tel-02127243
https://hal.science/tel-02127243v1

Submitted on 9 Aug 2019 (v1), last revised 13 May 2019 (v2)

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITÉ DE LA ROCHELLE

ÉCOLE DOCTORALE
Euclide

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé,
UMR 7372 CNRS – Univ. La Rochelle

THÈSE

présentée par :

Julien COLLET

Soutenue le 18 Octobre 2018
pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université de La Rochelle

Discipline : Biologie de l'Environnement, des Populations, Ecologie

Facteurs influençant les stratégies de recherche alimentaire des oiseaux marins : une approche comportementale

devant le JURY composé de:

Frédéric MERY	Directeur de recherche CNRS (HDR), CNRS Gif-sur-Yvette, Rapporteur
Olivier DURIEZ	Maître de conférences (HDR), Univ. Montpellier 2, Rapporteur
Henri WEIMERSKIRCH	Directeur de recherche CNRS, Univ. de La Rochelle, Directeur de thèse
Sophie BERTRAND	Directrice de recherche IRD, IRD Sète, Examinatrice
Samantha PATRICK	Maître de conférences, Université de Liverpool (UK), Examinatrice
Vincent RIDOUX	Professeur d'Université, Université de La Rochelle, Examinateur

Savoir écouter, c'est posséder, outre le sien, le cerveau des autres.

Attribué à Léonard de Vinci (1452 – 1519)

Préambule :

Sur une ile au cœur de l'Océan Austral, un jour pluvieux et venteux de mars, un poussin d'albatros hurleur éclot. C'est un nid parmi tant d'autres dans la colonie établie là-bas, mais un nouveau bec à nourrir pour un couple de voyageurs au long cours. Pendant les premières semaines de vie du poussin, ses parents vont se relayer : pendant que l'un va chercher du ravitaillement en mer, l'autre reste au nid apporter chaleur et sécurité au poussin. Tous les deux ou trois jours les parents se relaient et échangent leur place. A chaque nouveau départ de la colonie, l'adulte doit décider où partir chercher sa nourriture en mer. De la pertinence de sa décision, et de sa rapidité à trouver suffisamment de nourriture, dépend la survie de son poussin. L'investissement est conséquent. En cas d'échec l'adulte ne pourra réessayer de se reproduire que l'année suivante, voire deux ans plus tard, le temps de refaire ses réserves et de retrouver des conditions saisonnières favorables. Ces oiseaux se nourrissent de calmars et de poissons, morts ou vivants, qu'ils capturent en se posant à la surface de l'eau. Où aller dans ce vaste océan pour augmenter ses chances d'en trouver ? Peut-on se permettre d'être difficile et de négliger des opportunités en mer dans l'espoir d'en trouver de meilleures plus tard ? Peut-on se fier à sa mémoire pour retrouver des proies? A partir de quand arrêter la recherche, se contenter de ce qu'on a trouvé et rentrer au nid ? Ce type de décisions fait le quotidien de ces inlassables vagabonds des océans.

Plusieurs mois plus tard, les parents exténués espacent de plus en plus leurs retours au nid. Il leur faut se préserver leurs maigres réserves énergétiques après les efforts éprouvant de l'élevage du jeune poussin. Les adultes restent de plus en plus longtemps en mer, laissant leur poussin seul au nid de longs jours. Celui-ci a maintenant la taille d'un adulte, et il finit par se lancer : il effectue ses premiers vols de grand albatros. Très vite il quitte la colonie. Chez certaines autres (rares) espèces, les poussins font des vols d'essai autour de la colonie pendant quelques mois, tout en continuant à se faire nourrir tous les soirs par leurs parents. Mais tôt ou tard, les poussins de chaque espèce vont finir par se confronter à leur tour à cet impératif vital : obtenir soi-même sa nourriture dans l'environnement, pour pouvoir survivre, puis après quelques années passées en mer, pour tenter de se reproduire à leur tour, et démarrer un nouveau cycle. Certaines stratégies seront innées, pour d'autres, le poussin devra apprendre à se les forger, ou disparaitre.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Frédéric Méry et Olivier Duriez d'avoir accepté de prendre le temps d'évaluer ce manuscrit de thèse en qualité de rapporteurs, et Sophie Bertrand, Samantha Patrick et Vincent Ridoux d'avoir accepté de faire partie du jury de soutenance en tant qu'examinateurs. Je suis sincèrement honoré et heureux d'avoir pu ainsi recueillir vos avis sur mes travaux et mes idées, et je mesure la chance d'avoir eu un jury si diversifié dans ses expertises.

Cette thèse aura été pour moi l'occasion d'assouvir deux des passions qui m'accompagnent depuis l'enfance : la description de la faune sauvage et la compréhension de « l'intelligence animale ». Des passions d'un petit banlieusard de la région parisienne, qui a d'abord dévoré des bouquins, noté avidement toutes les espèces mentionnées dans les documentaires animaliers à la télé, et visité des zoos, avant de finir par prendre des jumelles et aller découvrir nos voisins de palier là-dehors, parce qu'on n'apprend pas que dans les livres.

Pour cette raison je tiens à remercier Henri Weimerskirch du fond du cœur. Merci pour ta confiance, pour l'immense liberté que tu m'as donné à explorer les questions que j'avais. Merci d'avoir gardé ta patience face à ma tête de mule et à mes cheminements intellectuels tortueux, merci pour tes conseils avisés que je finis toujours par suivre quoi que j'en dise. Merci de m'avoir donné la chance, très tôt alors que je n'avais aucune expérience, d'aller observer de plus près ces majestueux oiseaux. Merci pour tes relectures nombreuses de ce manuscrit, et plus généralement pour ta grande disponibilité malgré tes activités nombreuses. Enfin merci pour le très grand confort matériel que tu m'as fourni tout au long de cette thèse, pour les financements de nombreuses conférences, et bien sûr pour avoir partagé avec moi ce jeu de données extraordinaire.

Merci à tous ceux qui ont permis par leur travail de constituer ce jeu de données : les VSC de l'IPEV dans les TAAFs, Aurélien Prudor dans les tropiques, Dominique Besson Karine Delord et Sam Patrick pour la gestion des données. Merci à Tim, Sue et Gaspard pour les moments partagés en cabane à Crozet.

Je remercie également Xavier Bonnet et Christophe Guinet à la direction du laboratoire de m'avoir accueilli et fait en sorte que cette thèse puisse se dérouler dans de bonnes conditions matérielles. Merci à Paco Bustamante, Isabelle Hirsch et Jennifer de la Corte Gomez de l'école doctorale pour le travail d'accompagnement que vous avez faits auprès de nous autres doctorants, votre disponibilité et votre soutien. Un énorme merci à Dominique Besson pour l'appui administratif indispensable à Chizé! Merci en général à toute l'équipe du laboratoire qui fait vivre ce petit centre perdu dans la forêt, avec une mention particulière pour Christophe et Arnaud au restaurant.

Cette thèse est le fruit d'une longue formation, d'idées mûries depuis de longues années à travers des stages successifs qui tous ont apporté leur pierre à l'édifice. Pour cela je remercie tout d'abord l'ENS Lyon pour le support financier et la grande liberté offerte pendant les 4 ans de

formation et les 3 ans de thèse. Merci à Pierre Joly et Ioan Negrutiu pour leurs réflexions à côté de la science. Merci à Antoine Corbin et Jean-Nicolas Volff pour la liberté offerte pour les rapports biblio et les stages. Enfin un grand merci à Nathalie Alazard-Dany pour le soutien sans faille au projet de césure, sans lequel cette thèse et bien d'autres choses n'auraient pas vu le jour.

Merci à Stéphanie Jénouvrier de m'avoir mis le pied à l'étrier. La première impression est souvent déterminante et ce stage de deux mois avec toi m'a certainement donné envie de continuer !

Merci à Fred Méry, à nouveau, de m'avoir fait découvrir le monde « merveilleux » des droso ! Merci pour ta sympathie, ton humanité, ton intelligence et ta curiosité sans failles ! Ce stage a été déterminant pour moi, j'espère ne pas avoir trahi ta filiation dans ce manuscrit de thèse.

Merci à Sam Patrick, de m'avoir supporté deux fois un mois en cabane à Crozet ! Merci de m'avoir fait découvrir le whisky single malt. Je ne sais pas si je dois te remercier pour la découverte de la pizza ananas thon olive. Merci de m'avoir formé au biologging, merci pour ton souci constant du respect du bien-être des oiseaux. Merci pour ton implication, tes relectures et tes conseils sur mes premiers articles scientifiques !

Merci infiniment à l'équipe de Tsaobis, Alice, Alex, Elise, tous les autres et évidemment Guy. Merci de m'avoir accueilli parmi les volontaires de terrain, et m'avoir permis de constater de première main ce que c'est d'étudier le comportement en milieu sauvage.

Thanks Guy for the ultimate perfect mentorship while I was in London. I hope (I'm sure) we'll eventually get this manuscript published. I thank you infinitely for your constant support and kindness, your repeated invitations to this wonderful Tsaobis family, I hope we will continue to work together in the future.

Many thanks to Keith Hamer, Jude Lane and James Grecian for the opportunity to discover and work on Northern Gannets. Thanks Keith for the efforts on the long-due manuscript.

Merci à Simon Benhamou. Merci pour ta franchise, pour ta bonne humeur, pour tes idées, pour ton accueil chaleureux au CEFE, pour cette « collaboration » fructueuse, même si j'ai le sentiment que je n'étais pas forcément nécessaire à sa réalisation ! Merci également pour ton invitation au colloque SFECA. C'est toujours un plaisir d'échanger mes idées avec toi !

Merci à toute l'équipe pédagogique à l'ULR ! Tout particulièrement Gilles, Mickaël, Virginie, Florence et Karine ; pour votre accueil chaleureux et vos aides précieuses. Merci beaucoup pour cette aventure d'enseignement qui m'a beaucoup apportée.

Merci à toute l'équipe de l'AREB 2017 !!! On a travaillé dur, on a tout déchiré, et en plus on s'est éclaté ! Merci à vous pour la belle aventure collective, humaine et professionnelle !!!

Enfin merci à Yann Tremblay, David Grémillet, Jérôme Fort et Christophe Barbraud pour vos remarques critiques pendant mon comité de thèse de « mi-parcours ». Merci à David Grémillet et à Bénédicte pour cette belle mission en Afrique du Sud.

Je pense avoir fait le tour des remerciements professionnels, mais une thèse c'est aussi une tranche importante de vie. J'ai eu un soir ce débat sur qui remercier à la fin d'une représentation théâtrale, œuvre collective à engagement très personnel, tout comme une thèse. Contrairement au point de vue qu'on me proposait, je ne pense pas pouvoir dissocier mon apport personnel du soutien reçu des autres. Je ne donne le meilleur que lorsque je me sens porté. Je ne m'épancherai pas mais si vous êtes là en train de lire ces lignes, je pense que vous savez ce que je vous dois ☺

Merci à tous les Chizéens croisés qui font de la vie ici une expérience exceptionnelle ! Merci en particulier aux collocs successifs qui ont tous su adoucir mes nombreuses phases de doute pro et perso: Hélo (ui), Clo (j'ai hâte de refaire une plongée) et Lolo (coloc de bureau ça compte beaucoup), Flo (moi aussi je t'aime), Nathan (ahé hihou hein), Candice (been ouuui), Alex (le coloc parfait mais qui part juste en vacances au mauvais moment :p), et puis sur la fin quand il a fallu tout rédiger : Tim, William, Meumeu (you blewup my pob ?) et Gaétan de la casa de papel que besame mucho ! Merci Pierre d'être venu me chercher quand j'étais bien loin, Lucas pour ta générosité (et allez, pour tes blagues), Anaïs, Camille, Sam et Tom pour toutes ces « sorties cultures », merci Baptiste pour tout ce que tu organises, merci Alitché pour ce beau voyage, Juliette, Christophe, Rui, Sophie, Erika, et à vous tous qui m'avez envoyé vos encouragements notamment en fin de thèse. Une pensée aux « anciens », Rémi, Sophie, Carine, Licia, Paul, Seb ; aux encore plus anciens Guillemette, Simon et Monica ; et puis aux insaisissables Antho et Fanny pour ces voyages fantasmés :p.

Cette thèse n'aurait pas été possible si je n'avais pas pu m'échapper de Chizé régulièrement. Merci au Baluchon. Patrice, Océane, Cyril, Nicolas, vous faîtes un travail génial, bravo et merci. Merci aux résidents de l'Hôtel des Deux Mondes : Marine, Céline, Maxime, Gwendo, Fred, Bérangère, Antoine, Cédric et Steven, pour ces moments inoubliables et déterminants! Merci Angélique pour ton oreille bienveillante et ces beaux moments, merci à tous les petits camarades d'improvisation ! Je m'en vais mais j'espère qu'on n'en restera pas là et que j'aurais le plaisir de vous revoir !

Merci aux copains de la Rochelle, notamment Alice et Françoise. Merci à la team VBX : Cécile, Roro, Damdam, Mathieu, Claire, Maxence, Alix, Ronan, Lu. Je ne vous vois pas souvent mais je pense à vous. Merci aux copains montpelliérains Rémi et Anne-So. Merci JB pour cette longue amitié et nos randos annuelles. Merci Manu pour nos discussions passionnantes et inspirantes. Merci Alex pour toutes nos excursions et nos débats philo bien arrosés de fin de nuit. Votre amitié m'est précieuse.

Enfin les derniers remerciements vont évidemment à la « famille Collet ». Merci à mes parents et Guigui pour leur amour et leur soutien inconditionnel. Merci à Mat et à Domi, à papi, mamie, Ghislaine, Martial, Yana, Laurence, René pour tous ces supers moments passés et à venir !

Pour leur influence déterminante,
je dédie cette thèse à mes deux grands-pères.

Sommaire

Préambule : v

Remerciements vii

Sommaire x

I. Introduction 1

I.1. Approche théorique de l'écologie comportementale 4

I.2. Le cas des oiseaux marins 13

I.3. Synthèse : objectifs et argumentaire de la thèse 26

II. Sites, espèces et matériels d'études, et méthodes générales 29

II.1. Sites d'étude 30

II.2. Déploiements des balises de suivi des déplacements 33

II.3. Espèces étudiées et données utilisées 35

II.4. Définition d'un trajet et métriques utilisées 50

II.6. Données sur les bateaux de pêche 54

III. Théorie de la recherche 55

III.1. Objectifs et structure du chapitre 56

III.2. Les recherches locales spontanées de la marche de Lévy sont-elles utiles pour chercher des proies cryptiques ? 57

III.3. Quand faut-il s'attendre à une ligne droite ? Limites des études théoriques 62

III.4. Inférer les processus de recherche des oiseaux marins par l'étude des biais directionnels. 71

III.5. Conclusions du chapitre 73

IV. Stratégies de fidélité à large échelle spatiale 75

IV.1. Introduction 76

IV.2. Méthodes générales 81

IV.3. Comparaison des stratégies de fidélité des fous à pieds rouges et des frégates sur l'ile d'Europa 86

IV.4. Comparaison des stratégies de fidélité adultes et juvéniles chez deux espèces tropicales de l'ile d'Europa 91

IV.5. Comparaison des stratégies de fidélité adultes entre populations 96

IV.6. Discussion des résultats du chapitre 101

IV.8. Conclusions du chapitre 111

V. Réactions aux bateaux 113

V.1. Introduction 114

V.2. Distances de réactions : définition de la zone d'agrégation et de la portée de détection .. 122

V.3. Variations intra et interspécifiques de la réponse des albatros aux palangriers rencontrés 127

V.5. Influence de la persistance spatiale des bateaux sur la fidélité spatiale des albatros : rencontres opportunistes ou provoquées ? 133

V.6. Discussion des résultats du chapitre 138

V.7. Conclusions du chapitre 145

VI. Discussion Générale 147

VI.1. Stratégies d'approvisionnement des oiseaux marins à l'échelle du rayon de prospection 148

VI.2. Rayon de perception et approvisionnement des oiseaux marins 158

VI.3. Le cadre de l'écologie cognitive 163

VI.4. Comparaison aux stratégies d'autres organismes 166

VI.5. Conclusions et réflexions sur la conservation 168

Littérature citée 172

Annexes I

Annexe 1: Publication J. Theor. Biol. (2015) II

Annexe 2 : Scale-explicit Change-Point Test IX

Annexe 3 : Manuscrit soumis Am. Nat. XV

Annexe 4 : Manuscrit soumis Proc. Roy. Soc. B XLIII

Annexe 5 : Manuscrit en préparation LXVII

Annexe 6 : Publication Mar. Ecol. Prog. Ser. 2015 LXXXIX

Annexe 7: Publication Ecol. Evol. 2017 XCVI

Annexe 8: Publication Behav. Ecol. 2017 CIX

Annexe 9 : Manuscrit soumis Biol. Lett. CXX

Annexe 10 : Manuscrit accept. Sous rev. Mar Ecol. Prog. Ser. CXXXI

Annexe 11 : Analyses de sensibilité CLIX

Résumé CLXVII

Abstract CLXVIII

I. Introduction

Envol d'un Grand albatros pour un voyage en mer

Dans leurs activités quotidiennes les animaux, humains compris, doivent continuellement « prendre des décisions » (Danchin et al. 2005): où aller manger, quand prendre un peu de repos, qui choisir comme partenaire, etc… **Une « décision », consiste en une action réalisée à un moment** (par exemple : se mettre au lit, tourner à gauche), **quand il existait *a priori* plusieurs alternatives plausiblement réalisables d'un point de vue physique** (rester debout, faire demi-tour…).

De ces décisions découlent des conséquences, pour l'individu lui-même mais également pour son environnement physique, biologique et social (Figure I-1**)**. La somme des comportements individuels peut ainsi influencer de façon majeure les processus démographiques et écologiques à plus large échelle (accouplements non aléatoires dans les populations: Jennions & Petrie 1997, ex: échanges d'individus entre populations: Bowler & Benton 2005, taux d'exploitations des ressources dans l'environnement: Riotte-Lambert et al. 2017). Par exemple, des simulations théoriques ont montré que dans un environnement statique, si les individus se servent de leur mémoire pour décider où se nourrir, davantage de ressources seront consommées dans l'environnement par rapport à la situation où les individus se déplacent au hasard, ce qui pourra supporter la survie d'un plus grand nombre d'individus dans la population (Riotte-Lambert et al. 2017) au risque de surexploiter les ressources. **Comprendre comment les individus prennent leurs décisions peut ainsi se révéler essentiel à la compréhension des dynamiques écologiques.**

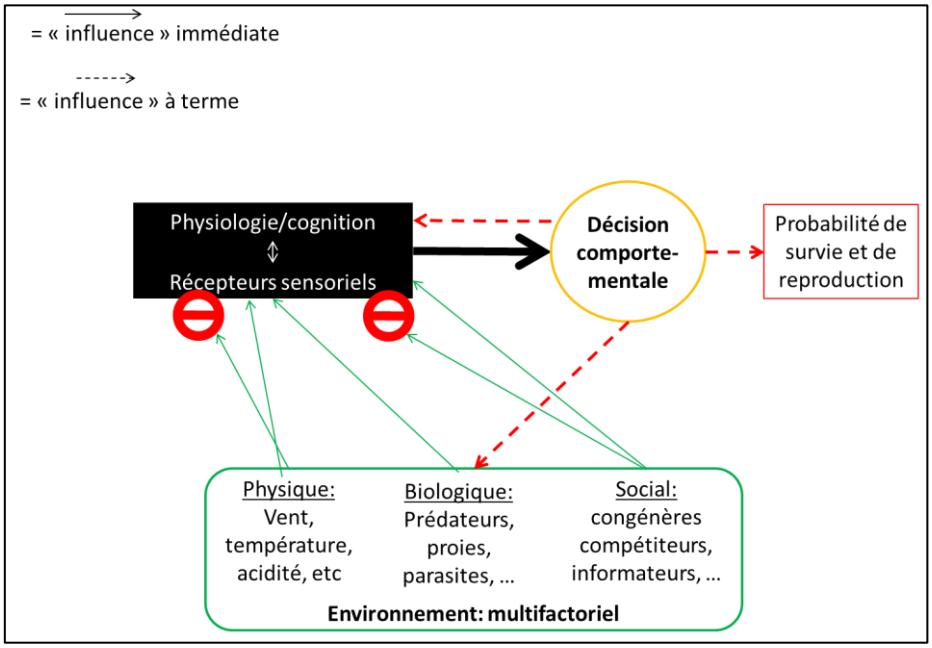


Figure I-1: Schéma des relations de cause à effet matérielles pour une décision prise entre plusieurs alternatives possibles, à un moment donné. L'influence de l'environnement sur la décision se fait via des processus neuraux et physiologiques, qui vont filtrer (ronds rouges barrés : indice environnemental non perçu et/ou non influent sur la représentation neuronale/physiologique) et interpréter la multitude de paramètre environnementaux avant de prendre une décision. De cette décision découlent *ensuite* des conséquences pour l'organisme et pour son environnement.

Ces décisions sont issues de processus neuraux et physiologiques potentiellement complexes (Maille & Schradin 2017), mais n'impliquent pas nécessairement de processus mentaux « intentionnels » ou « conscients » (la question de la conscience ne sera pas du tout abordée ici). Par exemple, l'injection expérimentale de corticostérone, l'hormone naturellement exprimée par l'organisme en cas de stress (par exemple de faim prolongée), peut induire les mouettes tridactyles à passer plus de temps en mer et moins de temps au nid (Angelier et al. 2007).

Ces processus neuraux et physiologiques sont eux-mêmes le résultat de structures et mécanismes organiques hérités des parents, éventuellement modifiés par l'expérience individuelle, et qui répondent plus ou moins directement à l'environnement immédiat et à la perception que l'organisme en a (Mery & Burns 2010). Par exemple, à la période de migration, les rouges-gorges perçoivent la tombée de la nuit et y répondent en augmentant leur activité locomotrice (Mouritsen 2015). La perception du champ magnétique leur permet de choisir une orientation pour leur vol de migration, cette orientation semble déterminée par des mécanismes innés lors de la première migration de leur vie (Mouritsen 2003, 2015), mais pourra plus tard dans leur vie être ajustée avec l'expérience (processus de mémoire). Ces réactions sont observées même lorsque l'oiseau est captif et donc dans l'incapacité effective de migrer (chaque organisme ne se représente et ne réagit qu'à une partie tronquée de la réalité, Figure I-1). Deux questions majeures et interconnectées dans l'étude du comportement sont donc **1. de déterminer quelles informations environnementales influencent les décisions des individus (**Figure I-1**), et 2. Dans quelles mesures l'utilisation de ces informations environnementales est flexible ou constante, via des mécanismes d'hérédité et/ou de mémorisation. Il est attendu que les réponses puissent varier selon les individus, les espèces ou les conditions.**

Une manière d'étudier ces questions est de décrire les décisions prises par les animaux dans leur vie quotidienne, d'examiner leurs variations par rapport à ce qui nous semblait a priori possible, et d'identifier des facteurs corrélatifs avec ces variations (Balda et al. 1996). Cette approche n'a pas la puissance démonstrative d'une expérience contrôlée (Janson & Byrne 2007, Byrne & Bates 2011, Pritchard et al. 2016), mais elle permet en revanche de s'appliquer à des cas écologiques concrets et non manipulés (**approche naturaliste**). L'application de ces observations à différents contextes, espèces et/ou classes d'individus (sexe, âge, etc.) permet par ailleurs de mieux mettre à jour les contrastes et points communs dans les comportements (**approche comparative**) et d'identifier les limites de la plasticité comportementale (phylogénie, hérédité, mémoire). Ces approches doivent ainsi permettre à terme de mieux anticiper les comportements auxquels on peut s'attendre chez des animaux sauvages, leurs causes et leurs conséquences. Ces connaissances prennent toute leur importance dans le contexte actuel de rapides et profonds changements de l'environnement à l'échelle planétaire (Ripple et al. 2017).

Dans cette thèse nous allons nous intéresser aux décisions qui peuvent affecter l'acquisition de nourriture par les organismes. L'acquisition de nourriture, ou approvisionnement est bien sûr une question centrale pour la survie et la reproduction de tous les organismes, et bénéficie d'un socle théorique très développé.

I.1. Approche théorique de l'écologie comportementale

L'écologie comportementale est une discipline qui décompose le comportement animal en décisions, et qui relie ces décisions à l'écologie des espèces (Danchin et al. 2005). Elle s'appuie sur la théorie de la sélection naturelle pour **comprendre voire prédire les variations de comportement observées. Des décisions non-viables, plus couteuses que bénéfiques en termes de survie et/ou de reproduction, ont moins de chances de persister** (et donc d'être observées) dans des proportions significatives au sein d'une population que les décisions avantageuses. On peut donc tenter de formaliser une décision comportementale mathématiquement, évaluer les coûts et bénéfices théoriques des différentes alternatives *a priori* possibles, et ainsi faire des prédictions sur les décisions qui semblent plus probables à observer. **Ce paradigme dit « du comportement optimal », central en écologie comportementale, a ses limites** (Gould & Lewontin 1979, Pierce & Ollason 1987) : toutes les décisions ne sont pas optimales ! L'utilisation des modèles d'optimalité permet cependant de mettre en évidence l'existence de contraintes (environnementales, physiologiques, etc.), ou de compromis avec d'autres décisions, qui s'opposent à l'optimisation (et à notre compréhension théorique). Il ne sera donc pas question ici de déterminer si les comportements observés sont optimaux, mais d'essayer de mieux comprendre les facteurs qui influencent leurs variations. Ces précisions et avertissements étant posés, que nous dit l'écologie comportementale sur les comportements d'acquisition de nourriture ? Quelles décisions sont impliquées dans cette fonction ?

I.1.1. Séquence théorique de décisions pour l'acquisition de nourriture

La théorie de l'approvisionnement optimal (« optimal foraging theory » en anglais) a appliqué ce paradigme aux **décisions impliquées dans l'acquisition de ressources** (« foraging » en anglais), **comme la nourriture** (Schoener 1971, Stephens & Krebs 1986, Stephens et al. 2007). Dans ce cadre, les alternatives aux différentes décisions sont généralement évaluées et comparées entre elles sur la base de leur efficacité à acquérir de l'énergie (bilan énergie acquise sur énergie dépensée ou sur temps consacré à l'acquisition).

Acquérir des ressources nécessite d'abord de les rencontrer dans l'environnement (Schoener 1971). **L'ensemble des décisions qui influent sur le taux de rencontre des ressources seront ici regroupées sous le terme de « stratégie de recherche »** ("searching strategy": O'Brien et al. 1990, Bell 2012), ou de manière quasi interchangeable « d'exploration ». Par exemple, les larves de fourmilion capturent leurs proies en restant tapies en embuscade, tandis que les abeilles parcourent leur environnement pour trouver des fleurs nectarifères. Chez les hérons, chaque individu alterne des phases de mouvement dans l'habitat avec des moments d'immobilité attentive précédant les captures. Adopter une tactique d'embuscade ou de maraude, ou un intermédiaire constitue une des décisions de recherche (quand bouger ?) qui influence le taux de rencontre des ressources (O'Brien et al. 1990, Alpern et al. 2011). Pour un organisme en maraude comme une abeille, la direction de chacun des mouvements successifs, la vitesse de déplacement, etc. constituent autant d'autres décisions de recherche (Pyke 1984, Codling et al. 2008, Bartumeus et al. 2016) qui elles aussi peuvent largement influencer les chances de découvrir des ressources.

Lorsqu'une ressource est rencontrée, l'individu peut décider de l'exploiter ou de poursuivre sa recherche. L'exploitation d'une ressource nécessite souvent du temps et/ou de l'énergie en termes de capture, de manipulation, d'ingestion et/ou de digestion de la ressource (Emlen 1966). Chacune de ces étapes fait intervenir de nouvelles décisions pour lesquelles de nombreux modèles mathématiques ont été proposés (Stephens & Krebs 1986, Stephens et al. 2007). Un individu peut décider d'ignorer certaines ressources rencontrées potentiellement comestibles mais coûteuses à exploiter, pour se concentrer sur d'autres ressources.

Fondamentalement, le temps consacré à l'exploitation peut largement réduire le temps passé à l'exploration (rencontres de nouvelles ressources), créant un compromis commun à de nombreuses situations (Mehlhorn et al. 2015, Hills et al. 2015). Une mésange qui se pose sur une mangeoire renonce à chercher des ressources plus « naturelles » dans son environnement, ou d'autres mangeoires, du moins temporairement. De nombreux modèles théoriques ont abordé ce compromis sous divers angles. Le plus ancien et le plus fondamental pour la compréhension du problème est le théorème de la valeur marginale, qui introduit le concept clé de la parcelle.

I.1.2. Parcelles et modèles d'optimisation du compromis exploration/exploitation

Bien souvent, les ressources sont abondantes et regroupées dans certains endroits (les parcelles), et sont rares voire absentes entre ces zones. On peut citer des cas archétypiques comme un massif de fleurs nectarifères dans un jardin, un banc de poisson se déplaçant dans l'océan, ou bien encore une énorme carcasse nourrissant plusieurs charognards pendant un certain temps. A l'échelle du paysage (Lima & Zollner 1996), on peut également remarquer qu'une espèce donnée ne se rencontre en général que dans certains habitats, et est ainsi continuellement absente de certaines zones qui ne contiennent pas ces habitats. La notion de parcelle est donc dépendante de l'échelle à laquelle on regarde (Wiens 1989, Kotliar & Wiens 1990).

Le concept de parcelle traduit le fait que la densité de ressources est souvent hétérogène (MacArthur & Pianka 1966, Charnov 1976): il y a *a priori* plus de chances d'en trouver dans certaines zones que dans d'autres. Ce n'est pas toujours le cas néanmoins : à première vue une pelouse peut être considérée comme un champ de ressources assez homogène pour des moutons. Les limites de la parcelle ne sont pas toujours nettes ou identifiables (Benhamou 1992). On peut également trouver des structures imbriquées : des parcelles de parcelles, comme des habitats où les bancs de krill sont plus fréquents (Fauchald 1999, Santora et al. 2017).

Cette organisation en parcelle, par rapport à une distribution homogène des ressources a plusieurs implications : un organisme peut rester dans une même parcelle pendant un certain temps et y accumuler progressivement des ressources, différents individus peuvent s'agréger et exploiter une même parcelle et partager les ressources qui s'y trouvent, etc… **D'autre part, si un individu quitte une parcelle, il devra voyager un certain temps dans une zone de moindre abondance de ressources avant de retrouver une autre parcelle**. Sous quelles conditions un organisme devrait-il quitter une parcelle pour rejoindre une autre (c'est-à-dire explorer plutôt qu'exploiter) ? La

réponse générale est qu'un consommateur devrait quitter une parcelle lorsque le taux d'acquisition de ressources attendu dans cette parcelle devient inférieur au taux moyen attendu dans le reste de l'environnement (Charnov 1976). Ce « reste de l'environnement » fait donc la moyenne du taux d'acquisition moyen attendu dans les autres parcelles de l'environnement, ainsi que du taux moyen d'acquisition de ressources (très faible ou nul) entre les parcelles.

Ainsi, on retrouve mathématiquement des prédictions intuitives : plus les parcelles sont éloignées les unes des autres, et/ou plus la parcelle actuelle est profitable par rapport à la moyenne dans l'environnement, plus les individus devraient rester exploiter leur parcelle longtemps avant de l'abandonner à la recherche d'une nouvelle. **Ainsi on peut prédire de manière générale que dans un environnement où les ressources sont rares et dispersées, les prédateurs devraient favoriser l'exploitation des parcelles rencontrées plutôt que la recherche d'autres ressources.**

La solution optimale peut toutefois dépendre des décisions prises par d'autres individus en même temps (Maynard Smith 1974, Giraldeau & Caraco 2000): si tout le monde quitte une parcelle en même temps, un individu qui décide lui d'y rester se retrouve seul dans la parcelle sans compétition, et donc avantagé si les ressources sont imités et la compétition importante. Si certains individus sont plus dominants que d'autres (Lee et al. 2016), ils peuvent moins souffrir des coûts de la compétition et avoir plus d'intérêt à rester plus longtemps ou à rejoindre des parcelles déjà occupées par d'autres individus, **tandis que les individus les plus subordonnées ont plus intérêt à trouver des ressources libres de compétiteurs et d'ignorer les parcelles bondées (modèle producteur-chapardeur).**

Toutes ces approches sont toutefois muettes quant à savoir comment explorer (Benhamou 1992, Bartumeus 2007, Bartumeus & Catalan 2009)**: quelles décisions de mouvement prendre pour optimiser son taux de rencontre de ressources ?**

I.1.3. Optimiser sa recherche de ressources

Les modèles explorant les stratégies de recherche (notamment comment se déplacer dans l'espace pour optimiser son taux de rencontre) ont **été assez lents à se développer** (Pyke 1984, Bell 2012, Todd et al. 2012), sans doute parce que les données précises sur les déplacements des animaux ne sont disponibles que depuis assez récemment (Jouventin & Weimerskirch 1990, Ropert-Coudert & Wilson 2005, Nathan et al. 2008).

Une façon d'adresser cette question est de simuler le déplacement d'organisme par des marches aléatoires (Benhamou 1992, Codling et al. 2008, Bartumeus et al. 2016). Dans ces modèles, on commence par créer un environnement artificiel contenant des ressources distribuées arbitrairement (en parcelles ou non). **On introduit ensuite dans cet environnement un « chercheur » qui n'a aucune information préalable sur la localisation des ressources. Il doit donc se déplacer au hasard, c'est-à-dire indépendamment de la localisation réelle des ressources dans le paysage**.

Pour le faire se déplacer, on suppose que le mouvement se décompose en étapes successives, les « pas ». Chaque pas peut être défini par une direction et une longueur (ou vitesse) qui sont tirées de façon probabiliste dans des distributions mathématiques (Codling et al. 2008). Par exemple, on peut décider qu'à chaque pas l'organisme choisit une direction au hasard entre 0 et 360° (distribution uniforme), et fait un pas de longueur 1 (distribution constante) dans cette direction. Cette stratégie simple d'un point de vue mathématique correspond au mouvement Brownien utilisé par les physiciens pour décrire le mouvement des particules dans un fluide (Figure I-2). **Au cours de ses déplacements le chercheur consomme immédiatement les ressources qui entrent dans son champ de perception immédiate (on néglige les temps d'exploitation)**. Au bout d'un nombre suffisamment grand de pas, on calcule le nombre de ressources rencontrées et donc consommées, que l'on ramène au nombre de pas (comme mesure du temps ou de l'énergie dépensée à chercher). **On peut ainsi évaluer si certaines distributions mathématiques utilisées pour définir les pas et/ou les directions sont plus efficaces que d'autres pour chercher.**

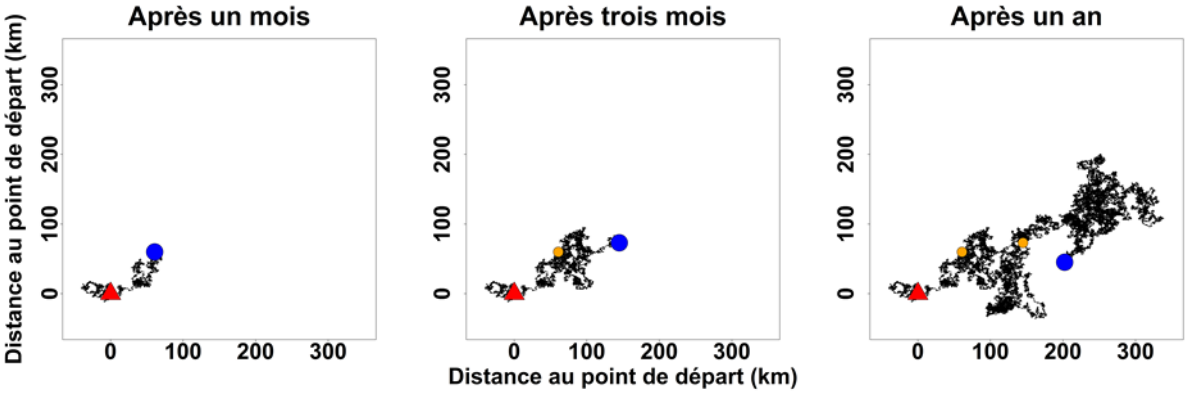


Figure I-2: Simulations de marche aléatoire brownienne grâce au package R adehabitat (Calenge 2006), avec des valeurs de paramètres représentant un chercheur (point bleu) marchant à 5km/h dans un environnement vide uniforme. Point de départ : triangle rouge, positions à 1 et 3 mois rappelées par des points orange. En plaçant des ressources aléatoirement dans cet environnement, et en définissant un rayon de perception, on peut calculer combien sont rencontrées au bout d'un mois, un an, etc…

I.1.3.a. Controverse théorique sur la recherche sans information sur les ressources

Un premier résultat fait consensus parmi ces études théoriques. **Si les ressources ne sont pas en parcelles mais distribuées de façon homogène dans l'environnement, la stratégie optimale pour un chercheur pouvant se déplacer sans contraintes dans l'environnement est la ligne droite** (Bartumeus et al. 2005). En d'autres termes, la direction est constante au cours des pas successifs, dont la longueur importe peu.

Lorsque les ressources sont distribuées en parcelles (hétérogénéité spatiale dans la probabilité de trouver des ressources), les chercheurs ont tout intérêt à passer davantage de temps à chercher au sein de ces parcelles (où la densité de ressources est par définition plus importante) qu'entre les parcelles. La stratégie de toujours strictement suivre une ligne droite montre alors des limites, et les chercheurs ont **plutôt intérêt à utiliser des stratégies de « recherche en zone restreinte »** (« area-restricted search », ou ARS en anglais), c'est-à-dire alterner des phases de mouvements localisés sinueux et/ou lents (permettant la recherche locale au sein d'une parcelle) avec

des phases de déplacement plus rapide et directif permettant de rencontrer de nouvelles parcelles (Benhamou 1992, Viswanathan et al. 1999). Si toutes les études s'accordent sur ce point, c'est-à-dire à quoi doit ressembler le mouvement final ; il existe une forte controverse sur les processus utilisés pour arriver à cette forme finale (Benhamou 2007, 2014). **Deux approches théoriques principales sont en opposition pour l'étude des processus de recherche de ressources distribuées en parcelles imprévisibles : la marche de Lévy et la marche brownienne composite.**

Avant de les présenter brièvement, remarquons que selon les cas (ex : ressources en parcelles ou non), la stratégie optimale n'est donc pas forcément la même. En distinguant ces différents cas pour trouver la solution optimale, on suppose implicitement **que l'organisme en question « sait » au préalable dans laquelle de ces deux situations il se trouve pour optimiser sa stratégie, et donc qu'il a un minimum d'information (par exemple génétique) sur son environnement.**

L'hypothèse de la marche de Lévy, très controversée (e.g. Pyke 2014, Reynolds 2015 et commentaires associés), propose que dans un environnement où les ressources sont en parcelles de localisation inconnue du chercheur, la solution optimale est d'adopter une marche de Lévy où les angles entre pas successifs sont tirés dans une loi uniforme entre 0° et 360°, et les longueurs de pas sont tirées dans une loi de puissance inverse dont le paramètre descriptif μ est proche de 2 (Viswanathan et al. 1999, Bartumeus et al. 2005, Humphries & Sims 2014). En effet, cette distribution mathématique génère un grand nombre de petites étapes (qui permettent donc de rester un certain temps dans des zones restreintes) avec un nombre faible mais non-négligeable de grandes étapes (qui permettent donc de ne pas rester indéfiniment dans la même zone locale). Plus μ se rapproche de 3 et plus les grandes étapes sont rares, jusqu'à converger vers une marche brownienne. Plus μ se rapproche de 1 et plus les grandes étapes sont fréquentes, ce qui finit par converger vers une stratégie de ligne droite.

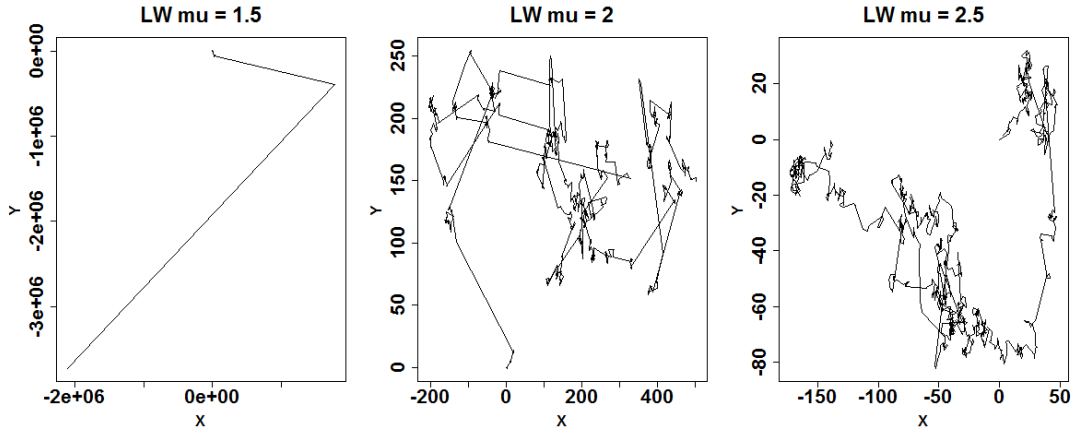


Figure I-3: Simulations de marches de Lévy dans un environnement vide uniforme (R package adehabitat), pour différentes valeurs de mu (1000 pas dans chaque cas). Plus mu se rapproche de 3, plus les courtes étapes sont fréquentes, plus il se rapproche de 1, plus les très longues étapes sont fréquentes (noter les différentes échelles en x et y).

Ainsi avec un μ de 2, on retrouve mathématiquement la forme attendue de recherches en zones restreintes alternées avec des recherches plus extensives (Figure I-3**).** De plus, avec un μ de 2, la marche de Lévy est fractale, c'est à dire sans échelle intrinsèque : quel que soit le niveau du « zoom » sur le trajet on voit une alternance de petites et de longues étapes, ce qui peut permettre de s'ajuster à des niveaux de parcelles imbriqués. **Le gros défaut de la marche de Lévy est que la probabilité de tirer une grande ou une petite étape ne dépend pas de ce que l'organisme perçoit de son environnement**, l'analogie d'une horloge fractale interne a été employée (Bartumeus 2007, Bartumeus & Levin 2008). **Concrètement, cela se traduit par des « arrêts » et recherches locales dans des endroits où aucune proie n'a été détectée. Ainsi les phases de recherche locale dans une marche de Lévy peuvent souvent être effectuées en dehors de toute parcelle (**Figure I-4**).** Pourquoi s'arrêter à des endroits aléatoires où aucune ressource n'a été détectée ?

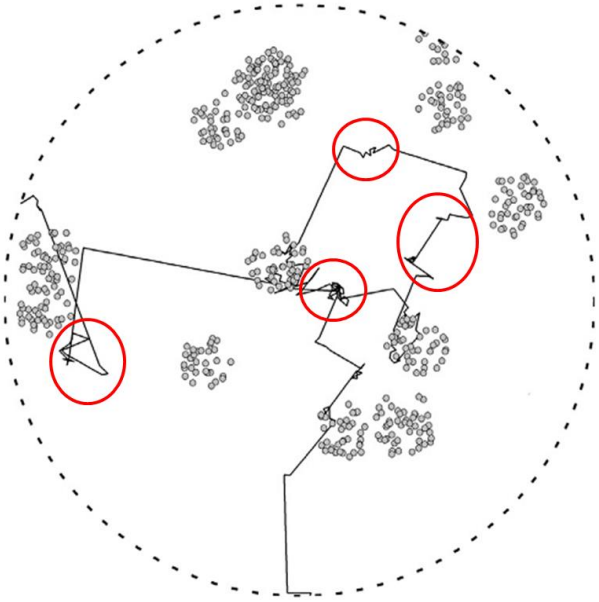


Figure I-4: Simulation d'une marche de Lévy (mu = 2, ligne noire) dans un environnement contenant des ressources (points gris) organisés en parcelles. La marche de Lévy « s'arrête » et fait des recherches locales dans des zones hors des parcelles (entourées en rouge). Figure adaptée de (Benhamou & Collet 2015).

A l'inverse, **la stratégie alternative de la marche brownienne composite consiste à se déplacer en ligne droite et à n'effectuer une recherche locale (succession de pas très courts dans toutes les directions, c'est-à-dire marche brownienne) qu'après la détection d'une première proie** (Smith 1974a, b, Benhamou 1992). La détection d'une proie constitue en effet un indice fiable de la présence d'une parcelle, tandis que l'absence de proie ne renseigne aucunement sur la présence ou l'absence locale de parcelle (zone locale de plus forte abondance). Après un certain temps passé en recherche locale sans détection de ressources (« temps d'abandon », à définir préalablement pour la simulation), l'organisme reprend une stratégie en ligne droite dans une direction aléatoire. Cette stratégie est simple, moins élégante d'un point de vue mathématique que la marche de Lévy, mais elle ne s'arrête pas dans les zones vides. **De fait elle est ainsi beaucoup plus efficace qu'une marche de Lévy** (Benhamou 2007)**.** Selon cette hypothèse, la stratégie optimale en

absence totale d'information est la ligne droite. La recherche locale ne commence que lorsque l'organisme a une information sur la présence locale d'une parcelle. Ainsi cette stratégie est à l'inverse de la marche de Lévy, « échelle dépendante » : l'organisme cherche des parcelles par une ligne droite, et ensuite change de stratégie à l'échelle de la parcelle, selon son information disponible. Empiriquement, cette hypothèse implique que l'observation de recherche locale dans un trajet est un bon indice que l'individu a perçu une information sur la probabilité de présence locale de proies, et qu'à l'inverse une ligne droite est attendue en absence d'information particulière.

Une possibilité ignorée par les modèles théoriques est que les ressources à portée de détection puissent ne pas être détectées avec une probabilité de 100% : que les ressources soient cryptiques par exemple. Dans ces cas-là, s'arrêter pour concentrer sa recherche dans certains endroits, avant la détection effective d'une proie, pourrait être effectivement avantageux. La marche de Lévy pourrait être théoriquement plus efficace qu'une marche composite brownienne dans ce cas. La ligne droite ne pourrait ainsi plus être considérée comme un bon modèle nul pour des organismes qui n'ont aucune information sur la localisation de leurs ressources. **Nous explorerons cette question et ses implications au chapitre 1.**

I.1.3.b. Mouvements de recherche informés sur les ressources

Rappelons ici que dans les approches présentées jusque-là pour les mouvements de recherche, on a posé comme hypothèse de travail que l'organisme n'avait aucune information sur la localisation de ses ressources. Dans beaucoup de cas on sait d'emblée que cette hypothèse n'est pas réaliste, et elle n'est utile que si cela permet d'aider à différencier des mouvements utilisant de l'information de mouvements de recherche « aléatoires » (Pyke 2014). **Les simulations de marche aléatoire incorporant des règles de mémoire sont souvent bien plus efficaces que les stratégies sans mémoire** (Benhamou 1994, Fagan et al. 2013, Riotte-Lambert et al. 2015). Plus on informe le chercheur sur la localisation des ressources, plus il devrait être efficace (McNamara & Dall 2010).

Pourtant il est clair que les organismes ne sont pas tous omniscients. Où et comment placer le curseur entre des individus ne réagissant qu'à la perception directe de leurs ressources, et des individus omniscients connaissant la localisation de toutes les ressources ? **A quelles capacités cognitives peut-on s'attendre selon les organismes ?** La réponse tient à l'estimation des coûts et bénéfices liés à l'acquisition et l'utilisation d'information, telle que la mémoire, mais ceci a très peu été exploré dans le cadre des modèles de marche aléatoire. Pour comprendre le problème, il faut se tourner vers un champ de littérature scientifique plus général, l'écologie cognitive (Dukas, 1998).

I.1.4. Optimiser ses sources d'information

Acquérir et utiliser de l'information dans l'environnement pour prendre ses décisions peut permettre à un individu d'adapter sa réponse à un environnement changeant. Par exemple, les ouvrières de bourdons qui sortent pour la première fois de la ruche avant d'entamer leur carrière d'approvisionneuses pour la colonie, passent initialement du temps à faire des vols d'inspection autour de la colonie (Capaldi et al. 2000, Woodgate et al. 2016). Ces vols servent probablement à apprendre des repères spatiaux pour retrouver la colonie. Ces repères spatiaux

dépendent de la colonie en question, et un « héritage des points de repères » entre générations, à supposer la chose possible, serait inefficace, puisqu'à chaque génération les reines établissent des nouvelles colonies dans un nouvel endroit.

Si l'environnement ne change pas en revanche, une réponse fixe depuis la naissance, voire à travers les générations, peut-être très efficace. **Théoriquement, une telle réponse fixe sera même plus efficace qu'une stratégie « cognitive » dans un environnement invariant**. En effet, acquérir et utiliser de l'information génère différents types de coûts (revue d'expérimentations et observations empiriques dans Burns et al. 2010).

I.1.4.a. Coûts à l'acquisition et utilisation d'information cognitive

Il faut tout d'abord **développer et maintenir une « machinerie cognitive** » apte à acquérir et traiter cette information. Par exemple la capacité de cacher et retrouver de la nourriture chez certains oiseaux semble s'accompagner d'un agrandissement de la taille de l'hippocampe, la zone du cerveau impliquée dans la cognition spatiale (Healy et al. 2005). Cela implique des **coûts physiologiques ainsi que de potentiels compromis avec d'autres fonctions biologiques**. Par exemple les drosophiles plus performantes dans des tâches d'apprentissage du site de ponte sont moins compétitives pour acquérir de la nourriture au stade larvaire (Mery & Kawecki 2003).

Ensuite, à supposer que la machinerie cognitive soit développée, des coûts sont générés à chacune de ses utilisations : **la collecte de l'information peut nécessiter du temps et/ou des efforts, potentiellement au détriment d'autres activités, et l'encodage de l'information fait intervenir des processus biochimiques (synthèse de protéines, potentiels d'action nerveux, etc.).** Ainsi chez des lignées de drosophiles aux capacités d'apprentissage identiques et importantes, les individus soumis à des tâches d'apprentissage répétées pondent moins d'œufs que des individus contrôles non-soumis à des tâches d'apprentissage, mais ces deux traitement ne font aucune différence dans le cas de lignées à faibles capacités d'apprentissage (Mery & Kawecki 2004).

Enfin, par rapport à des individus qui adoptent une réponse fixe**, l'utilisation d'information acquise implique qu'avant l'acquisition de l'information, l'individu (« naïf ») est moins efficace**. Ce phénomène est par exemple sans doute largement impliqué dans la plus forte mortalité chez les juvéniles que chez les adultes chez beaucoup de vertébrés (Lack 1954, Baker 1993, Gaillard et al. 1998). Chez les oiseaux marins par exemple il y a maintenant des données qui confirment que les juvéniles dans leur premiers mois sont moins efficaces que les adultes dans leurs mouvements en mer (Riotte-Lambert & Weimerskirch 2013, De Grissac et al. 2017, Mendez, Prudor, et al. 2017, Grecian et al. 2018), et qui suggèrent que cette moindre efficacité est directement impliquée dans des évènements de mortalité (Daunt et al. 2007, Orgeret et al. 2016).

A l'extrême inverse, baser ses décisions sur de l'information héritée (e.g. génétique) ou sur la mémoire de caractéristiques environnementales rencontrées pendant la phase juvénile (e.g. l'imprégnation) sans jamais mettre à jour ces informations peut s'avérer inefficace voire maladaptif si ces caractéristiques de l'environnement changent beaucoup entre générations ou au cours de la vie de l'individu (McNamara & Houston 1987, Stephens 1991). C'est ce phénomène qui est en jeu dans les

« pièges écologiques » (Schlaepfer et al. 2002). Par exemple il a récemment été montré que les jeunes manchots du Cap de la côte Ouest de l'Afrique du Sud partent se nourrir à l'Ouest de leur colonie, dans une zone qui abritait historiquement d'importants stocks de sardines. La surpêche et/ou les changements climatiques ont changé la distribution des sardines, mais les jeunes oiseaux ne se sont apparemment pas adapté à cette variation environnementale et continuent à partir plein Ouest, ce qui fait craindre pour le devenir de la population (Sherley et al. 2017).

I.1.4.b. Prédictions théoriques sur l'utilisation de mémoire

D'un point de vue adaptatif, les avantages que procurent l'utilisation d'une information, en particulier la mémoire, devraient donc contrebalancer suffisamment ses coûts en termes de fitness. L'écologie cognitive est une sous-discipline relativement récente qui **propose que les capacités cognitives des organismes sont en grande partie déterminées par leur écologie** (Dukas 1998). Elle prédit donc que **la fréquence à laquelle les organismes « mettent à jour » leurs informations mémorisées sur une caractéristique environnementale** (Dall et al. 2005, Valone 2006) **devrait refléter l'échelle temporelle à laquelle varie « normalement » cette caractéristique environnementale (**Figure I-5**).**

Par exemple, dans un environnement où les proies se déplacent très rapidement de manière stochastique et sans préférences spatiales, il est prédit que leurs prédateurs ne devraient pas mémoriser les zones où ils rencontrent leurs proies. Dans un environnement où les proies sont invariablement associées à certains secteurs particuliers, il est prédit qu'un prédateur ne devrait mémoriser l'emplacement de ces zones qu'une seule fois tôt dans sa vie, voire que des préférences spatiales innées lui permettent de les retrouver sans faire intervenir de mémoire.

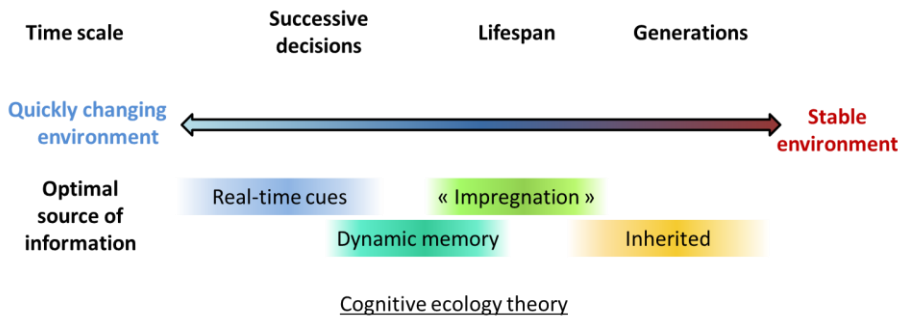


Figure I-5: Prédictions sur l'utilisation de la mémoire en fonction de l'échelle temporelle de la stabilité de la valeur en termes de fitness de la caractéristique à mémoriser.

Comme tout argument basé sur un raisonnement d'optimalité, cela suppose que l'adéquation entre la réponse et la caractéristique environnementale ait un impact déterminant sur la fitness des individus (Dunlap & Stephens 2009) pour qu'une sélection puisse opérer (Papini 2002, Mery & Burns 2010). Toutefois en laboratoire il est effectivement possible de sélectionner des lignées de drosophiles aux capacités d'apprentissage différentes « simplement » en manipulant la variabilité de l'environnement (Mery & Kawecki 2002, Dunlap & Stephens 2009).

Le corpus théorique que nous venons de voir permet de faire quelques prédictions sur les informations que les animaux « devraient » utiliser, et sur les décisions qu'ils « devraient » prendre selon les informations à leur disposition. Nous allons dans cette thèse appliquer ce cadre théorique au cas des oiseaux marins dans leurs déplacements d'approvisionnement en mer, et voir dans quelle mesure il nous aide à comprendre leurs comportements.

I.2. Le cas des oiseaux marins

Les oiseaux marins regroupent des espèces de différents groupes systématiques (certains lariformes : goélands, skuas et guillemots ; la plupart des pélécaniformes : pélicans, cormorans, fous et frégates, les procellariiformes : pétrels, albatros et consorts, les sphéniciformes : manchots, et éventuellement les grèbes, plongeons, canards, etc.). **Tous ont en commun de tirer une part essentielle de leur nourriture en mer** (Schreiber & Burger 2001). Malgré des caractéristiques écologiques variées selon les espèces et les populations, cette similarité du milieu de nourrissage impose certaines contraintes communes particulièrement intéressantes pour l'étude des stratégies d'approvisionnement d'animaux sauvages.

Figure I-6: Couple de grands albatros à Crozet (le mâle à droite), au moment d'un relai sur le nid.

I.2.1. Un modèle d'étude (presque) parfait

I.2.1.a. Caractéristiques communes des oiseaux marins

Une caractéristique fondamentale des oiseaux marins est qu'ils alternent des phases de vie en mer avec des phases passées à terre pour la reproduction. Pendant la période de reproduction, la plupart des espèces font ainsi de « **l'approvisionnement centralisé** » (central place foraging en anglais), c'est-à-dire des successions de départ en mer et de retour au nid. Les partenaires d'un couple se relaient pour aller chercher de la nourriture en mer pendant que l'autre incube l'œuf ou protège le poussin (Figure I-6). L'approvisionnement centralisé impose un certain nombre de contraintes, comme la nécessité de savoir naviguer efficacement pour retrouver son nid (Griffin 1940, Bonadonna et al. 2003, Padget et al. 2017), et la difficulté à atteindre des zones de nourrissage trop éloignées du nid (Bost et al. 2015).

La plupart de ces oiseaux marins sont des **prédateurs supérieurs,** avec eux-mêmes très peu de prédateurs, du moins en mer. **Leurs mouvements en mer lors de la phase de reproduction sont ainsi essentiellement dédiés à l'acquisition de nourriture**, ce qui facilite leur interprétation par rapport à d'autres organismes pour lesquels il faut également tenir compte des éventuelles stratégies anti-prédateurs, ou des mouvements liés aux choix d'un site et/ou d'un partenaire de reproduction. **Ces mouvements peuvent ainsi beaucoup plus directement être étudiés sous l'angle des modèles d'approvisionnement optimal** qui ne tiennent compte que des gains nets d'énergie pour comprendre les mouvements et les décisions.

Figure I-7: Une petite partie de la colonie de fous de Bassan à Bass Rock, en Ecosse.

Généralement les nids des oiseaux marins sont établis au sein de vastes colonies de plusieurs centaines, milliers, jusqu'à des millions d'individus (Weimerskirch et al. 2010) d'une ou plusieurs espèces (Figure I-7). **Cette vie coloniale peut créer des situations de forte compétition** notamment pour trouver de la nourriture autour de la colonie (Ashmole 1963, Buckley 1997, Gaston et al. 2007). On observe ainsi souvent que les individus dans les grandes colonies vont s'approvisionner en moyenne plus loin que les individus dans des colonies plus petites, bien que cela puisse également varier selon la richesse des milieux environnants (Lewis et al. 2001, Jovani et al. 2016). Cette concentration d'individus offre également d'importantes **opportunités pour l'utilisation d'information publique** (Evans et al. 2016)**, en mer** (Thiebault, Mullers, Pistorius, & Tremblay 2014, Assali 2017 3.2) **ou aux alentours de la colonie** (Weimerskirch et al. 2010, Evans et al. 2016). D'un point de vue méthodologique, cela fournit un cadre **quasi-expérimental pour comparer les décisions d'individus d'une même colonie à peu près au même moment et donc soumis à des conditions environnementales similaires, et des alternatives décisionnelles *a priori* identiques.**

Ces organismes présentent des **stratégies d'histoire de vie très particulières et remarquablement conservées ou convergentes** (Schreiber & Burger 2001, Sibly et al. 2012). La

plupart des espèces sont extrêmement longévives (les grands albatros, pour lesquels les données sont les plus fiables, tentent encore de se reproduire après 50 ans), et ont des taux de survie adulte très élevés mais des rythmes de reproduction relativement lents (Schreiber & Burger 2001, Weimerskirch Henri 2018). La plupart des espèces n'élèvent ainsi qu'un seul ou seulement quelques poussins par an, certaines espèces comme le grand albatros ne peuvent élever qu'un poussin tous les deux ans au mieux (Jouventin & Dobson 2002). L'âge à la première reproduction est souvent retardé, et chez la plupart des espèces les jeunes passent plusieurs années en mer avant de tenter de se reproduire (Jeudi de Grissac 2016, Fay 2017).

Figure I-8: Fou de Bassan adulte nourrissant son poussin à Bass Rock, Ecosse.

Ces traits d'histoire de vie partagés suggèrent de fortes contraintes évolutives liées à ce mode de vie marin (Ricklefs 1990, Sibly et al. 2012)**. La principale hypothèse pour ces contraintes, très ancienne** (Lack 1968)**, est que ces organismes sont largement limités par leurs capacités à extraire efficacement leur énergie de proies marines** (Lack 1968, Ricklefs 1990, Dobson & Jouventin 2007)**, en particulier au moment de la reproduction lorsqu'il faut nourrir le poussin fréquemment (**Figure I-8**).** On peut donc supposer selon cette hypothèse que de fortes pressions de sélection ont pu être à l'œuvre au cours de l'histoire évolutive sur les stratégies de recherche alimentaire des oiseaux marins.

Enfin, **depuis les années 1990 il est possible d'attacher aux oiseaux marins des petits appareils qui enregistrent leurs mouvements à la surface du globe** (Jouventin & Weimerskirch 1990). Il faut pour cela capturer un individu sur sa colonie, et pendant qu'une personne le maintient en contention, qu'une deuxième personne attache la balise au plumes du dos ou de la queue à l'aide de ruban adhésif (Figure I-9). Ces oiseaux étant souvent peu farouches, d'assez grande taille et concentrés en grand nombre dans les colonies, ces manipulations sont largement facilitées. Il faut noter toutefois que la récupération des données nécessitent souvent la recapture de l'animal pour récupérer la balise, et qu'ainsi la majorité des études se sont concentrées sur les adultes reproducteurs

pendant la phase où ils font de fréquents retours à leur nid, et sur les espèces les plus grosses qui peuvent supporter le poids et l'encombrement de ces balises (appareils de l'ordre d'une cinquantaine de grammes en moyenne, pour une dizaine de cm de long en général**).**

I.2.1.b. Attacher des mouchards aux oiseaux marins : bio-logging

Figure I-9 : Gauche : Contrôle de l'identité d'un adulte reproducteur de grand albatros par lecture d'une bague. Ces oiseaux sont peu farouches et relativement dociles. Milieu : pose d'une balise GPS sur le dos d'un grand albatros. Droite : trajet enregistré par GPS d'un grand albatros depuis l'archipel de Crozet (point jaune) dans l'océan Indien.

Cette technique (« le biologging » qui s'étend à d'autres types de capteurs embarqués comme des caméras, des accéléromètres, etc. non utilisés pour cette thèse) a bien évidemment révolutionné nos connaissances sur ces animaux qui passent l'essentiel de leur vie dans un milieu difficile d'accès pour nous (Nathan et al. 2008, Weimerskirch et al. 2014).

Avec **le déploiement de balises GPS sur les oiseaux, on obtient à intervalles réguliers des localisations très précises** définies par leur longitude, latitude, et leur date (à la seconde près). On peut à partir de ces données retracer le chemin parcouru par l'individu, ce qui nous renseigne non seulement sur où il est allé, et combien il y a passé de temps, mais aussi potentiellement sur *comment* il y est allé. Si l'appareil est laissé suffisamment de temps, et à supposer que la batterie ait une durée de vie adéquate ou des panneaux solaires, l'appareil peut enregistrer plusieurs trajets successifs de l'individu, entrecoupés des phases où l'oiseau retourne et reste au nid. Une fois découpé les enregistrements GPS en trajets individuels, il est donc très facile de sortir dans un premier temps des statistiques globales sur chacun de ces trajets: durée passée en mer, rayon maximal, vitesse moyenne, etc.

I.2.1.c. Sources principales de variation des trajets d'approvisionnement

Selon les oiseaux marins étudiés, la durée d'un trajet (un aller-retour depuis le nid) est très variable : de quelques heures chez les fous tropicaux élevant un jeune poussin à plusieurs dizaines de jours chez de vieux albatros hurleurs pendant la phase d'incubation. Au sein d'une espèce il peut y avoir de fortes disparités dans la durée moyenne des trajets, et dans les comportements d'approvisionnement en général **selon les populations** (Lewis et al. 2001, Hamer et al. 2001, Oppel et al. 2015, Mendez, Borsa, et al. 2017). Au sein d'une population, une loi qui semble générale est que **les individus en incubation partent plus longtemps que les individus dont le poussin a récemment éclot** et qui nécessite de fréquents nourrissage (Weimerskirch & Lys 2000,

Weimerskirch et al. 2014, Mendez et al. 2016). A mesure que le poussin grandit, les trajets deviennent ensuite de plus en plus longs (Weimerskirch & Lys 2000). Au sein même d'une population au même stade reproducteur, il existe aussi parfois de fortes différences de comportement (destination, durée du trajet) **entre individus de sexe et/ou d'âge différents** (Mancini et al. 2013, Weimerskirch et al. 2014).

De manière générale, plus le trajet dure longtemps, plus il y a de chances que l'individu se soit considérablement éloigné de la colonie dans sa recherche de nourriture (Weimerskirch 2007). La distance entre la colonie et le point le plus éloigné du trajet, appelée rayon de prospection maximal (« maximum range en anglais) varie ainsi de quelques kilomètres à plusieurs centaines de kilomètres (voire milliers) selon les espèces et les stades reproducteurs (Figure I-10).

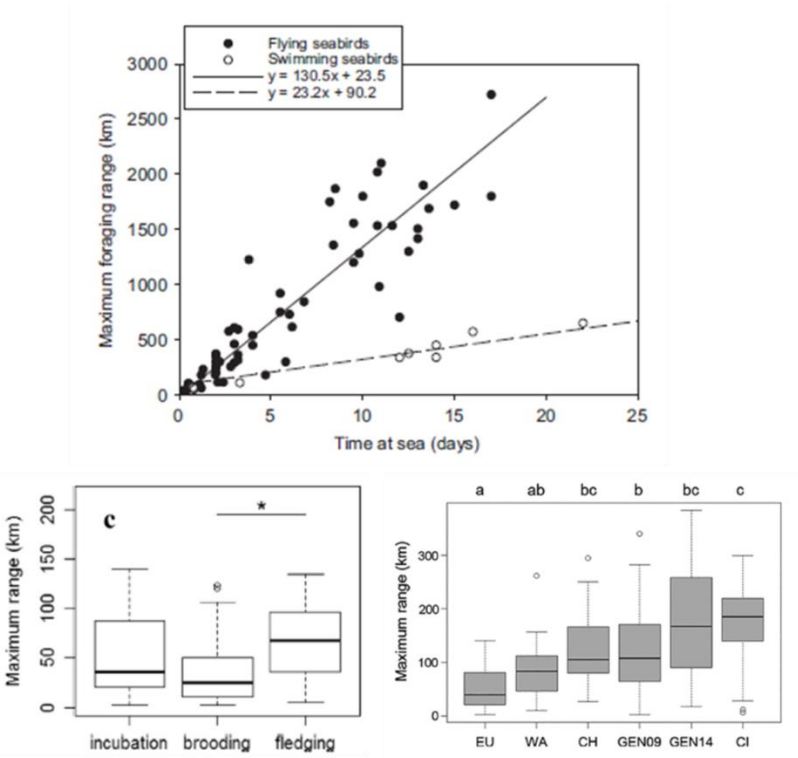


Figure I-10: Principaux facteurs affectant la durée et le rayon de prospection des trajets d'approvisionnement des oiseaux marins. Haut : Relation entre le rayon de prospection maximal moyen et la durée moyenne d'un trajet dans les populations d'oiseaux marins, pour des oiseaux marins volants (noir, n = 68 de 38 populations à différents stades reproducteurs, de 29 espèces) ou nageant (manchots : blanc). Reproduit de (Weimerskirch 2007). Bas, gauche : rayon de prospection moyen en fonction du stade reproducteur chez une population de fous à pieds rouges, reproduit de (Mendez et al. 2016), Bas, droite : rayon de prospection moyen chez différentes populations de fous à pieds rouges, reproduit de (Mendez, Borsa, et al. 2017).

Enfin la visualisation de ces trajets révèle très vite des variations non seulement entre trajets, mais aussi au sein de chaque trajet, en termes de sinuosité et de vitesse locale. **Certaines phases du trajet sont très directives, souvent rapides, d'autres sont plus sinueuses et souvent plus lentes.** Cette caractéristique a été très tôt remarquée (Weimerskirch et al. 1993) et **rapidement mise en lien avec la théorie sur les recherches en zone restreinte ou en marches de Lévy pour des ressources distribuées en parcelles** (Weimerskirch et al. 2002, Humphries et al.

2012). En effet, l'image intuitive des bancs de poisson, archétype de la parcelle, ainsi que des études empiriques sur **la distribution hétérogène en parcelles et « parcelles de parcelles »** du krill (Fauchald 1999, Fauchald et al. 2000), une des proies majeures de nombreux oiseaux marins en plus d'une ressource économique majeur pour des pêcheurs humains, donnaient crédit à l'hypothèse de proies marines agrégées spatialement à diverses échelles, et donc à l'utilisation de telles stratégies (Weimerskirch, Gault, et al. 2005, mais voir aussi Weimerskirch et al. 2007, Hamer et al. 2009).

I.2.1.d.Une difficulté majeure : très peu d'informations sur la localisation des proies

Le principal inconvénient à travailler sur l'écologie alimentaire des oiseaux marins est qu'il est très difficile d'obtenir des données précises sur leur environnement (aux mêmes échelles spatio-temporelles que leurs déplacements), et notamment sur les distributions et les déplacements de leurs proies. Les oiseaux marins se nourrissent de diverses proies (poissons, céphalopodes, crustacés, etc.) qui passent l'essentiel de leur temps sous l'eau, dans des régions difficiles d'accès pour nous (Figure I-11).

Figure I-11: Grand albatros en vol au-dessus de l'Océan Austral. L'approvisionnement des oiseaux marins pourrait être limité par le faible taux de rencontre des ressources marines, du fait de leur rareté, de leur dispersion, et/ou de leur imprévisibilité.

Pendant longtemps, l'environnement marin a été considéré extrêmement dynamique et imprévisible, voire pauvre (Ashmole 1963, Lack 1968, Ricklefs 1990)**.** Selon cette hypothèse les oiseaux marins seraient directement limités dans leurs stratégies d'histoire de vie par leur capacité à trouver suffisamment de nourriture dans cet environnement pour les rapporter à leur poussin (Ricklefs 1990, Dobson & Jouventin 2007). **Ayant peu d'information disponible sur la localisation de leurs rares ressources, leur approvisionnement serait limité par le taux de rencontre de proies et les oiseaux n'auraient ainsi que peu de latitude pour se permettre de sélectionner les ressources qu'ils consomment** (Schoener 1971).

Pourtant, **cette hypothèse d'oiseaux marins cherchant « au hasard » est aujourd'hui questionnée et nuancée** (Weimerskirch 2007, voir aussi Ricklefs 1990)**. L'hypothèse prévalant aujourd'hui est que cela dépend des espèces et des milieux** (Weimerskirch 2007)**, avec en particulier une dichotomie souvent supposée entre oiseaux marins tropicaux et oiseaux marins de plus haute latitude (voir plus bas)**. Cette distinction par le milieu est basée sur deux grands types d'arguments : une meilleure compréhension des dynamiques de leur environnement et/ou de leurs proies ; et certaines propriétés observées dans les déplacements des oiseaux marins.

I.2.2. Arguments en faveur de l'anticipation des zones de ressources par les oiseaux marins

I.2.2.a. Dynamique et répétabilité du milieu marin : notions d'océanographie

L'essor de l'océanographie au cours du XXe siècle a vite mis en évidence que de nombreuses régions marines sont hétérogènes et présentent des zones plus productives que d'autres qui apparaissent à des endroits prévisibles (Mann & Lazier 2013), et auxquelles semblent souvent s'associer les oiseaux marins (Hunt 1999, Bost et al. 2009, Wakefield et al. 2009).

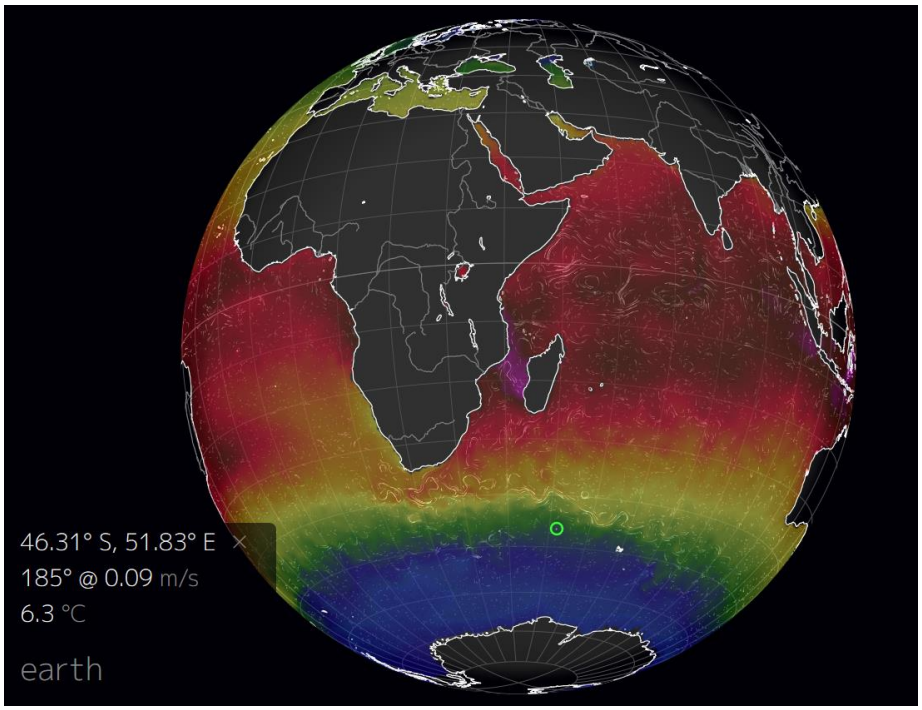


Figure I-12: Température de surface des océans (du violet-rouge à 30°C au bleu à 0-2°C) et courants marins (traits bancs) estimés à partir de données satellites (ici le 5 février 2016), montrant des masses d'eau aux limites latitudinales souvent nettes (« fronts »). Le rond vert indique l'archipel de Crozet. Accédé en ligne sur https://earth.nullschool.net/, © 2018 Cameron Beccario.

L'océan peut ainsi être divisé en régions (masses d'eau) aux propriétés biophysiques distinctes (en termes de température, salinité, et assemblages d'espèces par exemple). Il existe à la surface des océans des structures spatiales relativement persistantes et/ou périodiques dans le temps, dans lesquelles la productivité biologique notamment primaire est accrue (Mann & Lazier 2013). C'est le cas des fronts, où des masses d'eau aux propriétés physiques

différentes se rejoignent en se mélangeant très peu (par exemple le front subantarctique qui passe au nord de Crozet, où la température de l'eau passe en quelques dizaines de kilomètres de 20 à 8°C, transition jaune-vert sur la carte Figure I-12). **Ces différents types de structure se forment et se déplacent à des échelles de temps et d'espace extrêmement variables** (schéma de revue dans Wakefield et al. 2009), depuis des phénomènes de quelques mètres durant quelques minutes jusqu'à des structures à l'échelle de bassins océaniques stables années après années. Les deux facteurs majeurs à l'origine de ces hétérogénéités sont les reliefs sous-marins et le climat ou la météorologie. Les régularités sont pour leur part principalement induites par les rythmes saisonniers ou de marées. **Le paradigme général est que ces structures peuvent concentrer physiquement les nutriments et/ou les échelons trophiques inférieurs, et par effet de cascade pourraient attirer et concentrer les organismes s'en nourrissant éventuellement jusqu'aux prédateurs supérieurs comme les oiseaux marins** (Hunt 1999, Bost et al. 2009, Wakefield et al. 2009)**.**

Toutefois il faut noter que l'association des oiseaux à ces zones n'explique pas comment ils les atteignent. Ces observations sont compatibles avec l'utilisation de mémoire de la localisation de ces structures comme avec d'autres mécanismes, comme une prospection aléatoire suivies de recherche en zone restreinte lorsque des proies sont détectées. Ainsi sans anticiper ces zones, ni même forcément les reconnaitre par leurs propriétés bio-physiques, il peut être attendu que les oiseaux marins passent plus de temps dans ces zones. Il a cependant été suggéré que certaines caractéristiques des trajets semblent indiquer que les oiseaux marins anticipent leurs zones de nourrissage (Weimerskirch 2007, Pettex et al. 2010, Wakefield et al. 2015).

I.2.2.b. Arguments utilisés pour inférer l'anticipation ou non des zones de proies

De manière générale, quatre propriétés différentes des trajets ont été utilisés pour suggérer l'anticipation ou non des zones de nourrissage par les oiseaux marins. La première est l'observation de trajets dont les « étapes » successives (pour la définition des "étapes" dans ces études voir Codling & Plank 2011, James et al. 2011, Humphries et al. 2013) semblent suivre une distribution de puissance inverse, comme dans la marche de Lévy (Humphries et al. 2012, 2013, e.g. Focardi & Cecere 2014). Les **grands albatros en particulier semblent souvent avoir des mouvements qui rappellent les marches de Lévy** (Viswanathan et al. 1996), ce qui fait conclure à une recherche (optimale) de ressources imprévisibles. Ces études et leurs conclusions ont néanmoins été fortement critiquées d'un point de vue méthodologique et épistémologique (Edwards et al. 2007, James et al. 2011, Pyke 2014). D'autre part d'un point de vue strictement théorique, on a vu plus tôt que « l'optimalité » de la marche de Lévy est remise en question (Benhamou 2007).

Dans une méta-analyse des trajets publiés jusque-là (Weimerskirch 2007) **rapportait que dans 93% des populations les trajets pouvaient majoritairement être caractérisés comme « commutif »** (en opposition aux trajets dits « en boucle », Figure I-13), à savoir que l'oiseau part du nid dans une certaine direction, semble intensifier sa recherche localement après une phase relativement droite, puis rentre au nid par une trajectoire droite depuis une direction très semblable à la direction de départ (Figure I-13, milieu). Aucune mesure précise n'est proposée dans ce

papier pour quantifier ce comportement, mais l'auteur insiste sur la similarité entre l'angle de départ et l'angle de retour, plutôt que sur la rectitude jugée trop sensible aux effets du vent. Pourquoi la similarité entre l'angle de retour et l'angle d'arrivée suggèrerait-elle l'anticipation de la destination davantage que des angles différents? **L'argument semble intuitif, mais aucune justification théorique n'est proposée.**

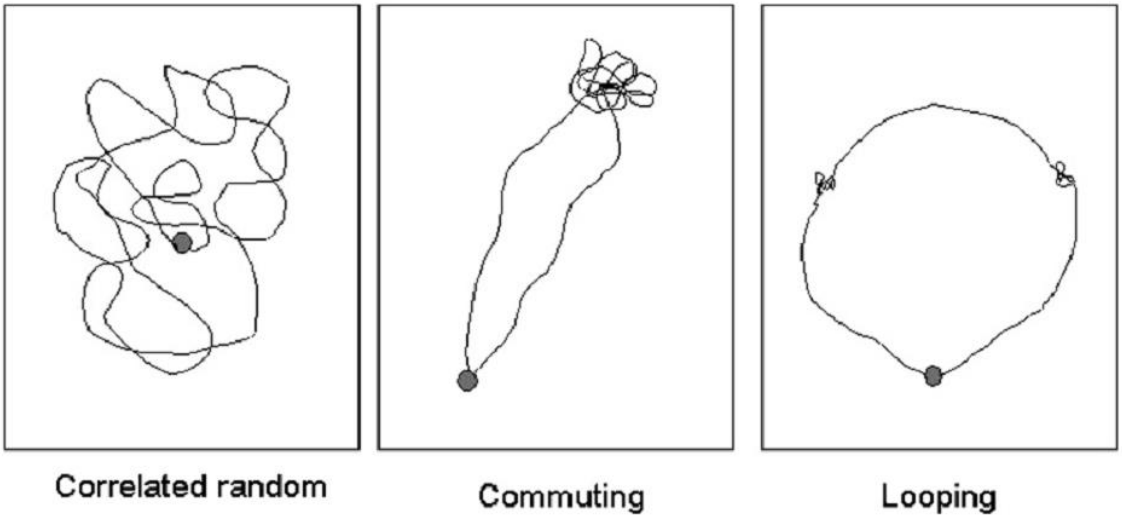


Figure I-13:Typologie des trajets d'approvisionnement à place centrale, reproduite de (Weimerskirch 2007). L'auteur note que le premier type n'est pratiquement jamais observé, et que dans 93% des sous-populations analysées en 2007 (n=63), les trajets de type commutif sont majoritaires sur les trajets de type « boucle ».

Dans certaines études, les auteurs insistent sur l'aspect très rectiligne des phases de mouvement entre le nid et la zone de nourrissage (Pettex et al. 2010, Regular et al. 2013). Ces arguments semblent directement contredire certains résultats théoriques exposés plus tôt dans l'introduction : de manière générale, en absence d'information, la ligne droite semble permettre d'optimiser son taux de rencontre de ressources au moins dans certains cas. D'autre part le vent peut fortement influencer les mouvements des oiseaux marins et notamment leur rectitude (Weimerskirch et al. 2000, Amélineau et al. 2014), ce qui n'est pas discuté dans (Pettex et al. 2010, Regular et al. 2013).

Chez les primatologues, qui ont posé des questions similaires pour comprendre les mouvements de troupes sauvages de primates et de mammifères sociaux, les méthodologies sont plus prudentes et précises, ce qui permet de tirer des conclusions plus robustes (Janson & Byrne 2007, revues des approches dans Byrne & Bates 2011)**.** Ces études mettent notamment en garde sur l'utilisation de l'argument de la ligne droite. Ces chercheurs développent des modèles nuls spécifiques et comparent les taux de rencontres de ressources de ces modèles aux taux de rencontre observés empiriquement. Ils cherchent également à déterminer si certaines ressources sont « ignorées » en chemin par les primates pour atteindre des ressources plus profitables ou plus périssables plus loin. Peut-on utiliser de tels modèles nuls dans le cas des oiseaux marins, pour générer des prédictions plus robustes ? Est-ce possible même lorsque l'on n'a pas de

données sur la localisation de leurs ressources ? La marche de Lévy ou la marche composite brownienne peuvent-elles servir de tels modèles nuls ?

Enfin un dernier grand type d'argument utilisé chez les oiseaux marins est l'observation de fidélité spatiale : le fait qu'un individu retourne souvent dans une même zone au cours de ses trajets successifs (Weimerskirch 2007)**.** La fidélité spatiale est très documentée chez de nombreuses espèces d'oiseaux marins et chez d'autres prédateurs marins (Patrick et al. 2014, Ceia & Ramos 2015, Phillips et al. 2017). Ces observations semblent ainsi cohérentes avec la compréhension des dynamiques océanographiques présentées plus haut (Weimerskirch 2007). De fait la fidélité spatiale chez les oiseaux marins a surtout été analysée et observée (Ceia & Ramos 2015) dans des régions où l'océanographie semble assez stable et productive (latitudes tempérées à polaires, zones de relativement faible profondeur sujettes aux forçages par mouvements de marée). Généralement dans ces études la fidélité spatiale corrèle avec la fidélité à certains habitats, et il n'est pas toujours facile de séparer la cause de l'effet (Patrick et al. 2014, Patrick & Weimerskirch 2017, Courbin et al. 2018). D'autre part cette fidélité à l'échelle individuelle (différents individus de la même colonie vont se nourrir à différents endroits mais un même individu est fidèle à une zone) semble pouvoir persister plusieurs années au moins chez certaines espèces (albatros à sourcils noirs: Patrick & Weimerskirch 2017, albatros de Campbell: Sztukowski et al. 2018, fou de Bassan: Wakefield et al. 2015), que la mesure soit faite sur la zone spatiale ou sur l'habitat. Il a ainsi été proposé que cette fidélité spatiale à long terme n'implique pas nécessairement l'utilisation de mémoire d'un trajet sur l'autre (Wakefield et al. 2015), mais des préférences innées ou acquises très tôt dans la vie de l'individu (Patrick et al. 2014, Wakefield et al. 2015, Votier et al. 2017).

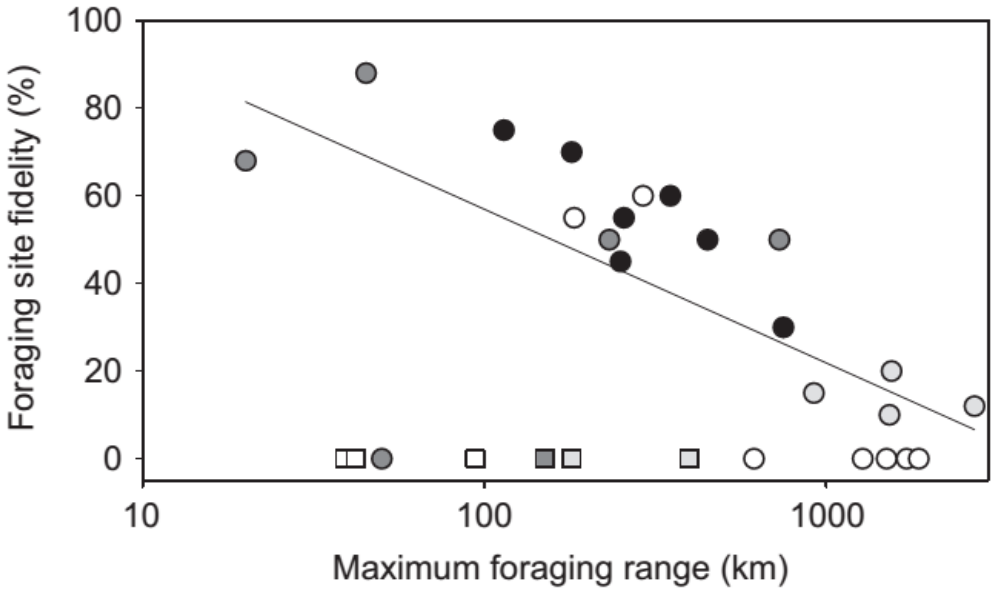


Figure I-14: Relation entre la probabilité de revenir sur une même zone entre trajets successifs d'un individu, à 10-20km près (y : fidélité) et rayon de prospection maximal (x), en fonction de la latitude de la colonie (carré : tropical, rond : tempéré à polaire) et de l'habitat prospecté (blanc : océanique, gris foncé : plateau continentaux, noir : bords de plateaux continentaux, gris clair : mélange d'habitats océaniques et de bords de plateaux). Reproduit de (Weimerskirch 2007).

A l'inverse, il semble que la fidélité spatiale soit beaucoup plus faible chez certains oiseaux marins. Dans sa méta-analyse, (Weimerskirch 2007) mesure la fidélité individuelle comme la proportion de trajets qui repassent à moins de 10-20km d'une zone visitée dans le trajet précédent. Les résultats sont que cette proportion tend à décroitre avec le rayon de prospection maximal des populations, et que cette probabilité est nulle chez certaines populations, quel que soit leur rayon de prospection maximal (Figure I-14).

Ces populations à faible fidélité spatiale semblent contenir de façon disproportionnée des oiseaux marins s'approvisionnant en secteur océanique (8 des 10 populations étudiées, ainsi que les espèces à habitat mixte comme le grand albatros) et des oiseaux marins tropicaux (les 5 populations étudiées à l'époque, s'approvisionnant dans des habitats variés). Le cas des oiseaux marins tropicaux en particulier est très intéressant au vu de la stochasticité apparente de leur milieu (voir section suivante), mais ces résultats étaient jugés préliminaires car basés sur peu de données (Weimerskirch 2007). Il y a eu très peu de nouvelles études de fidélité en milieu tropical depuis (revue dans Ceia & Ramos 2015, Oppel et al. 2017, Gilmour et al. 2018).

I.2.3. Le cas particulier des oiseaux marins tropicaux

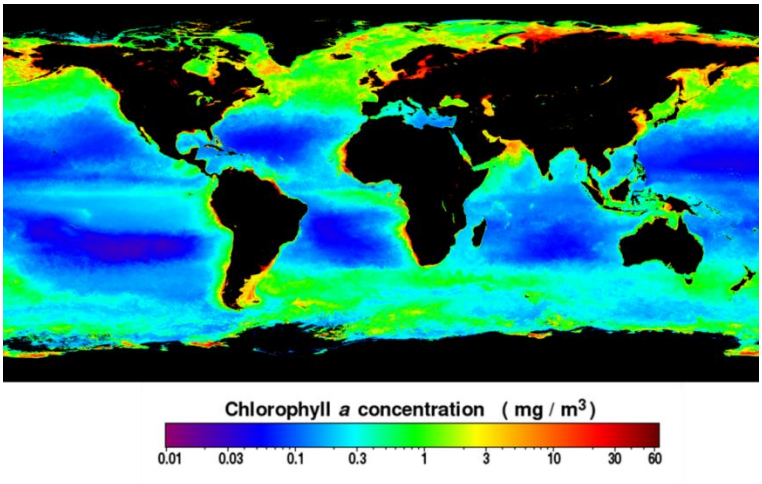


Figure I-15: Production primaire annuelle globale des océans en 2015 (concentration en chlorophylle-a déduite des mesures d'émissions lumineuses dans différentes bandes de longueurs d'onde par le satellite Aqua de la NASA). Accès le 04/08/2018 à https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/l3, crédit : NASA Goddard Space Flight Center, Ocean Ecology Laboratory, Ocean Biology Processing Group. Moderate-resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) Aqua, NASA OB.DAAC, Greenbelt, MD, USA.

En milieu tropical, le fort ensoleillement permanent réchauffe les eaux de surface, faisant diminuer leur densité relativement aux eaux plus profondes. Il en résulte une relative stabilité verticale de la colonne d'eau en absence de variations dans la topographie des fonds marins. Or les brassages verticaux sont avec les apports fluviaux les principales sources de nutriment pour les organismes photosynthétiques de surface (Mann & Lazier 2013). Il en résulte que **le milieu océanique tropical présente une productivité primaire bien plus faible (**Figure I-15**),** et généralement moins marquée par les saisons qu'en plus hautes latitudes (Mann & Lazier 2013**). Il y est d'autre part souvent plus difficile d'y identifier des zones statiques plus productives et prévisibles comme aux plus hautes latitudes.** Au vu des mécanismes physiques impliqués dans ces

dynamiques, cette plus grande imprévisibilité apparente du milieu océanique tropical est par ailleurs probablement très ancienne à l'échelle évolutive des oiseaux marins.

Beaucoup d'oiseaux marins des régions tropicales appartiennent à des familles qui ne se retrouvent pas sous d'autres latitudes : paille-en-queue, frégates et fous tropicaux. Parmi ces oiseaux, **les frégates et les fous tropicaux ont un régime alimentaire composé en grande partie** (Nelson 2005) **de poissons volants (par exemple les Exocetidae) et de calmars volants (par exemple les Ommastrephidae).** Pour être accessibles aux fous tropicaux et aux frégates, leurs proies doivent être très proches de la surface, ou s'envoler au-dessus de la surface (Figure I-16). Un des facteurs déterminants de la disponibilité de ces proies pour les oiseaux marins tropicaux est la **présence de prédateurs sous-marins (thons, dauphins, espadons, etc., Figure I-16) qui les poussent et les concentrent à la surface** (Au & Pitman 1988, Ballance & Pitman 1999, Thiebot & Weimerskirch 2013) et les forcent à tenter de s'échapper en volant au-dessus de l'eau (Figure I-16). La distribution des bancs de thon étant elle-même difficile à prédire (Miyake 2005, Fonteneau et al. 2013), il semble donc que **les zones de disponibilité des proies de ces oiseaux marins tropicaux soient gouvernées par des interactions stochastiques assez difficiles à prévoir, et très éphémères.**

Figure I-16: Gauche : Frégate tentant de capturer un poisson émergeant à la surface de l'eau. Les frégates capturent toutes leurs proies en vol, elles ne peuvent donc accéder qu'à des proies se rapprochant de la surface (photo © Henri Weimerskirch). Ces oiseaux marins tropicaux rejoignent donc généralement des agrégations mixtes de différentes espèces d'oiseaux marins et de prédateurs sous-marins (droite, photo © Tony Ludovico).

L'hypothèse prévalant dans ces régions est que les prédateurs supérieurs dont les oiseaux marins se basent essentiellement sur la détection d'agrégation (« local enhancement ») souvent multi-spécifiques de prédateurs aériens et sous-marins (Ballance & Pitman 1999, Weimerskirch 2007). Néanmoins quelques études très récentes suggèrent un minimum de fidélité chez certains de ces oiseaux marins tropicaux (Oppel et al 2015, 2017, Gilmour et al 2018).

I.2.4. Une « nouvelle » source de nourriture pour les oiseaux: les bateaux de pêche

Au XXe siècle, la pêche industrielle s'est considérablement développée, progressivement dans toutes les mers du globe (Pauly et al. 2005). Les techniques de pêche sont variées, allant de différentes méthodes de pêche au filet à l'utilisation de lignes porteuses de milliers d'hameçons (les palangres). Bien qu'il y ait des observations d'oiseaux marins suivant des bateaux avant la pêche industrielle (Tickell 2000), ces interactions semblent s'être considérablement

intensifiées au siècle dernier (Pauly et al. 2005), ce qui est relativement récent à l'échelle du temps de génération des oiseaux marins (mais voir Barbraud et al. 2013).

De nombreuses espèces d'oiseaux marins se nourrissent en effet des appâts, pertes ou rejets mis involontairement à leur disposition par les activités de pêche (Hudson & Furness 1989, Bicknell et al. 2013, Oro et al. 2013). **A l'échelle mondiale, la quantité de nourriture ainsi générée par les activités de pêche est estimée à 7,3 millions de tonnes par an** (Oro et al. 2013). **Cette nourriture semble également très facile d'accès** : elle est concentrée autour des bateaux qui peuvent être très visibles de loin, et est assez facile à capturer. Souvent, les pêcheurs ont par ailleurs des comportements réguliers, des zones de pêche privilégiées, qui pourraient les rendre très prévisibles dans l'espace et dans le temps (Oro et al. 2013). Si les ressources « naturelles » des oiseaux marins sont très dispersées et « imprévisibles », on peut s'attendre à ce qu'ils soient particulièrement attirés par la nourriture offerte par les activités de pêche, avec le risque qu'ils en deviennent dépendants (Bicknell et al. 2013).

Toutefois la nourriture produite par les activités de pêche présente certains aspects plus négatifs **: qualité nutritive douteuse** (Grémillet et al. 2008); **intense compétition et agressivité entre individus** et entre espèces dans ces agrégations (Hudson & Furness 1989, Cherel et al. 1996); et enfin, dans le cas notamment des palangriers, **forte mortalité induite sur les oiseaux**. Les **captures accidentelles d'oiseaux sont avec la prédation par les rats la principale cause de déclin des populations d'albatros et de pétrels dans le monde** (Croxall et al. 2012), avec entre 160 000 et 320 000 oiseaux qui pourraient être tués annuellement dans le monde par hameçonnage sur les palangres (Anderson et al. 2011). Ces aspects négatifs potentiellement perceptibles par les oiseaux suffisent-ils à peser dans la balance lorsqu'un oiseau doit décider s'il va exploiter la nourriture disponible derrière les bateaux de pêche ? **Ces ressources sont apparues récemment à l'échelle évolutive, pour ces oiseaux au temps de génération long,** ce qui questionne leur capacité d'adaptation (Barbraud et al. 2013).

Depuis quelques années (Votier et al. 2010), certains chercheurs ont pu avoir **accès à des données GPS précises sur les mouvements de bateaux officiellement autorisés à pêcher dans certaines zones territoriales**. **Il est ainsi possible de croiser les trajets des bateaux avec les trajets des oiseaux en mer au même moment** (Votier et al. 2010, Torres et al. 2013, Croxall et al. 2013). Ces études révèlent généralement de **fortes variabilités entre les individus dans leur temps passé à proximité des bateaux** (e.g. Granadeiro et al. 2014, Patrick et al. 2015, Torres et al. 2013, Sommerfeld et al. 2016). C**es études n'ont toutefois pas partitionné dans ces variations entre individus ce qui est dû aux fluctuations des chances de rencontrer des bateaux, de ce qui est dû à la probabilité d'attraction ou au temps resté auprès du bateau à chaque interaction**. En d'autres termes, malgré des données suffisamment précises, ce comportement n'a encore pas été analysé sous l'angle d'une approche théorique du comportement d'approvisionnement. Il est ainsi difficile de prédire quelles espèces et/ou quels individus sont plus susceptibles d'interagir avec des bateaux, et pourquoi, malgré d'importants enjeux de conservation.

I.3. Synthèse : objectifs et argumentaire de la thèse

Le comportement d'acquisition de nourriture peut être décomposé en décisions affectant les chances de rencontres de ressources, plus ou moins dispersées et agrégées, et en décisions d'exploitation des ressources rencontrées (Schoener 1971, Charnov 1976, Bell 2012). Chacune de ces décisions est contrainte par le compromis existant entre l'exploitation et l'exploration (Mehlhorn et al. 2015, Hills et al. 2015), et par l'information disponible à l'organisme pour orienter ses choix. L'utilisation de mémoire des expériences individuelle passées peut permettre à l'organisme d'adapter ses décisions à un environnement présentant des variations relativement lentes à l'échelle de la vie de l'individu (Stephens 1991, Dukas 1998, Fagan et al. 2013). Mettre à jour sa mémoire fréquemment peut permettre de suivre des variations environnementales plus fréquentes. Néanmoins la capacité et l'utilisation de mémoire impliquent des coûts, qui peuvent contrebalancer ses avantages (Burns et al. 2010). Dans un environnement changeant trop rapidement, ou au contraire invariable, il est prédit que l'utilisation de mémoire pourrait être contre-sélectionnée (Mery & Kawecki 2002, Dunlap & Stephens 2009).

Les oiseaux marins à travers le monde ont des traits d'histoire de vie extrêmes avec une reproduction lente et une longue espérance de vie (Schreiber & Burger 2001). Il est généralement supposé que cette uniformité reflète une sélection due aux difficultés à acquérir des ressources dans l'environnement marin (Ricklefs 1990, Weimerskirch Henri 2018). Les données précises sur leurs proies sont cependant très rarement disponibles, ce qui limite notre compréhension de leurs stratégies d'approvisionnement. Il est souvent supposé que leur approvisionnement est limité par le taux de rencontre des ressources, et éventuellement par leur imprévisibilité.

Différents arguments ont été utilisés pour inférer l'anticipation ou non de la localisation des ressources par les oiseaux marins (Weimerskirch 2007, Pettex et al. 2010) mais beaucoup semblent peu étayés voire en contradiction avec les arguments théoriques (Benhamou 2007, Pyke 2014). Dans certains environnements, la prévisibilité des zones océanographiques productives semble favoriser des stratégies de fidélité spatiale à long terme. En milieu tropical, la stochasticité de la distribution des proies semble moins favorable aux stratégies de fidélité spatiale, mais pourrait être liée à un manque de données (Weimerskirch 2007, Ceia & Ramos 2015, Gilmour et al. 2018). Enfin selon l'hypothèse de la limite par le taux de rencontre des ressources et le compromis exploration-exploitation, les oiseaux marins devraient être peu enclins à décliner des opportunités rencontrées en chemin, et en particulier pourraient être fortement attirés par les bateaux de pêche, ce qui pose d'importants problèmes de conservation.

I.3.2. Objectif

Dans cette thèse, je vais chercher à préciser les informations que peuvent utiliser les oiseaux marins pour orienter leurs décisions d'approvisionnement. Quels arguments théoriques peuvent être utilisés pour traiter la question empiriquement? Quelles stratégies les oiseaux marins peuvent-ils employer dans des environnements très stochastiques ? L'imprévisibilité de leurs proies implique-t-elle qu'ils exploitent la moindre opportunité rencontrée au cours de leurs trajets, et quelles conséquences cela a-t-il sur leurs interactions avec les bateaux de pêche ? Enfin, comment varient les réponses à ces questions selon les espèces et les individus ? Quels facteurs semblent essentiels pour expliquer les différentes stratégies d'approvisionnement chez ces animaux ?

I.3.3. Structure

Dans le premier chapitre, nous réexaminerons les arguments utilisés par les études précédentes sur cette question. Je présenterai de nouveaux résultats théoriques sur la controverse entre marche de Lévy et marches composites, je discuterai dans quelle mesure ces modèles théoriques peuvent être utilisés comme modèles nuls pour analyser des données empiriques sur les oiseaux marins et s'ils supportent les conclusions précédemment avancées. Enfin je proposerai une approche alternative basée sur l'analyse des biais directionnels, qui sera réutilisée plusieurs fois dans les chapitres suivants.

Dans le second chapitre, nous étudierons les stratégies de recherche à large échelle et notamment la fidélité spatiale chez différents oiseaux marins tropicaux se nourrissant de poissons volants à la distribution stochastique et la disponibilité éphémère. Je testerai l'hypothèse générale qu'ils font très peu preuve de fidélité spatiale et adoptent des stratégies de recherche basées sur des indices en temps réel comme de l'information publique. Je comparerai pour cela leurs stratégies avec celles d'oiseaux marins connus pour leur fidélité spatiale.

Dans le troisième chapitre, nous tirerons profit de données très précises sur les mouvements de bateaux de pêche autour des colonies de deux espèces d'albatros suivis par GPS. Nous pourrons ainsi examiner finement les réactions d'oiseaux marins à leurs ressources. Je chercherai à déterminer si les interactions des oiseaux avec les bateaux sont principalement déterminées par les taux de rencontre ou par des processus de sélection de ressources, et si cela varie selon les espèces et les individus.

Je finirai en proposant une rapide synthèse de ce que l'on sait des stratégies d'approvisionnement des oiseaux marins vu sous l'angle de la théorie de l'approvisionnement optimal et de l'écologie cognitive, les apports de la thèse à cette question et mes réflexions sur les pistes qui restent à explorer. J'évaluerai si le cadre de l'écologie comportementale et cognitive dans lequel j'ai placé cette thèse peut nous aider à mieux comprendre l'écologie alimentaire des oiseaux marins, et dans quelle mesure cela pourrait nous aider à comprendre d'autres organismes. Je conclurai avec des réflexions sur les éventuelles implications en matière de prédictions des réactions de la faune sauvage aux changements de leur environnement.

II. Sites, espèces et matériels d'études, et méthodes générales

Cabane d'étude de Pointe Basse, à proximité d'une colonie de grands albatros

II.1. Sites d'étude

Les données utilisées pour cette thèse proviennent d'espèces et de populations de 11 sites d'études différents à travers le monde (Figure II-1), dont sept en zone tropicale, un en Ecosse et trois dans l'Océan Austral. A l'exception des données sur les fous de Bassan, toutes les données présentées sur les oiseaux proviennent de programmes de recherche menés ou co-dirigés par Henri Weimerskirch, financés par de nombreux organismes. Mon travail de thèse a surtout constitué à les analyser, même si j'ai pu participer à plusieurs missions de déploiements de GPS sur le terrain avant et pendant la thèse. Les données sur les bateaux compilés dans la base Pecheker, ont été mises à disposition pour nos études par le Muséum d'Histoire Naturelle de Paris (Martin & Pruvost 2007), et leur récolte fait partie des obligations légales requises pour pêcher dans les eaux territoriales françaises.

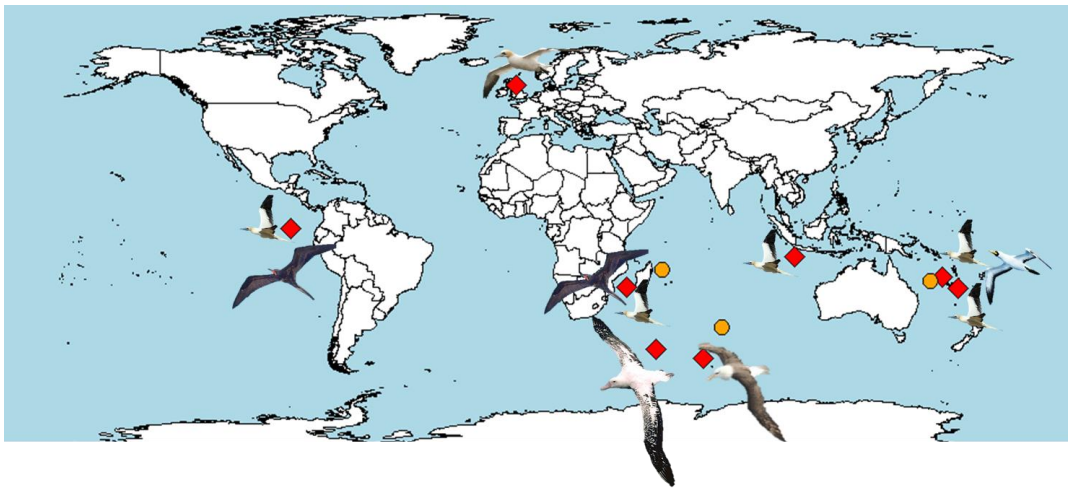


Figure II-1: Distribution mondiale des colonies de différentes espèces étudiées dans cette thèse. Les carrés rouges indiquent les colonies principales étudiées, la ou les espèces correspondantes sont illustrées. Les points orange indiquent des colonies pour lesquelles les résultats présentés seront moins détaillés, pour des raisons de clarté les espèces correspondantes n'ont pas été illustrées.

II.1.1. Sites d'études tropicaux

Quatre espèces d'oiseaux marins au total ont été étudiées en milieu tropical : des fous à pieds rouges (*Sula sula*) et des frégates du Pacifique (*Fregata minor*) sur l'ile de Genovesa dans l'archipel des Galápagos et sur l'ile d'Europa dans le canal du Mozambique, des fous à pieds rouges et des fous masqués (*Sula dactylatra*) sur l'ile de Surprise en Nouvelle Calédonie, des fous à pieds rouges et des fous bruns (*Sula leucogaster*) sur les iles Chesterfield en Nouvelle Calédonie, et enfin des fous à pieds rouges sur l'île de Walpole en Nouvelle Calédonie et sur l'ile de Christmas située au sud-Ouest de l'ile de Java.

Ces différentes îles tropicales abritent un nombre très variable d'oiseaux marins (Tableau II-1), et présentent des conditions océanographiques variées, notamment en termes de distance aux grandes terres émergées, de bathymétrie et de production primaire (Mendez, Borsa, et al. 2017). Ces études ont été menées dans le cadre de divers programmes ou missions ponctuelles (programme français 'Iles Eparses' (2011-2013), croisière MOMAlis à bord du RV 'Alis',

programme EARLYLIFE ERC-2012-ADG_20120314), parfois certains sites ont été étudiés plusieurs années (Tableau II-1).

Tableau II-1: Sites d'études tropicaux. Taille des populations de fous repris de (Mendez 2017), incluant toutes les espèces de fous de l'île, taille des populations de frégates repris de (Weimerskirch et al. 2017).

Colonie	Espèces étudiées	Taille des populations de fous et frégates	Années de suivi
Europa, canal du Mozambique (22.4°S, 40.4°E)	Frégates du Pacifique, fous à pieds rouges	~ 3 000 fous, ~ 1 500 frégates	2011-2015 (fous), 2013-2015 (frégates)
Genovesa, Galápagos (0.3°N, 89.9°W)	Frégates du Pacifique, fous à pieds rouges	~ 140 000 fous, ~ 100s frégates	2015 (frégates), 2009 et 2014 (fous)
Christmas Island, Est Oc. Indien (10.5°S, 105.7°E)	Fous à pieds rouges	~ 20 000 fous, frégates	2010, 2014
Surprise, Nouvelle-Calédonie (18.5°S, 163.10E)	Fous à pieds rouges, fous masqués	~ 4 000 fous, ~ 10s frégates	2015
Walpole, Nouvelle Calédonie (22.6°S, 168.9°E)	Fous à pieds rouges	~ 100s fous, 500-900 frégates	2014
Chesterfield, Nouvelle Calédonie (19.9°S, 158.4°E)	Fous à pieds rouges, fous bruns	~ 12 000 fous, ~ 100s frégates	2012

II.1.2. Site d'étude Ecossais

Des fous de Bassan (*Morus bassanus*) ont été étudié en Ecosse à la colonie de Bass Rock (à l'est d'Edimbourg) qui a donné son nom à l'oiseau, et qui est aujourd'hui l'une des plus grosses colonies du monde (Wakefield et al. 2013) pour cette espèce (~90 000 couples). Cette colonie à l'embouchure du Firth of Forth donne sur les eaux continentales peu profondes de mer du Nord, caractérisées en été par des fronts océaniques assez prévisibles (Wakefield et al. 2015). Les oiseaux ont été sexés génétiquement (Cleasby et al. 2015).

J'ai eu accès à ces données par l'intermédiaire de Keith Hamer de l'Université de Leeds, auprès de qui j'avais réalisé un stage de M2 qui sert de base aux analyses présentées dans ce chapitre. Ces données font partie d'un programme financé par le NERC dont Keith Hamer était l'un des bénéficiaires (avec Steve Votier, Stuart Bearhop, Ewan Wakefield et Thomas Bodey, Standard Grant NE/H007466/1).

II.1.3. Sites d'études dans l'Océan Austral

Trois espèces d'albatros ont été étudiées dans l'Océan Austral au sud de l'Océan Indien, dans les îles de Crozet (46°S, 51.9°E), Kerguelen (49.6°S, 70.3°E) et Amsterdam (37.8°S, 77.5°E). Ces iles

balayées par des forts vents d'Ouest quasi permanents sont des territoires français sous l'administration des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). Elles abritent des colonies d'oiseaux marins, de manchots et de mammifères marins (otaries, éléphants de mer) qui représentent au total plusieurs millions d'individus (Delord et al. 2014).

II.1.3.a. Caractéristiques géographiques

Les iles de l'archipel de Crozet sont entourées d'un plateau continental d'environ 30 000km², l'archipel de Kerguelen est situé sur un plateau continental plus large de près d'un million de km² dont la moitié sud est sous juridiction australienne (plateau et ile de Heard). Les eaux correspondant aux plateaux continentaux sont les zones d'approvisionnement privilégiées de nombreuses espèces d'oiseaux marins pendant l'été Austral (Delord et al. 2014), et sont également exploités sur leur pourtour (zone de pente de plateau) par des bateaux pêchant des poissons de fond (Pruvost et al. 2015).

Alors que les archipels de Crozet et Kerguelen sont situés dans des eaux subantarctiques dont la température oscille entre 6 et 10°C, l'ile d'Amsterdam est située au-dessus de la convergence subtropicale où les eaux sont à des températures de 15-23°C. Ces trois sites font l'objet de suivis scientifiques à longs termes des oiseaux marins dans le cadre d'un programme scientifique à long terme financé par l'Institut Paul Emile Victor (IPEV, ex Institut Polaire Français) et aujourd'hui coordonné par Henri Weimerskirch au CNRS de Chizé (Weimerskirch Henri 2018).

Figure II-2: Albatros hurleurs (de gauche à droite: juvénile encore partiellement en duvet, mâle, femelle, noter le bague à la patte de la femelle, adulte de sexe inconnu) sur l'ile de la Possession à Crozet. Crédit photo : © Henri Weimerskirch

II.1.3.b. Suivi à long terme des oiseaux marins des terres australes françaises

Les populations de grands albatros (*Diomedea exulans*), d'albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophrys*) et d'albatros d'Amsterdam (*Diomedea amsterdamensis*) font l'objet d'un suivi

scientifique à long terme (Figure II-2), notamment démographique depuis plusieurs décennies (suivi annuel depuis 1966 dans le cas des albatros hurleurs de Crozet, depuis 1978 pour l'albatros à sourcils noirs à Kerguelen, et depuis 1983 pour l'albatros d'Amsterdam). Tous les ans un baguage systématique de tous les individus de la colonie est effectué (Weimerskirch, Brothers, et al. 1997, Pardo, Barbraud, Authier, et al. 2013, Weimerskirch Henri 2018).

Ces oiseaux étant fortement philopatriques (les oiseaux reviennent généralement nicher toute leur vie sur leur colonie de naissance), un pedigree très détaillé est disponible pour la plupart des individus (âge exact ou estimé selon l'âge de la pose de bague, sexe déterminé visuellement ou génétiquement, histoire des tentatives de reproduction, etc.). D'autre part depuis les années 1990, ces deux populations (et en particulier celles d'albatros hurleurs) ont fait l'objet de nombreuses études du mouvement des individus en mer, par suivi télémétrique, dont des suivis par GPS depuis les années 2000 (Weimerskirch, Mougey, et al. 1997, Weimerskirch et al. 2014, Patrick & Weimerskirch 2017).

II.2. Déploiements des balises de suivi des déplacements

II.2.1. Méthodes de capture et d'attachement

Selon les espèces, les oiseaux sont capturés à leur nid à la main (albatros) ou à l'aide d'une perche munie d'un nœud coulant (fous et frégates). Lorsque les oiseaux sont en phase d'incubation ou élèvent de jeunes poussins, et que le partenaire n'est pas présent, l'œuf ou le poussin sont éventuellement protégés des intempéries et/ou des prédateurs en couvrant le nid le temps de la manipulation de l'adulte.

Diverses mesures biométriques peuvent être effectuées pendant ces manipulations (mesures standardisées des longueurs et hauteurs de bec, longueurs de tarse, d'aile) ainsi qu'une pesée à l'aide de balances mécaniques. Les oiseaux non bagués peuvent l'être à cette occasion (baguage non systématique en milieu tropical, lorsque les probabilités de revoir l'animal après la mission sont faibles). Les oiseaux déjà bagués sont identifiés pour retrouver leur pedigree.

Une balise insérée dans une gaine plastique étanche est ensuite fixée aux plumes à l'aide de ruban adhésif (généralement de la marque Tesa qui offre une très bonne adhérence résistante à l'humidité), dans l'axe du corps de l'animal. Selon les espèces, la balise est déployée sur les plumes du dos (albatros, frégates), ou sur les plumes centrales de la queue (fous). De la glue est parfois utilisée pour renforcer l'adhérence, en particulier pour les poses longues.

Une fois la manipulation terminée, l'oiseau est replacé proche de son nid si le partenaire n'est pas présent, et généralement y retourne très rapidement. Lorsque les oiseaux sont capturés au moment d'un échange de partenaire au nid, les individus capturés sont ceux sur le point de partir, ils sont lâchés plus loin de leur nid pour les encourager à partir et éviter un nouvel échange de partenaire lié au stress et à la confusion de la manipulation.

Lorsque les balises nécessitent d'être récupérées pour accéder aux données, les oiseaux sont marqués pour reconnaissance et après avoir été observés absent de la colonie, ils sont

recapturés selon la même méthode, et peuvent éventuellement être pesés pour obtenir le gain de masse pendant leur trajet d'approvisionnement. Lorsqu'ils ne sont pas recapturés, la balise finit par se détacher toute seule ou au moment de la mue de l'oiseau.

II.2.2. Ethique et effets des balises et des manipulations sur les oiseaux

Les balises déployées sur les animaux sont choisies pour être les moins encombrantes et les plus légères possibles. Elles n'excèdent jamais 3% de la masse des individus, et généralement sont bien en deçà de ce seuil limite (Phillips et al. 2003, Vandenabeele et al. 2012). Dans le cas des espèces plongeuses comme les fous, le déploiement sur la queue limite la gêne au moment de l'impact de la plongée, mais pourrait augmenter la dépense énergétique des oiseaux, il ainsi été recommandé récemment comme compromis de placer les appareils dans le bas du dos (Vandenabeele et al. 2014). L'air est chassé au maximum des gaines plastiques pour en limiter la flottabilité.

Ces déploiements occasionnent du stress ponctuel pour les oiseaux le temps de la manipulation, mais n'affectent pas durablement leur comportement (Lamb et al. 2017). Plusieurs études ont vérifié que chez les grandes espèces d'oiseaux ces déploiements n'affectent pas leur succès reproducteur ou leur survie (Barbraud & Weimerskirch 2012). Si chez les plus petites espèces d'oiseaux le déploiement de balises encombrantes peut augmenter la durée de trajets d'approvisionnement (Phillips et al. 2003, Vandenabeele et al. 2012), ce n'est pas le cas des espèces étudiées ici (c'est vérifiable en observant les dates de départ et de retour des individus non équipés voisins). Le déploiement de caméras sur certaines espèces montre que les individus équipés ont des comportements normaux en mer comparables aux individus non équipés (Sakamoto et al. 2009, Thiebault, Mullers, Pistorius, Meza-Torres, et al. 2014).

Toutes les manipulations sont effectuées après autorisation des autorités locales et validation par un comité d'éthique, en connaissance des statuts de protection des espèces. Enfin, ma thèse est l'illustration du fait que les données récoltées pour certains programmes spécifiques peuvent être valorisées à nouveau de nombreuses années plus tard dans le cadre de nouvelles analyses non anticipées au moment du déploiement.

II.2.3. Balises utilisées

Selon les espèces, les localités et les années d'études, différents modèles de balises ont été utilisés. Dans la majorité des cas, les balises sont de petits GPS dits « I-GotU » (Mobile Action Technology, Taiwan Inc.) d'environ 30 ou 20g selon la batterie associée et la gaine. Le système de localisation par GPS repose sur un principe de « triangulation » par une constellation de satellites dédiés, ce système permet une très grande précision de l'ordre de quelques mètres d'erreur au maximum. Ces balises sont pré-programmables, et selon la fréquence d'acquisition des localisations GPS (de 30s à 15min dans nos études, selon les années, les populations et les espèces) peuvent durer plusieurs jours ou semaines. Dans le cas des frégates à Europa, des balises GPS couplées à des panneaux solaires ont été utilisées (PS-RF, e-obs GmbH, Munich, Germany, 30g), ce qui permet d'étendre considérablement la durée des enregistrements par individus, notamment en milieu

tropical. Ces balises transmettaient automatiquement leurs données à une antenne placée à la colonie, et ne nécessitent donc pas une recapture de l'animal.

Dans deux populations (frégates aux Galápagos et albatros d'Amsterdam), la majorité des données provient d'un tout autre type de balise, qui reposent sur le système Argos et non pas le système GPS. Ces balises envoient en direct leurs localisations à des satellites dédiés, et ne nécessitent ni recapture de l'animal, ni antennes de téléchargement. Elles sont en revanche plus volumineuse, plus couteuse, et surtout moins précises. Les localisations sont estimées par effet Doppler et non par triangulation, ce qui résulte en imprécision variables allant de quelques centaines de mètres jusqu'à parfois quelques dizaines de kilomètres (généralement de l'ordre d'une imprécision de plusieurs kilomètres). D'autre part ces acquisitions de localisation sont moins régulières que le système GPS, et fonctionnent par « duty cycle », avec des phases de localisations plus fréquentes (30min-2h) entrecoupées de phases sans localisation.

II.3. Espèces étudiées et données utilisées

Huit espèces au total ont été étudiées, pour un total de 14 populations différentes en 11 localités. Les espèces étudiées appartiennent à deux ordres différents : les procellariiformes (albatros) et les pélécaniformes (fous et frégate). Au sein des pélécaniformes, les frégates (frégatidés) constituent une famille distincte des fous (sulidés) qui comprennent les fous de Bassan (« gannets » en anglais) et les fous tropicaux (fous à pieds rouges, masqués et bruns, « boobies » en anglais). Au sein des albatros, l'albatros d'Amsterdam est plus apparenté au grand albatros qu'à l'albatros à sourcils noirs. Nous présentons dans le Tableau II-2 quelques-unes des caractéristiques de ces espèces affectant leurs vols et leur approvisionnement.

La quantité de données disponibles varie beaucoup selon les espèces et les populations, qui n'ont pas toutes été étudiées au même stade(s) reproducteur(s). Le nombre d'individus suivis, le nombre de trajets individuels enregistrés est présenté pour chaque espèce dans le Tableau II-3. Selon les analyses, certains trajets ont été écartés parmi l'ensemble disponible. Par exemple les analyses de rectitude du trajet nécessitent de standardiser la fréquence d'acquisition GPS (Benhamou 2004b) et donc d'écarter les trajets aux localisations trop peu fréquentes (ainsi que les trajets enregistrés par balises Argos). Au chapitre 3 seuls les trajets de grands albatros et d'albatros à sourcils noirs disponibles simultanément aux données sur les bateaux ont été utilisés.

Tableau II-2: Caractéristiques influençant les capacités de vol et d'approvisionnement des espèces étudiées. Par souci de clarté les références bibliographiques n'ont pas été incluses, beaucoup de ces informations sont tirées de (Tickell 2000, Schreiber & Burger 2001, Nelson 2005, Delord et al. 2014).

	Masse	Envergure	Type de vol	Proies	Mode de capture des proies
Grand albatros	M 8-12kg, F 6-9kg	2.5-3.5m	Plané dynamique à faible altitude (faible coût énergie)	Céphalopodes et poissons, charognes	Posé à la surface de l'eau
Albatros d'Amsterdam	M 6-8kg, F 5-7kg	~3m	Plané dynamique à faible altitude (faible coût énergie)	Inconnu, probablement similaire au grand albatros	Posé à la surface de l'eau ?
Albatros à sourcils noirs	3-5 kg	2.1 – 2.4m	Plané dynamique à faible altitude (faible coût énergie)	Poissons et céphalopodes, krill	Posé à la surface de l'eau (rares immersions à faible profondeur)
Frégate du Pacifique	1-1.5kg	2.0-2.3m	Courants ascensionnels et planés passifs à haute altitude (faible coût énergie)	Poissons et calmars volants	En vol (jamais posée sur l'eau)
Fou à pieds rouges	0.8-1.2kg	0.9-1m	Plané dynamique et vol battu	Poissons et calmars volants surtout	En vol et plongées à faible profondeur
Fou masqué	1.2-2.3kg	1.5-1.7m	Vol battu et planés	Varié, beaucoup de poissons et calmars volants	Plongées (et en vol ?)
Fou brun	0.8-1.5kg	1.3-1.5m	Vol battu et planés	Varié, beaucoup de poissons et calmars volants	Plongées (et en vol ?)
Fou de Bassan	2.3-3.6kg	1.6-1.8m	Vol battu et planés	Divers poissons	Plongées

Tableau II-3 : Données disponibles sur les trajets adultes. Trajets juvéniles chez les fous à pieds rouges et les frégates du Pacifique non comptabilisés

Nom français (*latin*)	Abbréviation (nom anglais)	N colonies	N individus (M/F/Unk)	N indiv./Stade repro	N trajets	N paires trajets successifs
Grand albatros (*Diomedea exulans*)	WA (wandering albatros)	1	303 (F: 155 / M: 149 / Unk: 4)	egg: 265 / chick: 55 / post-envol: NA / non-breed.: NA / unk:3	647	182
Albatros d'Amsterdam (*Diomedea amsterdamensis*)	AMA (amsterdam albatros)	1	48 (F: 17 / M: 15 / Unk: 16)	egg: 12 / chick: 38 / post-envol: NA / non-breed.: NA / unk:0	266	152
Albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophris*)	BBA (black-browed albatros)	1	138 (F: 36 / M: 66 / Unk: 36)	egg: 10 / chick: 67 / post-envol: NA / non-breed.: NA / unk:78	382	207
Frégate du Pacifique (*Fregata minor*)	Frig (great frigatebird)	2	23 (F: 13 / M: 4 / Unk: 6)	egg: 0 / chick ou post-envol: 17 / non-breed.: 6 / unk: 0	519	474
Fou à pieds rouges (*Sula sula*)	RFB (red-footed booby)	6	236 (F: 122 / M: 102 / Unk: 14)	egg: 106 / chick: 116 / post-envol: 12 / non-breed.: NA / unk:0	573	322
Fou Masqué (*Sula dactylatra*)	MB (masked booby)	1	6 (F: 0 / M: 0 / Unk: 6)	egg: 0 / chick: 0 / post-envol: 0 / non-breed.: NA / unk:6	33	27
Fou brun (*Sula leucogaster*)	BB (brown booby)	1	4 (F: 0 / M: 0 / Unk: 4)	egg: 0 / chick: 0 / post-envol: 0 / non-breed.: NA / unk:4	7	3
Fou de Bassan (*Morus bassanus*)	NG (northern gannet)	1	33 (F: 14 / M: 19 / Unk: 0)	egg: 0 / chick: 33 / post-envol: NA / non-breed.: NA / unk:0	166	133

II.3.1. Albatros étudiés

Figure II-3 : De gauche à droite: albatros à sourcils noirs, grand albatros, albatros d'Amsterdam (crédit photo © Charles Meyer)

Les albatros sont des oiseaux massifs aux ailes longues et étroites (Figure II-3) qui leur permettent de parcourir des distances considérables à très faible coût énergétique, en effectuant des vols planés dynamiques au ras des vagues (Sachs 2005, 2016) qui ne nécessitent que très peu de battements d'ailes (Figure II-4).

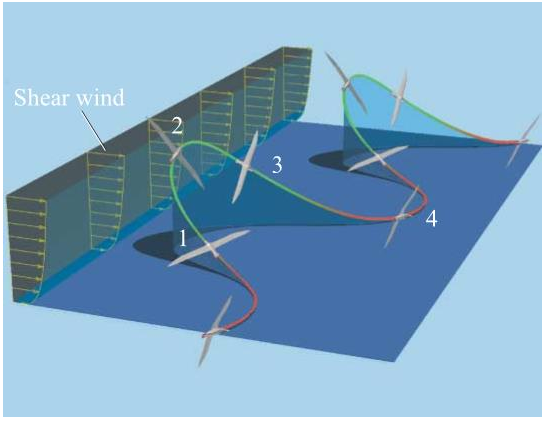


Figure II-4: Schéma du vol plané dynamique (« dynamic soaring ») permettant aux albatros de s'appuyer sur le vent pour voler à très faible coût énergétique. Repris de (Sachs 2005)

Ils se nourrissent de poissons, céphalopodes et crustacés dans des proportions variables selon les espèces et les populations (Ridoux 1994, Cherel & Klages 1998, Cherel et al. 2000, 2017). Pour les capturer, ils se posent à la surface de l'eau, et ne s'immergent qu'extrêmement rarement (a priori jamais dans le cas des grands albatros (Tickell 2000)). Pourtant beaucoup de ces proies sont connues pour habiter les profondeurs de l'océan, et il n'est toujours pas résolu (Clarke et al. 1981, Imber 1992, Cherel & Klages 1998, Cherel et al. 2017) comment elles peuvent se retrouver en surface à disponibilité des albatros (régurgitât de cétacés, individus morts à flottabilité positive, migrations verticales, rejets ou appâts de bateaux, etc.). Ces captures ont lieu essentiellement de jours chez les espèces étudiées (Croxall & Prince 1994, Weimerskirch & Guionnet 2002, Weimerskirch, Gault, et al. 2005). La nuit les albatros restent posés sur l'eau et ne capturent qu'occasionnellement des proies (Jouventin & Weimerskirch 1990, Weimerskirch, Gault, et al. 2005). Les albatros comptent parmi les oiseaux les plus menacés au monde (Croxall et al. 2012,

Phillips et al. 2016). Le grand albatros est classé VU par l'IUCN, l'albatros d'Amsterdam CR, et l'albatros à sourcils noirs LC.

Les couples d'albatros à sourcils noirs se reproduisent en moyenne tous les ans (Delord et al. 2014). Les grands albatros et les albatros d'Amsterdam ne se reproduisent en général que tous les deux ans car presque un an s'écoulent entre l'établissement du nid par les partenaires jusqu'à l'indépendance du poussin (Jouventin & Dobson 2002), les oiseaux alternent une année de reproduction et une année sabbatique (Delord et al. 2014). Il n'y a pas de soins parentaux après l'envol du poussin, qui part seul pour plusieurs années en mer (Schreiber & Burger 2001, Weimerskirch et al. 2006, De Grissac et al. 2016).

II.3.1.a. Grand albatros sur l'ile de la Possession

Le grand albatros est une espèce présente dans tout l'Océan Austral, nichant sur différents archipels dont celui de Crozet (Tickell 2000). La population étudiée sur l'ile de la Possession à Crozet compte chaque année environ 350 couples reproducteurs (Weimerskirch Henri 2018).

Lors de la phase d'incubation, les grands albatros font des trajets d'approvisionnement de durée variable (médiane 9j, régulièrement entre 3 et 20j). Lors de certains de ces trajets, les individus peuvent parcourir des distances considérables de plusieurs milliers de kilomètres, et atteindre des zones proches des côtes de l'Afrique du Sud et/ou proches des côtes de l'Antarctique (Figure II-5). La distribution des rayons de prospection maximaux pendant l'incubation montre beaucoup de trajets courts, et un étalement de trajets plus long. On peut séparer ainsi les trajets de plus ou moins de 300km de rayon de prospection. Les trajets ne s'éloignant pas plus de 300km se cantonnent au plateau de Crozet (Figure II-5), et présentent des caractéristiques assez différentes des trajets plus longs et plus océaniques.

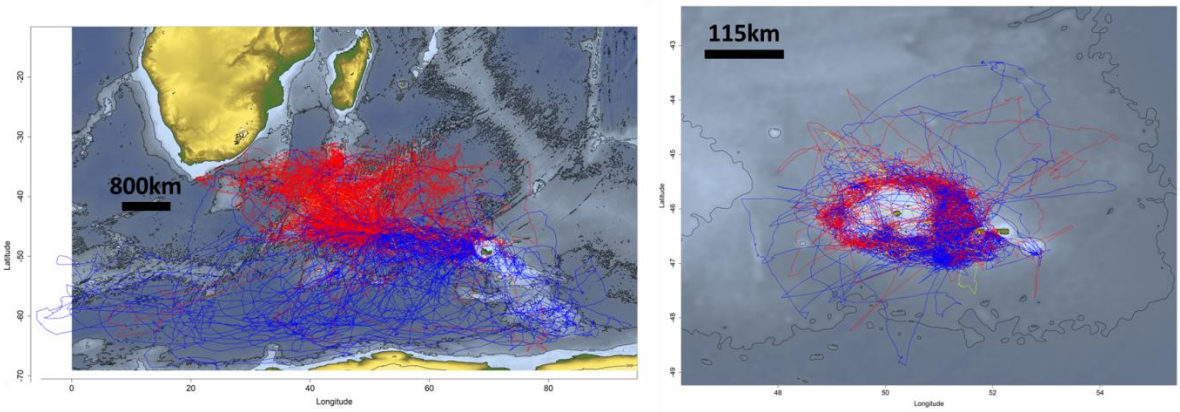


Figure II-5: Ensemble des trajets de grands albatros de l'Ile de la Possession à Crozet, avec un rayon de prospection > 300km (gauche) ou < 300km (droite ; bleu: mâle, rouge: femelle, jaune: sexe inconnu). Les figurés bleu indiquent la bathymétrie, les lignes d'isobathes sont dessinées tous les 2000m (R package marmap).

Lors de la phase de garde du jeune poussin ou « brooding », pendant un mois à partir de l'éclosion, les trajets des grands albatros sont tous plus courts, de 3j en moyenne, et restent sur le

plateau de Crozet. Dans cette thèse, nous n'étudierons pas de trajets au-delà de la phase de brooding (Weimerskirch et al. 1993).

Lors des trajets longs, les femelles partent majoritairement dans les eaux au Nord de Crozet, tandis que les mâles partent généralement vers le Sud (Figure II-5). Les deux sexes en revanche peuvent passer beaucoup de temps au niveau du plateau de Crozet. Les raisons de cette ségrégation à large échelle ne sont pas connues avec certitude, mais pourraient être reliées à la plus faible masse des femelles (20% plus légères que les mâles) qui pourraient mener à une exclusion compétitive, et/ou à un plus faible ratio masse/surface alaire chez les femelles qui les fait éviter les zones de vents forts au Sud de Crozet (Shaffer et al. 2001).

La fidélité spatiale semble assez forte pour les trajets qui restent sur le Plateau de Crozet, pour les trajets plus longs, elle pourrait dépendre de l'habitat atteint : faible en milieu océanique mais forte dans les zones de plateaux (Weimerskirch et al. 1993, Weimerskirch 2007).

II.3.1.b. Albatros à sourcils noirs

L'albatros à sourcils noirs niche sur différentes iles de l'Océan Austral (Tickell 2000). Dans l'archipel de Kerguelen plusieurs colonies sont établies (Delord et al. 2014), dont une est suivie et étudiée dans le Cañon des Sourcils Noirs, d'environ 1000 couples reproducteurs chaque année (base de donnée CEBC).

Les albatros à sourcils noirs font des trajets dans les eaux correspondant au plateau de Kerguelen, parfois sur ses pentes voire un peu au-delà (Figure II-6). Les trajets pendant l'incubation durent plus longtemps que les trajets après l'éclosion du poussin (Weimerskirch, Mougey, et al. 1997, Patrick & Weimerskirch 2014a). Il n'y a pas de ségrégation mâles/femelles aussi nette que chez le grand albatros. En revanche il y a une forte fidélité spatiale individuelle persistante sur plusieurs années, qui semble affecter le succès reproducteur des individus différemment selon les conditions environnementales et le sexe des individus (Patrick & Weimerskirch 2014a, b, 2017).

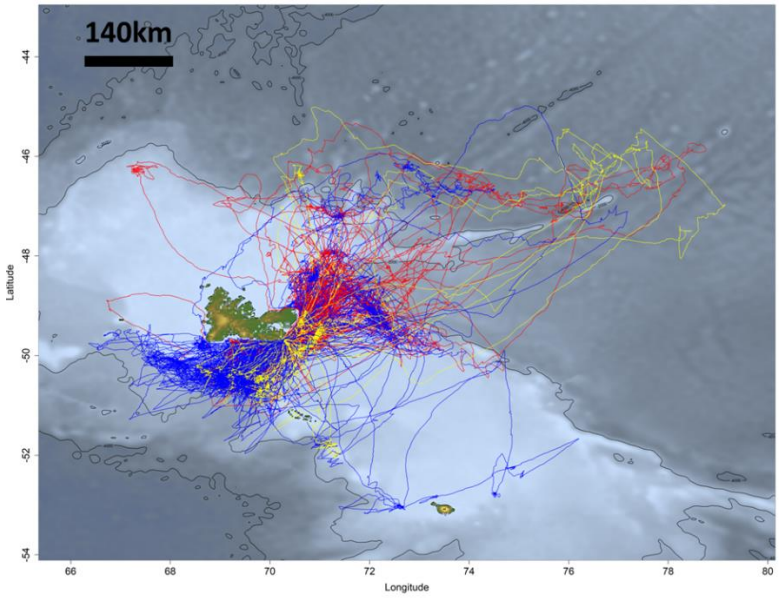


Figure II-6: Ensemble des trajets d'albatros à sourcils noirs de la colonie du Cañon des Sourcils Noirs sur l'archipel de Kerguelen (bleu: mâle, rouge: femelle, jaune: sexe inconnu).

II.3.1.c. Albatros d'Amsterdam

L'albatros d'Amsterdam est l'un des oiseaux les plus menacés au monde, il ne se reproduit que sur l'Ile d'Amsterdam dans la zone subtropicale de l'Océan Indien, de nos jours 30-40 couples se reproduisent tous les ans (base de données CEBC). Il effectue de très longs trajets océaniques pendant la phase d'incubation, des trajets plus courts pendant la phase de garde du poussin, et il alterne trajets courts et longs lorsque le poussin est plus vieux (Figure II-7). Il n'y a pas de ségrégation mâle/femelle connue, le dimorphisme de taille est moins marqué que chez le grand albatros, et il n'y a aucune étude sur sa fidélité spatiale (Delord et al. 2014).

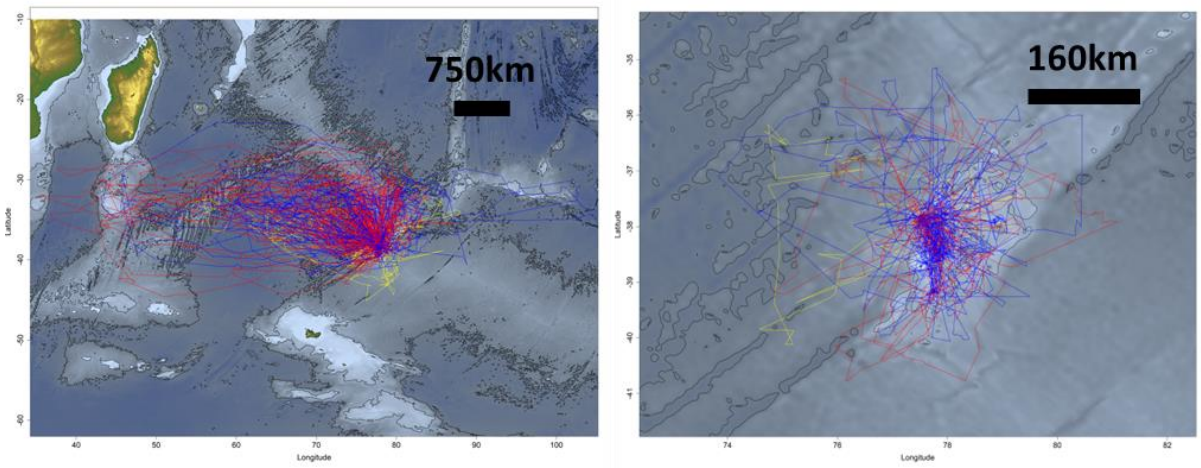


Figure II-7: Ensemble des trajets d'albatros d'Amsterdam, avec un rayon de prospection > 300km à gauche, < 300km à droite (bleu: mâle, rouge: femelle, jaune: sexe inconnu).

II.3.2. Fous tropicaux et frégates étudiés

Les fous tropicaux (« boobies » en anglais) et les frégates partagent un certains nombres de traits en commun, à commencer par leur distribution. Les différentes espèces nichent en colonies dans la zone tropicale (de 20°N à 20°S environ) sur différentes îles à travers le monde (Nelson 2005). Chaque île abrite souvent différentes espèces de fous et frégates nichant en sympatrie. Les quatre espèces étudiées ici ne sont pas menacées à l'échelle mondiale (statut IUCN : LC).

Figure II-8: De gauche à droite: frégate du Pacifique (CC-BY-SA Diego Delso), fou à pieds rouges (© Loriane Mendez), fou masqué avec poussin, fou brun

Les traits d'histoire de vie de ces espèces sont en général moins bien connus que chez les albatros, ne faisant pas l'objet de suivis à long terme (Nelson 2005). Leur reproduction est généralement moins saisonnière et peut s'étaler selon les individus tout au long de l'année. Les fous se reproduisent généralement tous les ans. Les juvéniles de frégates sont indépendants au bout d'environ 400j (Schreiber & Burger 2001), les femelles ne se reproduiraient ainsi qu'une fois tous les deux ans. Les couples de frégates pourraient ne pas être fidèles au contraire de la majorité des oiseaux marins, et les mâles pourraient se reproduire plus souvent de façon annuelle que les femelles (Nelson 2005).

Les frégates et les fous tropicaux ont la particularité de continuer à nourrir leurs jeunes pendant plusieurs mois après que ces jeunes soient pourtant capables de voler par eux-mêmes. On appelle cette phase, absente chez les albatros et les fous des latitudes tempérées (Schreiber & Burger 2001), et généralement très réduite chez la plupart des oiseaux marins la phase de soins post-envol (« post-fledging care »). Ainsi pendant cette phase les juvéniles sont également des approvisionneurs à place centrale, retournant à leur nid à la fin de l'après-midi pour attendre le retour de leurs parents. Il est supposé que cette phase leur est nécessaire pour acquérir les capacités de vol et d'approvisionnement indispensables à leur survie en indépendance en mer. Chez les frégates, les mâles abandonnent progressivement mais plus rapidement que les femelles les soins post-envol au poussin (Nelson 2005).

Dans la plupart des populations, ces espèces et en particulier les frégates et les fous à pieds rouges se nourrissent principalement de poissons et calmars volants (Nelson 2005, Cherel et al. 2008, Mendez 2017). Souvent ces proies se retrouvent disponibles aux oiseaux marins à la surface de l'océan, lorsque des prédateurs sous-marins comme des thons ou des dauphins les

poussent par en dessous vers la surface (Au & Pitman 1988, Ballance & Pitman 1999, Thiebot & Weimerskirch 2013). Il en résulte des agrégations multi-spécifiques de différentes espèces d'oiseaux et de prédateurs sous-marins.

II.3.2.a. Frégate du Pacifique

La frégate du Pacifique est l'une des espèces de frégates les plus répandues (Nelson 2005). Elle capture ses proies exclusivement en vol (les frégates n'ont pas un plumage étanchéifié et ne se posent pas à la surface de l'eau sous peine d'énormes difficultés à redécoller). La frégate a un vol très particulier, et une morphologie extrême (la surface alaire la plus grande chez les oiseaux relativement au poids de l'animal (Schreiber & Burger 2001, Nelson 2005)). Elle gagne de hautes altitudes (plusieurs centaines de mètres, parfois plusieurs milliers) en profitant de courants d'air ascendant (Figure II-9), généralement ceux créés sous les cumulus ou au-dessus des terres émergées ; puis se laisse planer horizontalement sur de grandes distances à faible coût énergétique (Weimerskirch et al. 2016). Elles ont ainsi un rayon de prospection bien plus grand que les fous nichant en sympatrie (Figure II-10).

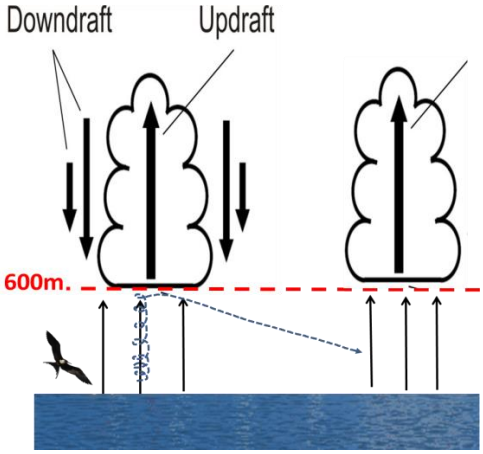


Figure II-9: Schéma du vol des frégates par utilisation des courants ascendants sous les cumulus et planés passifs. La base des cumulus est généralement à 600m d'altitude. Infographie © Henri Weimerskirch

Les données utilisées proviennent de frégates adultes en élevage de poussins proches de ou après leur premier envol sur l'Ile d'Europa dans le canal du Mozambique (Figure II-10), de frégates juvéniles dans leurs premiers vols après l'envol à Europa (Figure II-11), et également d'adultes après la fin de la saison de reproduction aux Galápagos (Figure II-10). Récemment une étude a suggéré que la fidélité spatiale individuelle semblait assez faible chez la frégate de l'île d'Ascension (Oppel et al. 2017).

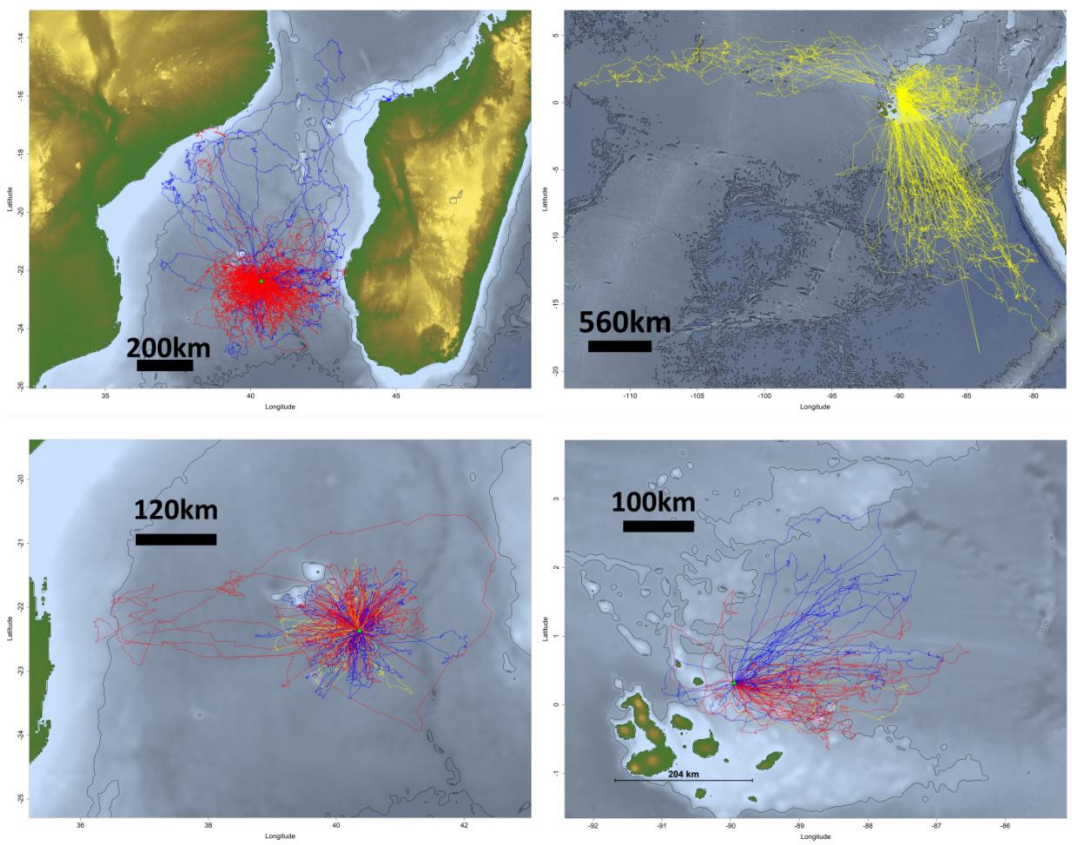


Figure II-10: Ensemble des trajets de frégates du Pacifique adultes (haut) et de fous à pieds rouges adultes (bas) de la colonie d'Europa dans le canal du Mozambique (gauche), et de l'ile de Genovesa aux Galápagos (droite ; bleu: mâle, rouge: femelle, jaune: sexe inconnu).

Certains trajets à Europa ont été écartés lorsqu'ils ont été effectués à des dates où un cyclone sévissait dans la région. Aux Galápagos, les individus étudiés sont des non-reproducteurs. Contrairement à beaucoup d'oiseaux marins, et à d'autres populations de frégates, les individus de cette population ne migrent pas après la fin de leur cycle de reproduction et continuent de faire des retours à un point central (Weimerskirch et al. 2017). Ce point central n'est plus nécessairement la colonie de reproduction mais une ile de l'archipel des Galápagos, qui varie au sein des individus au gré des trajets. Cependant, ces frégates partent se nourrir tellement loin de l'archipel que cela n'a que peu d'influence sur nos analyses sur la direction depuis l'archipel au point le plus loin du trajet.

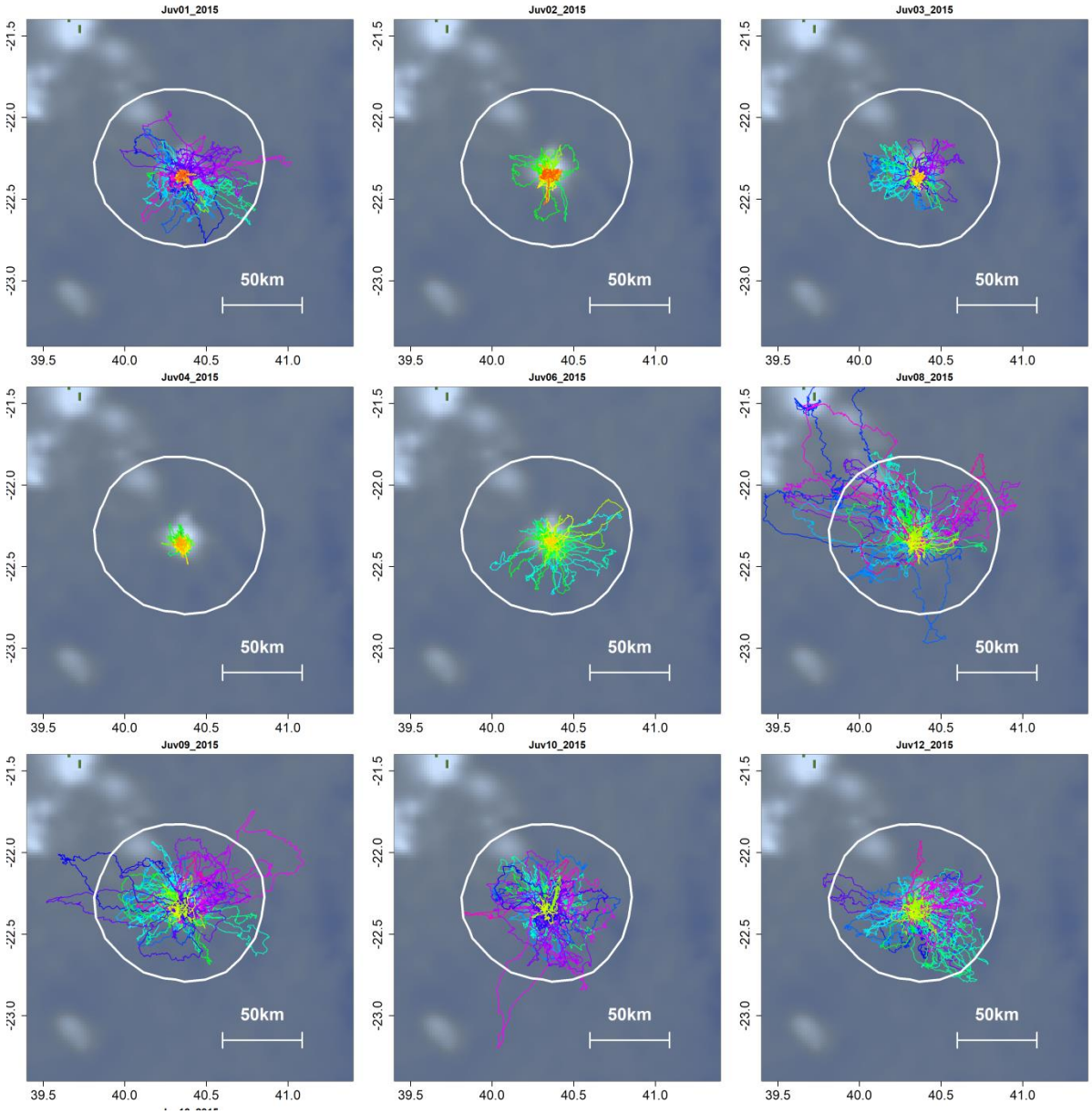


Figure II-11: Trajets successifs par individus de 10 juvéniles de frégates du Pacifique lors de leurs premiers vols indépendants autour de la colonie d'Europa. Les trajets ne durent pas plus d'une journée, la date est indiquée par la couleur (27 Jan en rouge au 12 Mai en violet, Mars en vert), les premiers trajets en rouge-orange, plus proches de la colonie, sont super-imposés aux trajets plus tardifs.

II.3.2.b. Fou à pieds rouges

Le fou à pieds rouges est la plus petite espèce de fou, et le fou tropical le plus abondant (Nelson 2005). Sa morphologie et en particulier la forme de ses ailes lui permet d'exploiter l'énergie issue du gradient de vent à la surface de la mer, à la manière des albatros, bien qu'il compte en partie sur le vol battu pour se déplacer (Ballance 1995, Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005, Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al. 2005). Il capture ses proies en vol, au-dessus ou près de la surface, ou également en réalisant des plongées de très faibles profondeurs (Nelson 2005, Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al. 2005).

Les données disponibles proviennent de 6 populations différentes des océans Indien et Pacifique (Figure II-10, Figure II-12, Figure II-13). Selon les populations, elles ont été récoltées à différents stades de la période de reproduction (incubation jusqu'à nourrissage du petit après son premier envol), et à différentes années (entre 2007 et 2015). La majorité des données provient toutefois de l'ile d'Europa, où des données sur des juvéniles dans leurs premières semaines de vol ont également été récoltées (Mendez, Prudor, et al. 2017). Quelques trajets enregistrés pendant un cyclone ont été retirés des analyses.

Le rayon de prospection maximal chez cette espèce dépend fortement des populations (Mendez, Borsa, et al. 2017), et au sein d'une population du stade reproducteur (Mendez et al. 2016). La fidélité spatiale d'un trajet à l'autre semble assez faible et différer selon les populations (Oppel et al. 2015, Gilmour et al. 2018), mais elle n'a pas été étudiée dans le détail dans les six populations présentées ici, ni au-delà de trajets immédiatement successif dans aucune population.

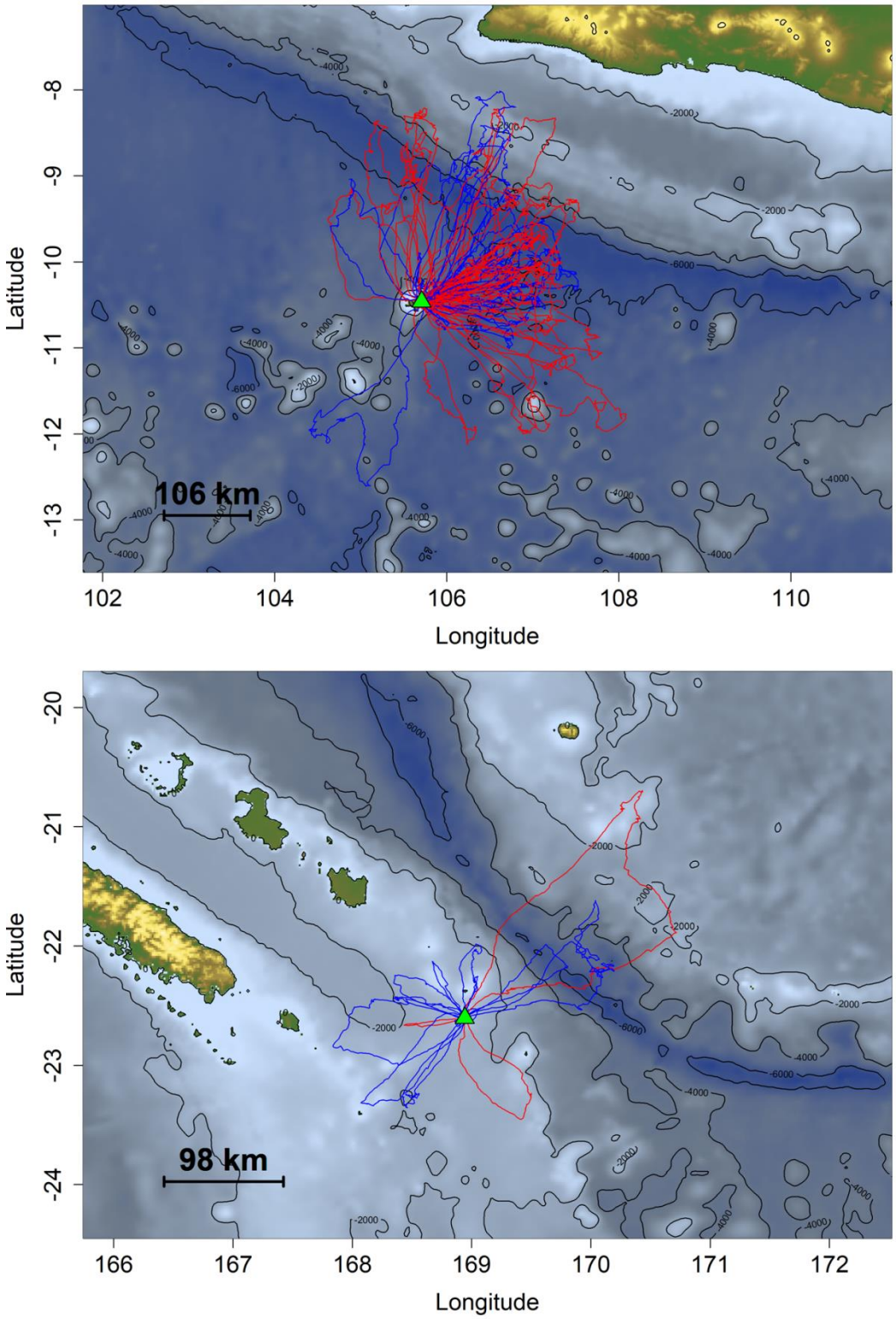


Figure II-12: Ensemble des trajets fous à pieds rouges adultes de la colonie de Christmas Island au sud de Java (haut), et de la colonie de Walpole en Nouvelle Calédonie (bas; bleu: mâle, rouge: femelle, jaune: sexe inconnu).

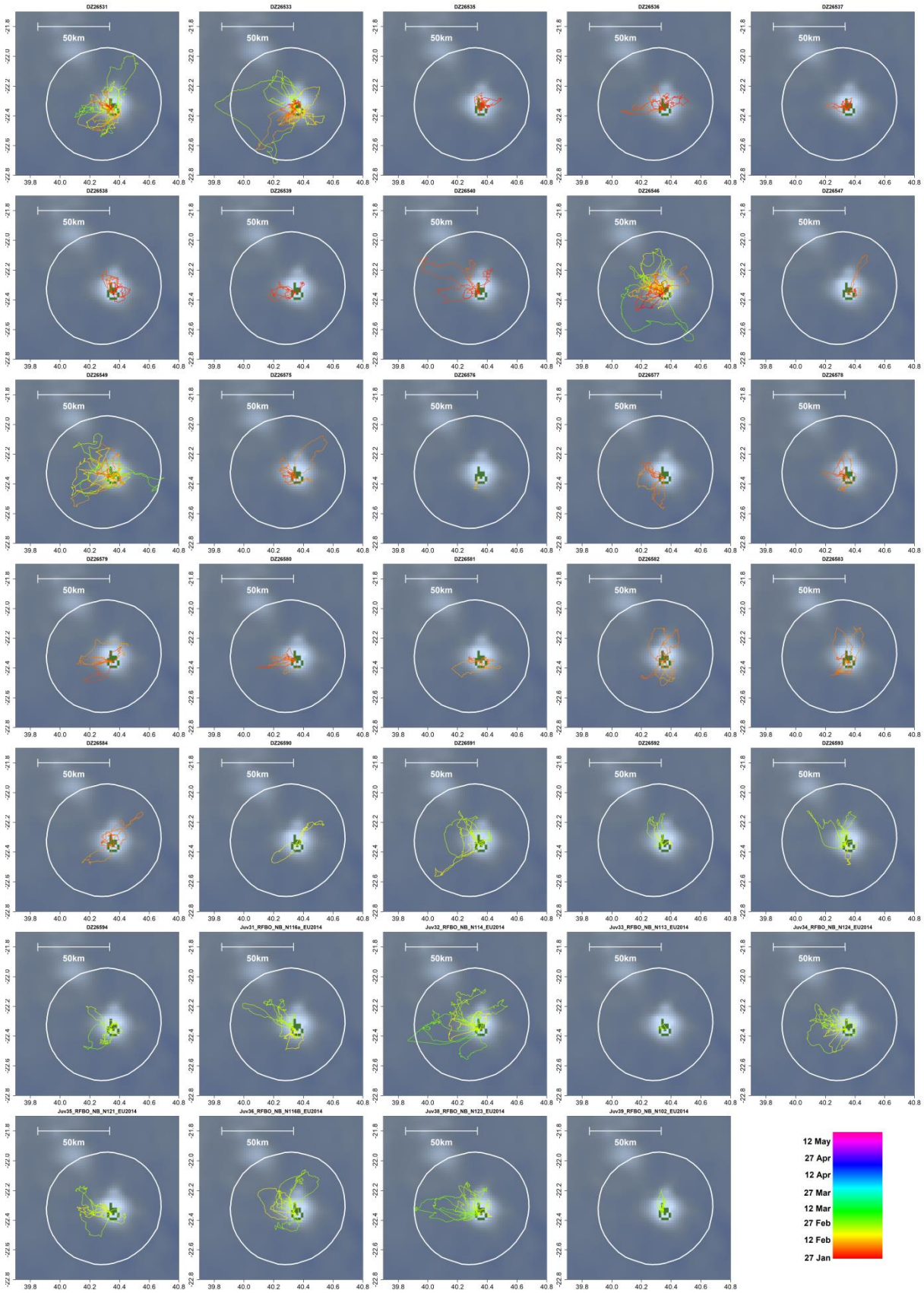


Figure II-13: Trajets successifs par individus de 34 juvéniles de fous à pieds rouges en 2014 lors de leurs premiers vols indépendants autour de la colonie d'Europa. Les trajets ne durent pas plus d'une journée, la date est indiquée par la couleur, les premiers trajets en rouge-orange, plus proches de la colonie, sont super-imposés aux trajets plus tardifs.

II.3.2.c. Fou brun et fou masqué

Le fou brun est un peu plus gros que le fou à pieds rouges (Nelson 2005). Il est considéré plus côtier dans ses déplacements d'approvisionnement, par rapport au fou à pied rouge considéré plus pélagique (Nelson 2005, Mendez, Borsa, et al. 2017, Gilmour et al. 2018). Ses proies sont plus variées, bien qu'une importante proportion semble constituée de poissons volants, il semble pouvoir plonger à plus grande profondeur (Nelson 2005). Le fou masqué enfin est plus gros que les deux autres espèces de fous tropicaux étudiées ici, il se nourrit de diverses proies dont une large part de poissons et calmars volants (Nelson 2005). Il peut plonger jusqu'à 2-3m pour les capturer (Nelson 2005).

Les données de fous bruns proviennent de l'ile de Chesterfield, celle de fous masqués de l'ile Surprise, ces deux iles étant en Nouvelle Calédonie (Figure II-14). Ils pourraient faire preuve d'un peu de fidélité spatiale d'un trajet à l'autre (Gilmour et al. 2018).

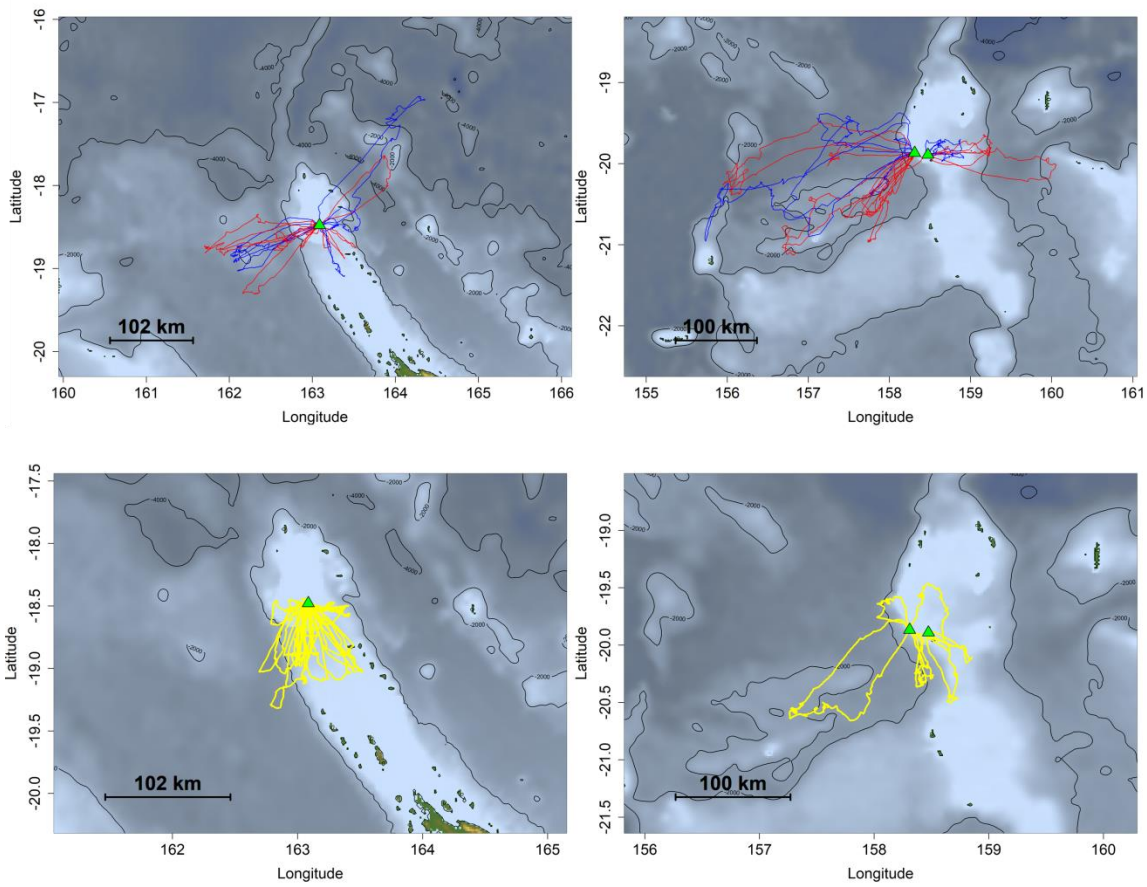


Figure II-14: Ensemble des trajets fous à pieds rouges adultes (haut) et de fous masqués (bas, gauche) et de fous bruns (bas droite) de la colonie de Surprise en Nouvelle Calédonie (gauche) et de la colonie de et de la colonie de Chesterfield en Nouvelle Calédonie (bas; bleu: mâle, rouge: femelle, jaune: sexe inconnu).

II.3.3. Fous de Bassan à Bass Rock

Le fou de Bassan est la plus grande espèce d'oiseau marin de l'Atlantique Nord (Schreiber & Burger 2001, Nelson 2010). Il niche dans toute l'Europe du Nord (colonie la plus méridionale en

Bretagne, sur l'archipel des Sept-Iles, nombreuses colonies en Norvège et en Ecosse) et sur la côte Est du Canada (Nelson 2010). La plupart des populations sont en augmentation dans le monde, et il n'est pas menacé (statut IUCN : LC). Les individus se reproduisent tous les ans pendant l'été (mars – aout selon les populations). Il n'y a aucun soin parental après l'envol, les juvéniles migrent vers les eaux plus au sud à l'indépendance (Nelson 2010, Fort et al. 2012). Le fou de Bassan se nourrit de diverses espèces de poissons (généralement d'assez haut niveau trophique) en plongeant de plusieurs mètres de hauteur, et parfois en réalisant de très courtes chasses sous l'eau (Nelson 2010, Garthe et al. 2014, Cleasby et al. 2015).

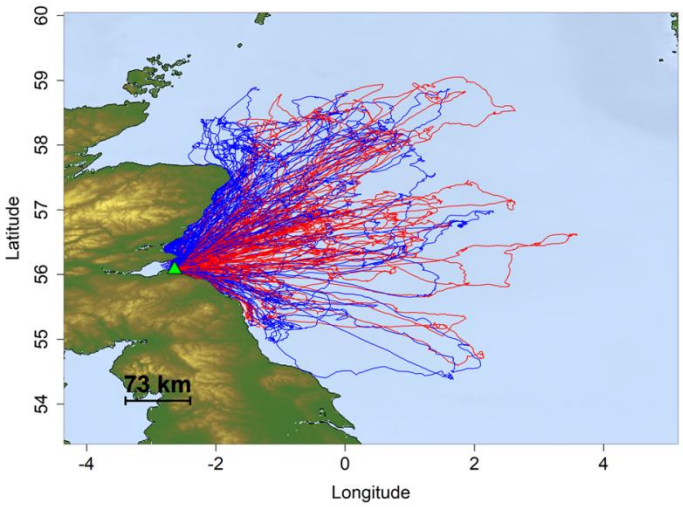


Figure II-15: Gauche : fou de Bassan. Droite : Ensemble des trajets de fous de Bassan de la colonie de Bass Rock à l'Est d'Edimbourg en Ecosse (bleu: mâle, rouge: femelle, jaune: sexe inconnu).

Nous étudierons dans le cadre de cette thèse des trajets de 33 individus de la colonie de Bass Rock (Figure II-15). Les données proviennent d'individus pendant leur phase d'élevage du poussin à l'été 2012. Notons que c'est dans cette population qu'il a été établi que les individus étaient fidèles à des sites de nourrissage d'une année sur l'autre (Wakefield et al. 2015).

II.4. Définition d'un trajet et métriques utilisées

Les trajets individuels ont été définis sur la même base : un trajet démarre lorsqu'il s'éloigne de plus de 3km des coordonnées du nid, ou de celle de la colonie quand les coordonnées du nid ne peuvent être déterminées. Le trajet se termine dès que l'oiseau revient dans un rayon de 3km du nid ou de sa colonie. Chez les albatros d'Amsterdam et les frégates du Pacifique aux Galápagos suivis par balises Argos, un traitement particulier a été effectué pour tenir compte de l'imprécision de ces balises, le seuil de 3km a été monté à 30km et les découpages en trajets inspectés visuellement. Un « trajet » ainsi défini qui dure moins d'une heure est écarté et non compté comme trajet d'approvisionnement : il s'agit vraisemblablement d'un oiseau allant faire un bain à proximité immédiate de la colonie (Thiebault, Mullers, Pistorius, Meza-Torres, et al. 2014, Granadeiro et al. 2018).

Au vu du nombre important de trajets ainsi définis, il n'est pas possible de manuellement tous les inspecter pour d'éventuelles erreurs. Néanmoins chaque trajet ainsi défini a pu être visualisé par la création de cartes individuelles qui permettent de vérifier que ces définitions automatiques ne « coupent » pas des trajets en 2, ou au contraire ne comptabilisent pas deux trajets en un (malgré un retour au nid entre les deux). Dans certains rares cas, l'individu repart quasiment aussitôt après être revenu au nid : je n'ai pas fixé de seuil de durée passée au nid pour passer d'un trajet à l'autre, une localisation enregistrée suffit. J'ai fait ce choix car même si l'oiseau ne reste pas au nid, il doit refaire une décision sur sa nouvelle zone de nourrissage.

II.4.1. Assignation de l'ordre des trajets

Chacun des trajets retenus par individu reçoit un numéro dans l'ordre (trajet 1, 2, etc.). Cette numérotation permet d'étudier la fidélité spatiale au fur et à mesure des trajets successifs. Après la numérotation effectuée, certains trajets sont écartés s'ils sont trop incomplets pour que leur point de prospection maximal puisse être déterminé de façon fiable, car cette mesure s'avère essentielle à nombre de nos analyses. Ainsi par défaut aucune analyse n'est menée sur un trajet si la première et la dernière localisation enregistrées de ce trajet ne sont pas toutes deux enregistrées à une distance de la colonie < 50% de la distance maximale atteinte pendant le trajet. Néanmoins les éventuels trajets écartés sont retenus dans la numérotation chronologique des trajets de l'individu (il peut ainsi il y avoir des « trous », on passe du trajet 1 au trajet 3). Ce cas de figure peut intervenir en particulier pour les balises GPS alimentées par des panneaux solaires, telles que celles déployées sur les frégates à Europa. Il est possible que certains trajets entiers aient été manqués par ces balises, néanmoins c'est peu probable, et d'autre part cela n'affecterait pas nos conclusions qualitatives sur leurs stratégies de fidélité (voir chapitre 2).

II.4.2. Mesures sur les trajets

Pour chaque trajet, différentes mesures sont réalisées (Figure II-16) : le point le plus loin de la colonie est appelé point de prospection maximal, il permet de définir le rayon de prospection maximal, et la direction du trajet (direction entre la colonie et le point de prospection maximal). La somme de toutes les distances entre localisations successives est appelée distance totale parcourue, elle est très sensible à la fréquence d'échantillonnage. On peut définir la rectitude entre deux points A et B d'un trajet comme la somme de toutes les distances entre localisations situées de A à B, divisée par la distance en ligne droite entre A et B (Benhamou 2004b).

Toutes les distances ont été calculées en ligne orthodromique selon la méthode de la loi des cosinus à l'aide du package R geosphere (fonction distCosine), qui permet de travailler directement en coordonnées de longitude et latitude sans faire de projection géographique (Hijmans et al. 2015).

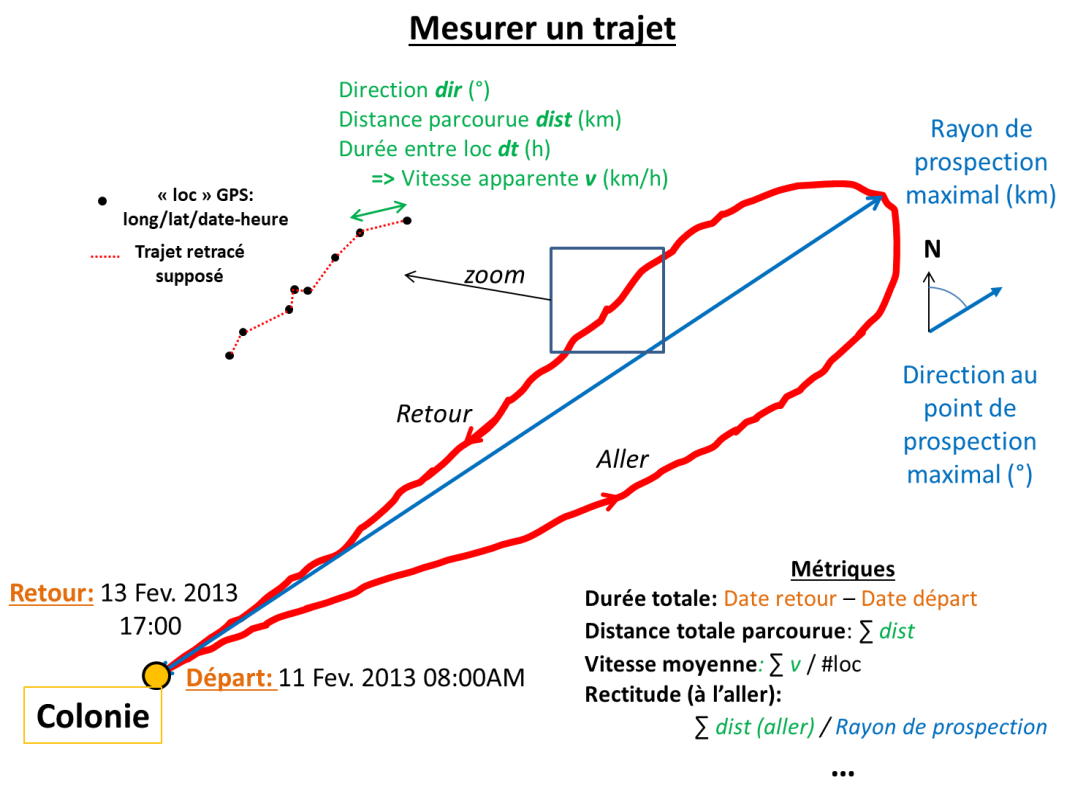


Figure II-16: Définitions des principales mesures utilisées au cours de la thèse

II.4.3. Données de bathymétrie et de vent

Les données de bathymétries représentées sur les cartes proviennent des bases de données de la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration, <http://www.noaa.gov>) et du GEBCO (General Bathymetric Chart of the Oceans, <http://www.gebco.net>) dont l'accès, la gestion et la cartographie est permis par le package R marmap (Pante & Simon-Bouhet 2013).

Les données de vent ont été téléchargées depuis les serveurs de la NOAA (https://www.ncdc.noaa.gov/data-access/marineocean-data/blended-global/blended-sea-winds). Ce sont des images satellites composites estimant la direction et la force du vent à 10m au-dessus de la surface, toutes les 6 heures et tous les 0.25° de longitude-latitude. A partir de ces données, une moyenne de la direction du vent autour de la colonie (dans un carré de 1° autour de la colonie) est calculée au moment du départ des oiseaux, et la direction du vent comparée à la direction du trajet.

II.4.4. Statistiques

Toutes les analyses ont été menées avec le logiciel R. La plupart des tests statistiques mentionnés ont utilisés des modèles linéaires mixtes généralisés (Zuur 2009) qui permettent des analyses multivariées tenant compte des non-indépendance de mesures, sur de variables suivant des lois normales, des lois binomiales (0-1), ou des lois correspondant à des comptages sur-dispersés (loi binomiale négative). Les variables explicatives ont été choisies sur la base d'arguments biologiques et aucun processus de sélection de modèle n'a été effectué. En revanche, les éventuels

termes en interaction ont été retirés lorsque non significatif pour avoir une évaluation plus précises des éventuels effets des termes simples. Les p-values sont calculées à partir des z-scores. La dispersion des résidus des modèles est évaluée visuellement (Zuur 2009). Ces modèles statistiques ont été appliqués à l'aide des package R lme4 et nlme (Bates et al. 2015, Pinheiro et al. 2016).

II.4.5. Récapitulatif des données par colonies

Nous présentons ci-dessous un tableau qui récapitule par colonie, année d'étude et stade reproducteur les rayons de prospection maximaux, les durées de trajets et les durées entre trajets d'un même individu (temps passé au nid).

Tableau II-4: Moyenne (sd) par espèce, population et stade reproducteur du rayon de prospection maximal, de la durée du trajet et du temps passé au nid entre trajets successifs. * Dans le cas des frégates aux Galápagos, ce n'est pas un temps passé au nid mais à terre entre trajets.

Espèce	Colonie	Stade Repro	Nb années	Nb indiv.	Nb trajets	Rayon de prospection maximal (km)	Durée du trajet (h)	Durée au nid entre trajets (h)
WA	Crozet	chick	3	55	188	364.1 (417.1)	56.3 (42.8)	104.3 (168.2)
WA	Crozet	egg	8	265	454	1065 (820)	221.1 (137.1)	203.7 (138.9)
AMA	Amsterdam	chick	3	38	252	825.2 (795.4)	159.4 (116.9)	229.6 (1299.3)
AMA	Amsterdam	egg	1	12	14	1072.2 (683.1)	148 (66.8)	1032.5 (788.3)
BBA	Kerguelen	chick	1	67	206	168.6 (103.7)	34.8 (20.7)	28.8 (17.4)
BBA	Kerguelen	egg	1	10	13	261.8 (149)	80.7 (72.5)	68.3 (26.1)
BBA	Kerguelen	Unk	11	78	163	152.9 (120.2)	34.4 (28.1)	24.1 (22.3)
NG	BassRock	chick	1	33	166	186.1 (103.6)	22.2 (13.4)	20.2 (11.1)
RFB	Europa	chick	4	77	189	43.7 (36.7)	5.6 (4.1)	14.7 (7.8)
RFB	Europa	egg	4	17	35	52.9 (36.2)	7.1 (4.3)	25.9 (12)
RFB	Europa	post-envol	1	11	55	65.8 (31.9)	10.2 (3.3)	16.3 (7.5)
RFB	Europa	Unk	1	7	62	83.1 (81)	15 (25.8)	17 (10.1)
Frig	Europa	chick/post-envol	3	17	361	111.3 (113.4)	25.7 (35)	10.3 (12.3)
Frig	Galapagos	Post-repro	1	6	158	681.0 (607)	178.0 (192.4)	351.8 (303.7) *
RFB	Galapagos	egg	2	56	67	153.2 (97.7)	30 (23)	25.6 (17.3)
BB	Chesterfield	Unk	1	4	7	64 (34)	13.2 (10)	31.3 (11.2)
RFB	Chesterfield	egg	1	12	19	120.3 (72.9)	20.9 (19.4)	31.1 (9.8)
RFB	Christmas	chick	2	17	57	108.8 (82.1)	22 (20)	25.5 (15.7)
RFB	Christmas	egg	1	15	33	163 (77.9)	46 (24)	61.4 (29)
RFB	Surprise	chick	1	6	21	72.7 (58.8)	12.9 (12.8)	15.7 (9.5)
MB	Surprise	Unk	1	6	33	39.6 (26.1)	4.2 (2.5)	20.6 (15.8)
RFB	Walpole	chick	1	1	3	81.9 (30.6)	8.3 (4.2)	15.6 (6.7)
RFB	Walpole	egg	1	6	12	90.7 (68.9)	16.6 (20.7)	17.7 (10.1)

II.6. Données sur les bateaux de pêche

Dans le chapitre 3, nous avons confronté les données de grand albatros (récoltées pendant la phase d'incubation en 2011, 2012 et 2013) et d'albatros à sourcils noirs (récoltées à la fin de la phase d'incubation et pendant la phase précoce d'élevage du poussin en décembre 2011-janvier 2012) à des données sur les déplacements de bateaux de pêche (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). Aucune donnée sur la présence de bateaux n'était disponible pour analyser les comportements des autres espèces d'oiseaux marins que les deux espèces d'albatros mentionnées.

Nous détaillons en introduction du chapitre 3 le contexte autour de ces bateaux et de leurs activités. Tous les ans, sept bateaux opèrent dans les eaux territoriales de Crozet et Kerguelen (Pruvost et al. 2015). Nous avons eu accès à des enregistrements de leurs localisations GPS en moyenne toutes les heures en 2011, 2012 et 2013 à Crozet, et en 2011-2012 à Kerguelen. De plus, nous avons eu accès à la base de données Pecheker (Martin & Pruvost 2007) qui répertorie toutes les opérations de pêche de ces bateaux (date, heure, longitude et latitude de toutes les opérations de mise à l'eau des lignes, et de remontées des lignes). Ces données ont été combinées aux trajets GPS, et les positions des bateaux ont ensuite été interpolées toutes les 10 minutes (ces bateaux ont des trajets très rectilignes).

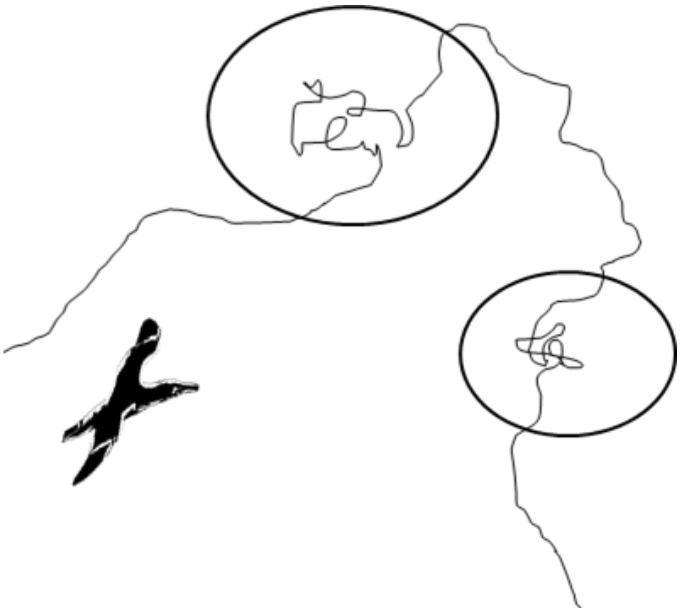
D'autre part, les données sur la localisation des évènements de pêche étaient disponibles (sans les trajets GPS complets des bateaux) entre 2002 et 2017, ce qui a permis d'établir la dynamique des zones de pêche autour de Kerguelen, pour l'étude de la fidélité des albatros à sourcils noirs en lien avec la persistance des bateaux, présentée à la fin du chapitre 3.

Figure II-17: Un des sept palangriers opérant sur les eaux territoriales Françaises des Terres Australes. De nombreux oiseaux sont visibles, dont un albatros à sourcils noirs au premier plan. crédit : © Gaétan Richard

III. Théorie de la recherche

Anticipation de la ressource par les oiseaux marins :

Examen des arguments utilisés et utilisables



PUBLICATION ASSOCIÉE AU CHAPITRE:

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*. J Theor Biol 387:221–227 **(Annexe 1)**

III.1. Objectifs et structure du chapitre

Différents arguments ont été utilisés dans les études sur les oiseaux marins pour inférer leurs processus cognitifs de recherche de ressources (voire introduction générale). L'absence d'anticipation a été suggérée par l'observation de mouvements ressemblant à des marches de Lévy (Sims et al. 2008, Humphries et al. 2012, e.g. Focardi & Cecere 2014), et par l'observation de trajets de type « boucle » avec un angle de départ différent de l'angle de retour à la colonie (Weimerskirch 2007).

L'anticipation des zones de nourrissage par les oiseaux marins a été suggérée sur la base d'observations de phases de trajets rectilignes, mesurées de façon absolue (e.g. Regular et al. 2013) ou comparée entre la phase aller et la phase de retour au nid (e.g. Pettex et al. 2010)), sur l'observation de trajets de type commutif (angle de départ similaire à l'angle de retour à la colonie, (Weimerskirch 2007)), ou par l'observation de fidélité spatiale (e.g. Weimerskirch 2007). Souvent la fidélité spatiale est implicitement considérée équivalente à l'utilisation de mémoire (Regular et al. 2013, Goyert 2015, mais voir Patrick et al. 2014).

Beaucoup de ces arguments ont été proposés sans être étayés théoriquement. D'autres reposent sur les prémices que la marche de Lévy optimiserait théoriquement la recherche de ressources en absence d'information sur leur localisation, malgré les critiques fortes et nombreuses de cette approche (théoriques: Benhamou 2007, statistiques: Edwards et al. 2007, méthodologiques: James et al. 2011, épistémologiques: Pyke 2014, Auger-Méthé et al. 2016). Dans quelle mesure ces arguments sont-ils justifiables théoriquement, et peut-on en trouver d'autres ?

Comme tout modèle d'optimisation, l'optimalité présumée de la marche de Lévy repose sur un certain nombre de présupposés, qu'il convient de vérifier avant de l'utiliser pour interpréter des cas empiriques (Pyke 1984, Danchin et al. 2005). En partant des mêmes présupposés, la marche composite Brownienne surpasse la marche de Lévy en efficacité (Benhamou 2007). Cela suggère, selon ces présupposés, que la ligne droite serait la stratégie attendue pour un chercheur sans aucune information sur la localisation des parcelles de ressources, ce qui semble directement contredire certains des arguments utilisés pour interpréter les stratégies des oiseaux marins.

Néanmoins si l'on suppose que les proies sont cryptiques et non 100% détectable par un chercheur qui passe à portée de perception (c'est-à-dire qu'on relaxe un des présupposés des modèles), la marche de Lévy pourrait être avantagée sur la marche composite brownienne par ses arrêts et recherches locales spontanées. Nous proposons donc dans un premier temps de tester l'effet de l'hypothèse de proies cryptiques sur l'efficacité de la marche de Lévy et des arrêts spontanés.

Dans un second temps, nous proposons de revenir sur les présupposés de ces modèles théoriques, et d'examiner dans quelle mesure ils sont applicables au cas des oiseaux marins. Cela nous amènera à réexaminer certains des arguments proposés, comme l'hypothèse de la boucle pour des chercheurs à place centrale. Nous présenterons des résultats empiriques sur la rectitude des retours au nid et sur la rectitude des départs du nid pour étayer nos discussions théoriques. Dans la dernière partie, nous tenterons de proposer de nouveaux outils pour dépasser certaines des difficultés mises à jour par l'examen théorique.

III.2. Les recherches locales spontanées de la marche de Lévy sont-elles utiles pour chercher des proies cryptiques ?

Cette partie reprend et synthétise des analyses menées juste avant le début de la thèse (et en vue de celle-ci) au cours d'un stage avec Simon Benhamou. Ces analyses ont fait l'objet d'une publication, dont Simon est le premier auteur sur deux. C'est donc Simon qui a le plus contribué à la rédaction de l'article. Je propose ici une réinterprétation trois ans plus tard, davantage orientée vers une l'identification pratique de principes potentiellement utilisables pour des études empiriques.

III.2.1.Méthodes

Nous avons simulé des marches aléatoires dans un environnement infini (en fait périodique, un carré de 500x500 unités arbitraires dans lequel on ré-entre automatiquement de l'autre côté quand on arrive au bord), sans barrières. Dans cet environnement, on tirait au hasard des coordonnées de centre de parcelle, à chaque parcelle on assignait un nombre aléatoire de ressources ponctuelles qu'on distribuait aléatoirement dans un rayon donné autour du centre de la parcelle (densité de ressource identiques pour chaque parcelle). Plusieurs types d'environnement ont été créé (2 présentés dans les analyses : « pauvre » et « riche »), différant sur la quantité totale de ressource distribuées et sur le nombre et la taille des parcelles (10 000 ressources en 250 parcelles de densité 0.5 ou 250 ressources en 25 parcelles de densité 0.1, Figure III-1). Quand les ressources sont consommées, elles disparaissent, mais se régénèrent au même endroit après 500 pas par le chercheur.

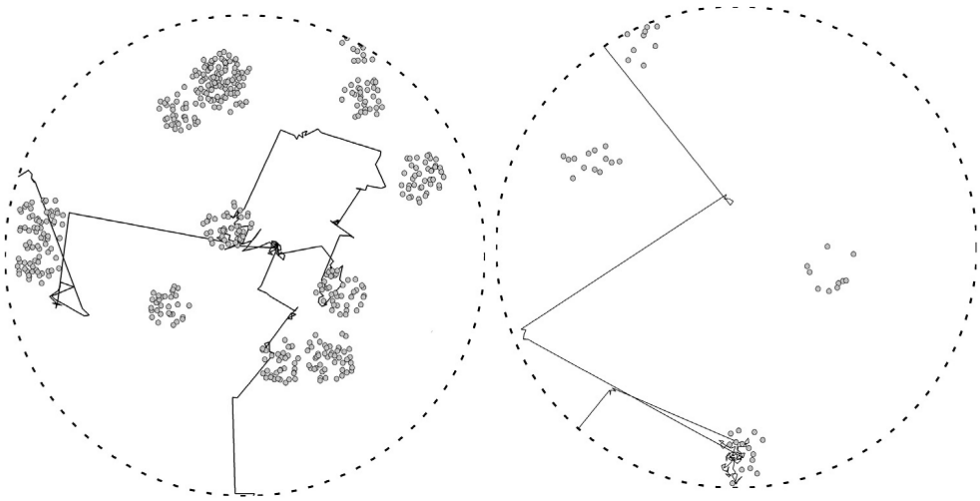


Figure III-1: Aperçu des environnements riche (à gauche) et pauvre (à droite) avec exemples de marches aléatoires simulées (LW avec μ = 2 à gauche, CBW_{50} avec temps d'abandon à 30 à droite). Les ressources sont indiquées par des cercles grisés dont le rayon vaut 0.5 c'est-à-dire la capacité de perception du chercheur.

A chaque simulation, un seul chercheur est introduit dans l'environnement. Il va avancer d'une unité de distance à chaque pas de temps. Par défaut à chaque pas il continue dans la même direction que son pas précédent (ligne droite), sauf dans deux cas de figure : s'il avait atteint un nombre L de pas mené dans la même direction, L étant la « longueur d'étape » avant arrêt et réorientation spontanée ; ou s'il avait détecté une ressource. Dans ces deux cas de figure une nouvelle direction est choisie aléatoirement entre 0 et 360°.

La valeur de *L* dépend du type de stratégie utilisée par le chercheur. Si le chercheur utilise une marche de Lévy (« LW » pour Levy Walk), *L* est tiré à chaque nouvelle réorientation dans une loi de Pareto (telle que $P(L > x) \sim x^{-\mu}$ avec μ fixé entre 1 et 3 ; voir Tableau III-1 pour des exemples de table de probabilités). Si le chercheur utilise une marche brownienne composite pure (CBW_{inf} pour Composite Brownian Walk), *L* vaut l'infini si le chercheur est en recherche extensive (il ne s'arrête jamais spontanément sans avoir détecté de ressource) ; mais L vaut 1 si le chercheur est en recherche intensive (il change de direction à chaque étape). Remarquons ici que dans le cas d'une LW avec un $\mu = 2$; la probabilité d'avoir un *L* de 1 unité est $P(L = 1) = 2/3$; (cf. article), c'est-à-dire que les très courtes étapes sont toujours largement majoritaires.

Tableau III-1: Table des probabilités de tirer des longueurs d'étapes avant réorientations (*L*) plus petites qu'une certaine valeur pour des marches de Lévy avec différentes valeurs de μ (*lmin* = 0.5, longueur *L* arrondie à l'unité la plus proche et donc d'un minimum de 1).

Proba L ≤ x	x=1	x=2	x=3	x=5	x=10	x=50	x=100
μ = 1.1	0.104	0.149	0.177	0.213	0.263	0.370	0.411
μ = 1.5	0.422	0.552	0.621	0.698	0.781	0.900	0.929
μ = 2	0.667	0.800	0.857	0.909	0.953	0.990	0.995
μ = 2.5	0.806	0.910	0.945	0.972	0.989	0.999	>0.999

Nous avons introduit un troisième type de stratégie, intermédiaire : les marches composites avec arrêts spontanés (CBW_{10} et CBW_{50}). Dans ces stratégies *L* vaut également 1 si le chercheur est en mode intensif, mais si le chercheur est en mode extensif, alors *L* vaut soit 10 soit 50 et non pas l'infini. En CBW_{10} le chercheur qui ne détecte rien va donc passer en recherche intensive et se réorienter tous les 10 pas (tous les 50 pas dans le cas de CBW_{50}).

Par défaut le chercheur en marche composite brownienne ($CBW_{inf,\ 10\ ou\ 50}$) est en recherche extensive, et il passe automatiquement en recherche intensive s'il détecte une ressource. Si ce chercheur est en recherche intensive depuis un certain temps (« temps d'abandon », plusieurs valeurs testées) sans avoir trouvé de nouvelles ressources, il repasse en mode extensif. Dans le cas des CBW avec arrêts spontanés, si la recherche intensive avait démarrée spontanément sans détection initiale de ressource, alors le temps d'abandon est arbitrairement fixé à 5 (après-coup, il aurait été intéressant de le fixer à 1, mais cela n'a pas été fait).

L'intérêt des arrêts et des réorientations est que l'on suppose que lorsque l'organisme se réoriente, il a une probabilité de 100% de détecter des proies à sa portée, alors que cette probabilité *p* est plus faible quand il se déplace en ligne droite (tant qu'il n'a pas atteint *L*). Ainsi, s'arrêter spontanément peut augmenter les chances de détecter une proie présente qui serait « cachée » et passée inaperçue sinon. On suppose néanmoins que ces arrêts présentent un coût supplémentaire *c* en terme de temps passé à chercher, et/ou de dépense énergétique pour tourner (Wilson et al. 2013). On fixe la capacité de détection du chercheur à 0.5 unités de distance. Pour chaque ressource à portée, il y a donc une probabilité *p* de la détecter. Chaque ressource détectée est consommée.

On laisse le chercheur marcher dans son environnement pendant 10^8 pas, suffisamment pour que la moyenne de l'efficacité puisse être estimée de façon fiable (e.g. voir Humphries & Sims 2014). A la fin on mesure l'efficacité par le nombre de ressources consommées divisé par la somme du nombre de pas et des coûts totaux de réorientations.

III.2.2.Prédictions :

- (triviale) Si $p = 0$ (détection impossible en ligne droite) alors CBW_{inf} a une efficacité nulle : elle ne s'arrête jamais et ne détecte rien ; tandis que LW a une efficacité non nulle (détection possible pendant les réorientations à timing fractal).

- (précédemment démontrée) Si $p = 1$, alors CBW_{inf} est plus efficace que LW (Benhamou 2007)

- (corollaire des deux précédentes) A chaque environnement et pour chaque coût supposé à la réorientation il existe un p pour lequel CBW_{inf} devient plus efficace que LW, c'est-à-dire une valeur de détectabilité des ressources au-dessus de laquelle il est plus couteux qu'efficace de s'arrêter spontanément alors qu'aucune ressource n'a été détectée.

- La valeur de p pour laquelle CBW_{inf} est plus efficace que LW, CBW_{10} et CW_{50} détermine quand la stratégie de « la ligne droite sans arrêt en absence de meilleure information » est attendue.

- Si le timing fractal des réorientations de la marche de Lévy est nécessaire à son efficacité, alors lorsque CBW_{inf} est moins efficace que LW, LW sera plus efficace que CBW_{10} et CBW_{50}

III.2.3.Résultats

Dans l'environnement riche (Figure III-2), CBW_{inf} devient la meilleure stratégie pour p entre 0 et 0.1, que les coûts c à la réorientation soient faibles (c=1) ou forts (c=10). Lorsque l'environnement est riche et les coûts c sont forts, il est à noter que la valeur du temps d'abandon est importante pour l'efficacité, et les stratégies optimales sont en fait très proches de la ligne droite (temps d'abandon très court, ou μ très proche de 1). Dans l'environnement riche, lorsque $p = 0$, CBW_{10} et CBW_{50} sont bien plus efficaces que LW, quelques soient les valeurs de μ ou de temps d'abandon.

Dans l'environnement pauvre (Figure III-3), CBW_{inf} a une efficacité similaire à LW pour $p = 0.1$ quand les coûts à la réorientation sont faibles, et les CBW avec arrêts spontanés sont alors plus efficaces. Si les coûts à la réorientation augmentent ou si p augmente, CBW_{inf} devient la stratégie la plus efficace. Lorsque $p = 0$ la stratégie LW n'est pas plus efficace que les stratégies CBW à arrêt spontanés (efficacité inférieure ou égale).

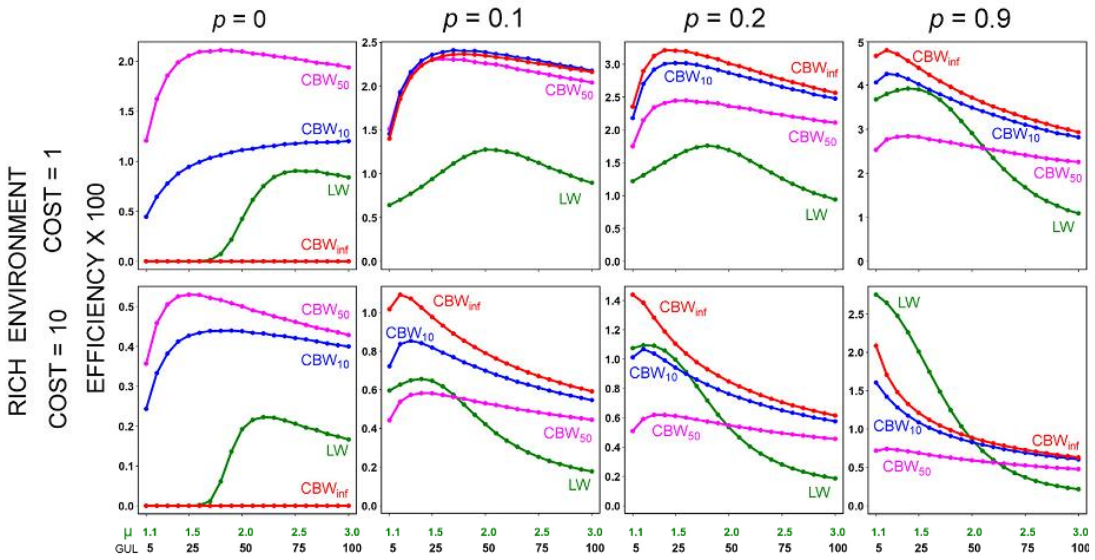


Figure III-2: Efficacité des différentes stratégies dans l'environnement riche pour différents coûts à la réorientation (lignes) et différentes probabilités de détection (colonnes). Notez le saut de valeur de *p* entre la 3e et la 4e colonne. L'abscisse indique le temps d'abandon (GUL pour Giving Up Length, en noir) pour les CBW, et le *μ* (en vert) pour la LW.

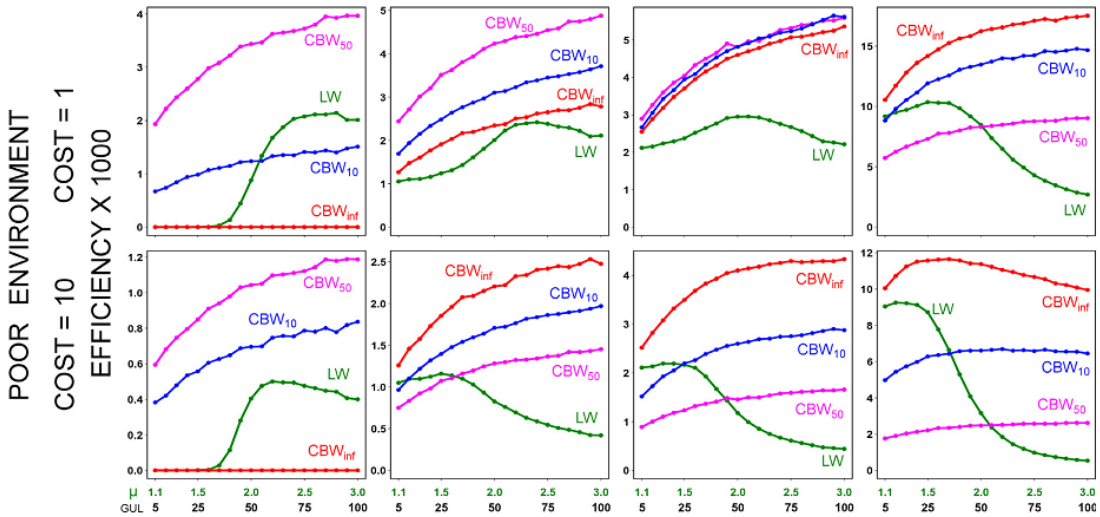


Figure III-3: Efficacité des différentes stratégies dans l'environnement pauvre pour différents coûts à la réorientation (lignes) et différentes probabilités de détection (colonnes). Notez le saut de valeur de *p* entre la 3e et la 4e colonne. L'abscisse indique le temps d'abandon (GUL pour Giving Up Length, en noir) pour les CBW, et le *μ* (en vert) pour la LW.

III.2.4. Conclusions

Dans certains cas de figure non triviaux (p > 0) les arrêts spontanés avant la détection de proies peuvent permettre d'augmenter l'efficacité de la recherche. Toutefois dans les conditions simulées ici, cela ne se produit que pour des probabilités de détection des proies très faible (inférieure à 10 ou 20%). D'autre part dans ces cas-là ce sont les marches composites à arrêts spontanés et non la marche de Lévy qui sont plus efficaces que la marche composite sans arrêts.

Rappelons que lors de ces arrêts et réorientations par les marches composites à arrêts spontanés, seule une très courte recherche locale est effectuée en l'absence de proie. Il aurait été bon de fixer le temps d'abandon à 1 en l'absence de détection initiale, c'est-à-dire de permettre un scan sans réorientation, pour mieux tester notre hypothèse ici que la ligne droite est la meilleure marche à suivre en absence d'information.

La marche de Lévy est battue par la marche composite sans arrêts spontanés pour des p très faibles (inférieurs ou égaux à 10%), et pour ces p très faible, la marche de Lévy n'est jamais plus efficace que les marches composites à arrêts spontanés. Notons que le cas où « la courbe verte » de la LW se retrouve au-dessus des autres courbes (p = 0.9 et c = 10) correspond en fait à un cas où la ligne droite est la meilleure stratégie. Cela illustre bien le fait que l'information puisse dans certains cas être plus coûteuse à utiliser qu'à ignorer : dans un environnement riche ou les probabilités de détecter les proies à portée sont fortes et les coûts à tourner sont élevés, adapter sa stratégie à la présence perçue d'une parcelle n'est pas forcément judicieux.

Ainsi ces simulations corroborent l'hypothèse qu'en absence de meilleure information, la ligne droite est a priori la meilleure stratégie. Lorsqu'aucune proie n'est détectée, s'arrêter pour chercher localement est rarement utile puisque ces recherches locales explorent des zones déjà en partie explorées : même si il y a une chance qu'une proie ait été manquée dans ces parties déjà explorée, cette chance reste en général plus faible que la chance de détecter une proie dans une zone non explorée. Il n'est nul besoin que ces arrêts suivent des fréquences fractales en tout cas.

D'autres processus qu'une prospection par marche de Lévy peuvent donner lieu à des distributions de puissance inverse (Boyer et al. 2006, Hapca et al. 2009, Miramontes et al. 2012), et d'autres explications qu'une optimisation de l'efficacité de la recherche sont à chercher pour de telles observations (Reynolds 2015). Par ailleurs ces modèles de Lévy sont potentiellement utiles pour décrire en peu de paramètres l'aspect général d'un trajet (i.e. le ratio entre recherche locale et lignes droites: Bertrand et al. 2015), et déterminer dans quelle mesure cet aspect général prédit certains aspects du champ de proies (e.g. Bertrand et al. 2005, Humphries et al. 2012, Sims et al. 2012). En revanche il est temps d'abandonner l'idée que cela puisse renseigner sur l'anticipation des zones de proies par les organismes (Pyke 2014).

Au-delà du rejet de l'hypothèse de la marche de Lévy comme processus optimal de recherche de ressources dont la localisation est inconnue, ces résultats peuvent-ils permettre d'aider à interpréter les processus de recherche des oiseaux marins ? Selon ces résultats il est effectivement raisonnable de penser que les observations de mouvements très sinueux dans les données empiriques traduisent des zones jugées potentiellement plus favorables par les oiseaux marins : elles indiquent la perception d'informations sur la présence plus probable de proies dans ces zones qu'ailleurs (Fauchald & Tveraa 2003). En dehors de ces phases de recherches locales, les résultats théoriques suggèrent que l'on devrait observer des lignes droites. Comment transposer cette prédiction au cas des oiseaux marins ?

III.3. Quand faut-il s'attendre à une ligne droite ? Limites des études théoriques

Le débat relativement stérile qui dure depuis près de 20 ans autour de la question de la marche de Lévy (Pyke 2014, Bartumeus et al. 2016) a obscurci ce que l'on sait et ne sait pas sur cette question fondamentale : comment chercher quand on n'a pas ou peu d'information. Quelles propriétés optimisent le taux de rencontre ? La plupart des simulations de marches aléatoires optimales font des hypothèses communes et très simplificatrices. Cela n'est pas un problème en soi pour mieux comprendre le problème de façon générale, mais c'est très souvent oublié dans les études empiriques qui cherchent à tester si ces modèles de mouvement s'observent *in natura*.

Par exemple, la plupart de ces simulations supposent que le chercheur est seul, à chercher des ressources immobiles non réactives, et qu'il n'a aucune limite dans ses mouvements au sein de l'environnement. Toutes ces hypothèses sont clairement non applicables au cas des oiseaux marins, qui sont contraints de retourner régulièrement à leur colonie et doivent tenir compte des conditions de vent, et qui cherchent des proies potentiellement dynamiques en compétition avec d'autres oiseaux marins. Dans quelle mesure cela affecte-t-il la conclusion de la ligne droite comme modèle de recherche en absence d'information préalable? Comment cela peut-il se traduire opérationnellement pour analyser les données empiriques ?

III.3.1. Chercher dans un contexte social : comportement des proies et des compétiteurs

Les ressources sont très souvent modélisées de façon statique dans les simulations de marche aléatoire optimale (Bartumeus et al. 2002, James et al. 2008). Au-delà d'un certain niveau de déplacements dynamiques de la part des ressources, repasser par des zones déjà prospectées pourrait devenir tout aussi efficace que prospecter de nouvelles zones (la maximisation de la surface prospectée devient très secondaire, et donc la ligne droite n'est plus forcément nécessaire (Avgar et al. 2008)). En revanche dans ce cas une économie sur la distance parcourue à chercher pourrait être réalisée, et des stratégies d'embuscade pourraient devenir privilégiées (Alpern et al. 2011, Ross & Winterhalder 2015). Les stratégies d'embuscade semblent peu utilisées par les oiseaux marins, qui parcourent de grandes distances. Toutefois, beaucoup d'oiseaux marins passent la nuit posés sur l'eau, et capturent parfois occasionnellement des proies ainsi (Croxall & Prince 1994). A ma connaissance il n'y a pas d'études sur la sélection des zones de repos dans lesquelles les oiseaux marins passent la nuit.

Le compromis embuscade/maraude a surtout été exploré par un modèle de théorie des jeux (Alpern et al. 2013, Gal & Casas 2014): le monstre et la princesse, qui suppose un chercheur et une seule proie. Ces modèles explorent les stratégies de maraude/embuscade évolutivement stables de la proie et du prédateur pour minimiser (monstre) ou maximiser (princesse) le temps avant rencontre. Les simulations spatialement explicites sont plus rares. Le compromis maraude/embuscade est évidemment largement dépendant du ratio de vitesse entre proies et prédateurs (Scharf et al. 2006, Ross & Winterhalder 2015). Si les proies se déplacent en ligne droite, la stratégie d'embuscade pourrait devenir préférable à une stratégie de maraude (Scharf et al. 2006), et si les proies se déplacent de façon plus sinueuse, une stratégie de maraude en ligne droite du prédateur semble préférable à des

embuscades ou des maraudes sinueuses (Scharf et al. 2006, mais voir Avgar et al. 2008, James et al. 2008). De manière générale il semblerait donc que la maraude en ligne droite conserve son efficacité dans la plupart des cas, tant que les proies ne sont pas trop rapides par rapport au prédateur.

Cette évocation de la stratégie des jeux amène à discuter d'une autre limitation des simulations de marche aléatoire : que se passe-t-il lorsque plusieurs chercheurs sont en compétition pour les mêmes ressources dans l'environnement ? La question a été explorée en tenant compte de potentielles stratégies d'utilisation de mémoire (e.g. Riotte-Lambert et al. 2015), ou d'information publique (e.g. Boyd et al. 2016), mais le traitement de la question des compétiteurs semble assez limité (Todd et al. 2012). Intuitivement, je ne vois pas de raison de croire que la ligne droite souffrirait de désavantages particuliers à cette situation, et la ligne droite pourrait bien être là encore une bonne stratégie par défaut (James et al. 2008), maximisant la surface de prospection et donc le taux de rencontre. Cette conclusion est toutefois spéculative, et sert à mettre en évidence les zones d'ombre dans la théorie de la recherche actuelle. D'autre part, la contrainte de la compétition pourrait être autrement plus influente sur la stratégie optimale dans le cas de l'approvisionnement à place centrale depuis une colonie (Buckley 1997, Gaston et al. 2007, Evans et al. 2016).

III.3.2. Contrainte de la place centrale, et hypothèse de la boucle

L'approvisionnement à place centrale impose un retour au point de départ dans le mouvement. L'influence de cette contrainte sur la stratégie de recherche optimale en absence d'information n'a reçu qu'un traitement limité (Bovet & Benhamou 1991). Un oiseau qui partirait en ligne droite depuis sa colonie s'éloignerait fort vite ; et devrait ensuite rentrer. S'il rentre également en ligne droite, ce qui a priori minimise le temps et l'énergie de retour, alors il y a de fortes chances pour qu'il prospecte une zone quasi-identique à celle qu'il a vue à l'aller. **Dans le cas de l'approvisionnement à place centrale, la stratégie de la ligne droite à l'aller et au retour ne maximise pas la surface prospectée. Si les ressources sont statiques (ce qui n'est pas forcément le cas des proies marines), cette stratégie implique que la phase retour soit perdue pour la recherche**, et donc que ce mouvement de retour ne constitue qu'un coût à compenser pendant la phase aller. **Il y a ainsi un compromis à trouver entre la surface prospectée et la distance totale parcourue (retour compris).**

Intuitivement, une stratégie de boucle à courbure faible pourrait permettre de satisfaire un tel compromis : localement, le mouvement est approximativement une ligne droite qui limite le chevauchement dans les zones prospectées; mais la courbe s'infléchissant, le chercheur finit par revenir proche de son point de départ, sans repasser par des zones visitées plus tôt au cours du trajet **(**Figure III-4**).** La valeur optimale de la courbure dépendrait du rayon de perception du chercheur et de la densité de ressources. On retrouve ici l'interprétation intuitive présentée dans (Weimerskirch 2007) que la boucle (avec une direction de retour très différente de la direction de départ) suggère une recherche sans anticipation, tandis que le trajet commutif qui « sacrifie » la partie retour suggère une anticipation de la zone de nourrissage. Quel support théorique y'a-t-il à cette hypothèse ?

Dans (Bovet & Benhamou 1991) la simulation de marche aléatoire suggère que seule la sinuosité moyenne compterait pour optimiser le trajet d'un chercheur à place centrale, peu importe si l'organisme tourne toujours dans le même sens (cas d'une boucle) ou s'il alterne des virages à gauche et à droite ou encore des phases rectilignes avec des phases très sinueuses. En effet ils calculent qu'une stratégie de recherche systématique en spirale s'éloignant de plus en plus du point central (et qui donc explore la totalité de la surface autour de la colonie en s'éloignant le moins possible, et sans repasser deux fois par la même zone) ne serait qu'à peine 17% plus efficace que la marche aléatoire avec sinuosité optimale. Ainsi la boucle ne serait qu'une des stratégies possibles pour optimiser la sinuosité, et **observer un trajet qui n'est pas une boucle (direction de départ et de retour très proches par exemple) ne suffirait pas à conclure qu'il pourrait y avoir anticipation des ressources.**

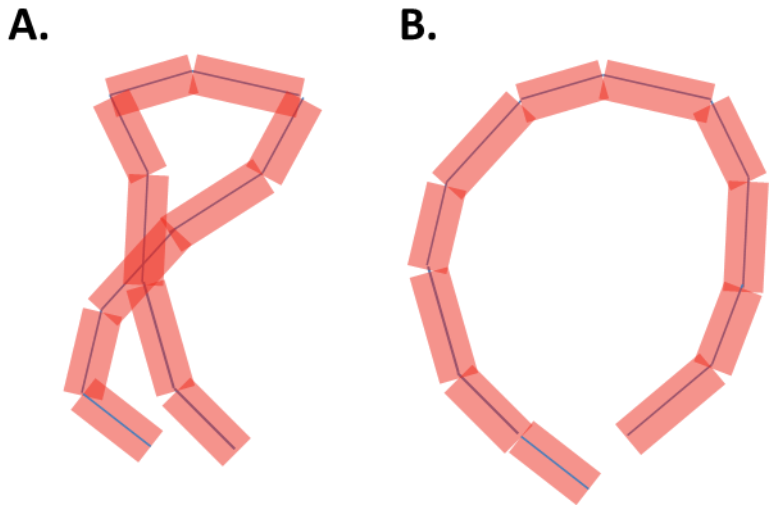


Figure III-4: Représentation schématique de deux trajets d'un approvisionneur à place centrale, composés des mêmes 11 pas réalisés dans un ordre différent. La bande rouge symbolise le rayon de perception autour du chercheur, il devient plus foncé lorsqu'il y a chevauchement des zones prospectées. La rectitude moyenne est la même entre A et B : dans A les forts virages sont compensés par des phases plus rectilignes. Cependant la boucle (B) parce qu'elle effectue de petits virages toujours dans la même direction, homogénéise le chevauchement local et minimise le chevauchement global. Dans (Bovet & Benhamou 1991) il est suggéré que la différence pourrait être quantitativement négligeable. Toutefois dans leur méthode ils supposent que la phase de retour au nid n'intervient que lorsque la recherche est terminée (pas de recherche durant le retour, seulement une dépense d'énergie/temps).

On peut toutefois questionner la portée de l'étude par (Bovet & Benhamou 1991) qui ont fait **un certain nombre de choix de modélisation qui ont peut-être une influence sur ce résultat surprenant.** D'abord leur simulation se résigne à ce que le retour à la place centrale soit effectivement perdu à la recherche : le chercheur finit par rentrer en ligne droite à la colonie lorsqu'il a trouvé suffisamment de nourriture (a priori le même résultat serait obtenu si l'organisme est contraint dans le temps de recherche plutôt que dans l'énergie récoltée). Il n'est pas clair dans quelle mesure cette hypothèse de modélisation influence le résultat de la faible différence d'efficacité entre une marche aléatoire et une spirale (dans la spirale également, le chercheur finit par revenir en ligne droite), et **si dans ce cas la stratégie de la boucle telle que décrite précédemment ne pourrait pas présenter des avantages significatifs**.

Une deuxième limite à l'étude de (Bovet & Benhamou 1991) est que **comme dans la plupart des simulations de marche aléatoire, les coûts supplémentaires induits par les virages par rapport aux lignes droites sont ignorés** (Wilson et al. 2013). Changer de direction implique d'apporter de l'énergie supplémentaire pour « briser » l'inertie. Par analyse théorique, modélisation et mesures du métabolisme chez l'humain et chez des condors, (Wilson et al. 2013) montre de manière générale que **plus les virages ont des angles élevés, plus la dépense énergétique est forte. Ce résultat a par la suite été confirmé chez le fou de Bassan** (Amélineau et al. 2014)**.** Ainsi il n'est pas certain qu'une stratégie de boucle avec des virages faibles mais constants représente la même dépense énergétique qu'une stratégie alternant phase rectiligne avec phase de forts virages.

Ainsi il n'y a pas de soutien théorique ferme et clair à l'hypothèse que la boucle large est la stratégie optimale pour un chercheur à place centrale sans informations sur la localisation de ses ressources, mais quelques éléments laissent penser que ce pourrait effectivement être le cas. En revanche comme nous l'avons déjà vu, la stratégie de traplining où l'organisme connaitrait parfaitement la localisation de plusieurs ressources espacées présenterait pourtant un aspect similaire en boucle (Lihoreau et al. 2012). **Observer une boucle ne suffit donc de toute façon pas à conclure que l'organisme n'anticipe pas ses zones de ressource.**

Pour ce qui est des trajets commutifs, l'hypothèse qu'ils pourraient indiquer l'anticipation de la zone de nourrissage n'est valide que si la route de retour repasse suffisamment proche de la route de départ pour que les zones à portée de détection se chevauchent, et que les ressources ne sont pas trop dynamiques. Mesurer la commutativité implique donc de prendre en compte la portée de perception de l'oiseau, qui semble dans certains cas pouvoir atteindre plusieurs dizaines de kilomètres (voir chapitre 2). De manière générale il serait intéressant de développer un modèle théorique explorant de façon intégrative ces questions (boucle vs commutativité vs embuscade selon la dynamique des proies et les coûts à tourner).

III.3.3.Contraintes physiques au mouvement en ligne droite

Empiriquement, à part à très fine échelle spatiale, les mouvements d'animaux ne sont jamais des lignes droites pures, même lorsqu'ils naviguent vers un but précis (Guilford & Biro 2014)**.** La phase de retour au nid des oiseaux marins n'a par exemple jamais une rectitude parfaite de 1 : ils parcourent toujours plus de distances que la distance entre leur point de départ et leur point d'arrivée (ce qui n'est pas le cas d'un bateau suivant un tracé GPS par exemple). Les causes de ces déviations peuvent être multiples et opérer différemment à différentes échelles: imprécision des processus de navigation, motivations comportementales variables le long d'un trajet, et contraintes lies à des obstacles (Guilford & Biro 2014) ou au vent (Figure III-5).

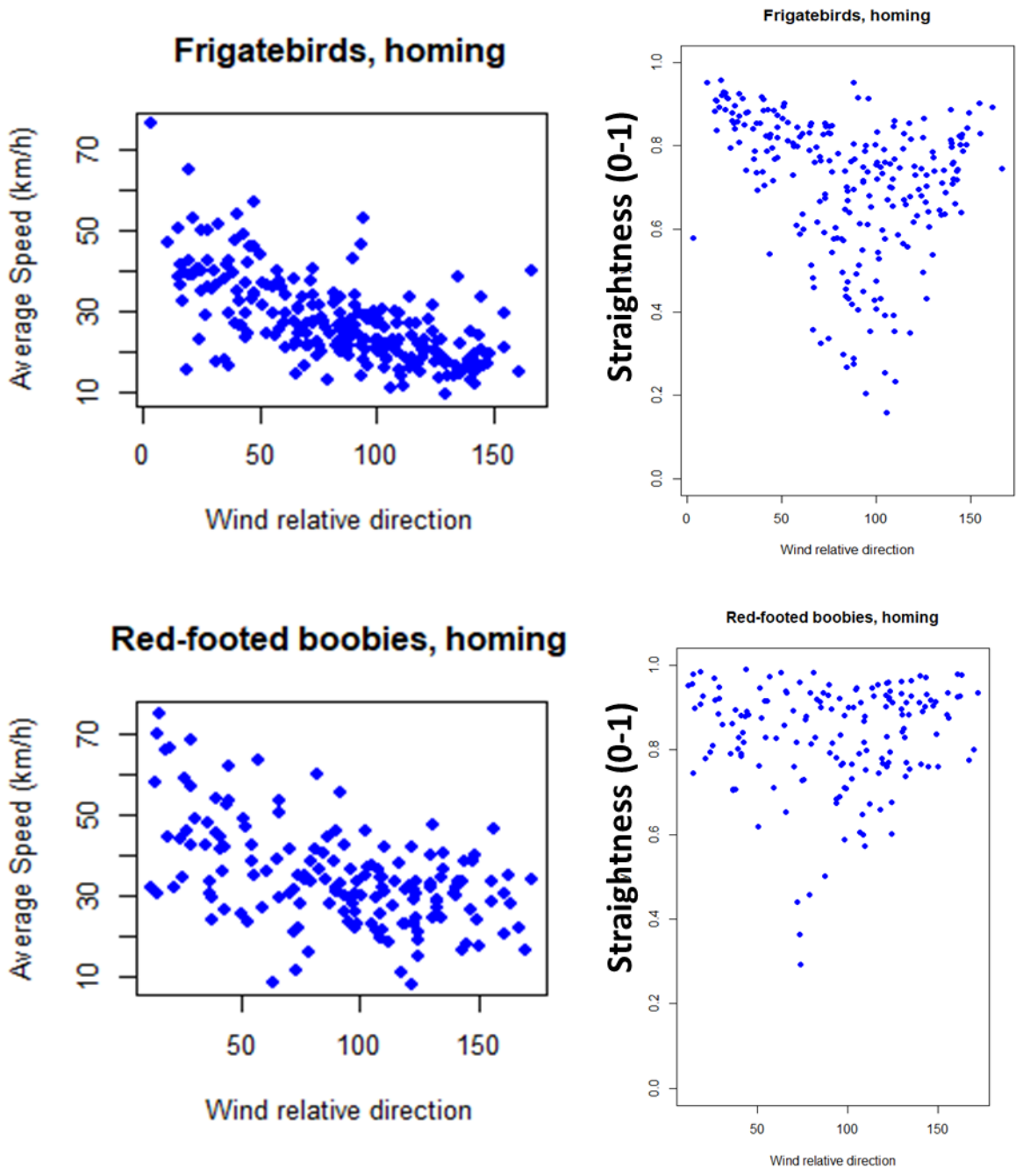


Figure III-5: Influence du vent sur la vitesse moyenne (gauche) et la rectitude (droite) de la phase de retour au nid chez les frégates du Pacifique (haut) et les fous à pieds rouges (bas) de l'ile d'Europa. Une valeur de "wind relative direction » de 180° indique un vent de face pendant le retour. Des résultats similaires sont connus chez les fous de Bassan et chez les grands albatros.

Voler contre le vent représente une dépense énergétique supplémentaire aux vols avec des vents de côté ou de dos (Weimerskirch et al. 2000, 2016, Amélineau et al. 2014), ainsi qu'une perte de vitesse de déplacement par rapport au sol (ground speed). Selon les cas il peut être avantageux pour certaines espèces de tirer des bords et de louvoyer pour limiter ces coûts, par rapport à une ligne droite. Ainsi si souvent la ligne droite (ou une approximation de ligne droite par une boucle par exemple) permet d'optimiser à la fois la faible dépense énergétique et la surface de prospection, ce

n'est pas toujours le cas, et il peut y avoir un compromis entre la minimisation de l'énergie nécessaire à la locomotion et la maximisation de la surface prospectée, qui dépend des caractéristiques de l'espèce et de l'environnement. C'est particulièrement visible en examinant la rectitude du retour au nid chez différentes espèces (Figure III-6).

Dans certains cas, comme chez beaucoup d'espèces de fous, les retours au nid présentent une rectitude moyenne très élevée. Chez ces espèces, le vol est largement dépendant des battements d'aile des individus (bien que la part du vol battu varie selon les espèces de fous). Ainsi il a été montré qu'effectivement les virages chez le fou de Bassan augmentent les dépenses métaboliques (Amélineau et al. 2014). Il semble que ces coûts au virage contrebalancent en partie les stratégies de louvoiement, et que la ligne droite permette de minimiser les coûts globaux du mouvement en termes d'énergie et/ou de durée de trajet.

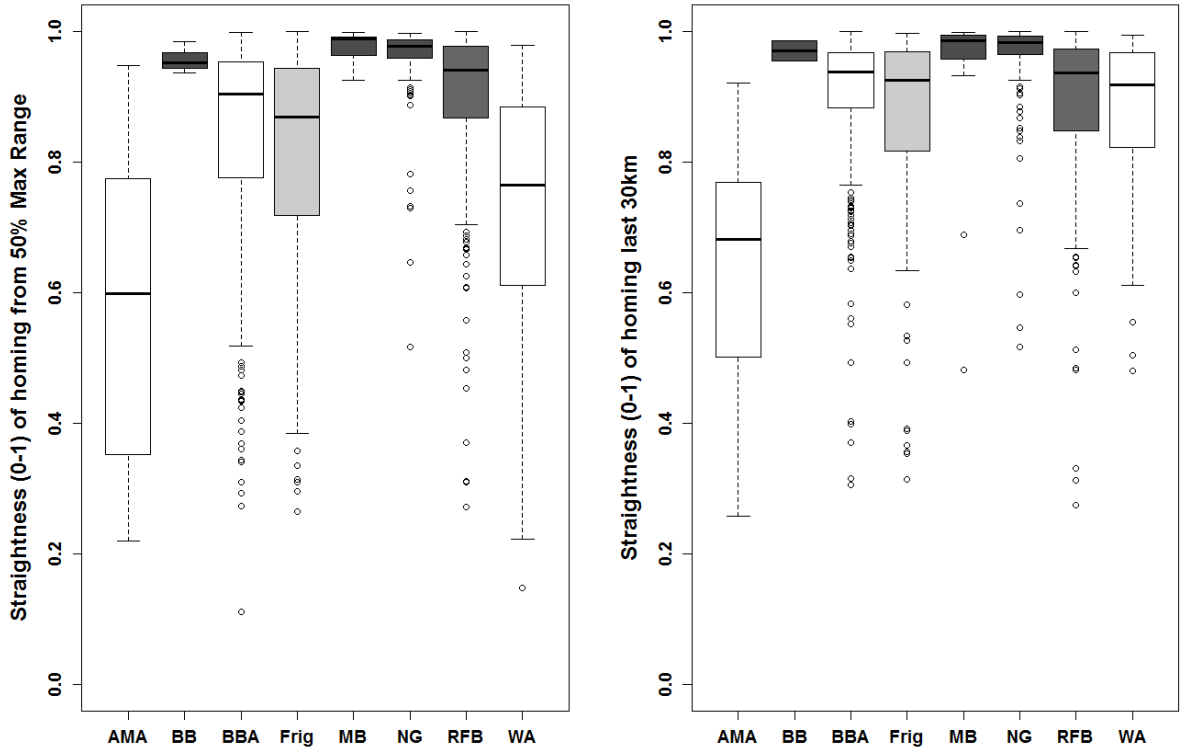


Figure III-6: Rectitude du trajet de retour au nid chez différentes espèces (blancs : albatros, gris clair : frégate, gris foncé : fous). Le retour est défini comme la partie couvrant la moitié de la distance maximale atteinte pendant le trajet (à gauche), ou comme les derniers 30km (à droite), pour des localisations GPS toutes les 5min. La rectitude mesure le ratio entre la distance en ligne droite et la distance réellement parcourue par l'oiseau. AMA : Amsterdam Albatros (non montré, données Argos non comparables), BB : Fou Brun, BBA : Albatros à Sourcils Noirs, Frig : Frégate superbe, MB : Fou Masqué, NG : Fou de Bassan, RFB : Fou à pieds rouges, WA : albatros hurleur. Noter le cas intermédiaire du fou à pied rouge.

En revanche beaucoup d'oiseaux **utilisent des sources extérieures d'énergie pour leur mouvement** (Sachs et al. 2012, Wilson et al. 2013, Sachs & Weimerskirch 2018). Les frégates, les condors et la plupart des grands voiliers peuvent utiliser des courants d'air ascendants pour grimper en altitude à faible coût métabolique, et ensuite se laisser planer (Wilson et al. 2013, Weimerskirch et

al. 2016). Dans le cas des albatros et d'autres oiseaux marins aux ailes longues et étroites (dans une certaine mesure le fou à pied rouge par exemple), le gradient de vent à la surface de l'eau et les courants d'air générés au-dessus des vagues permettent un vol à des coûts métaboliques proches de ceux au repos (Ballance 1995, Weimerskirch et al. 2000, Sachs et al. 2012), mais très peu rectiligne quand il est observé à l'échelle de quelques mètres. **Chez ces espèces les virages ne sont pas forcément toujours plus coûteux car l'énergie utilisée provient essentiellement du vent et non de leur métabolisme. Ces détours pourraient même parfois diminuer le temps de parcours, selon la direction du vent (Goto et al. submitted).** Empiriquement, leurs mouvements de retour au nid sont bien moins rectilignes que ceux des fous (Figure III-6). Cela peut être dû à la fois à des louvoiements à fine échelle, et à plus large échelle également, pour éviter de voler tout le trajet avec des vents de face par exemple (Weimerskirch et al. 2000).

La « rectitude optimale » attendue pour un mouvement de recherche aléatoire ou de navigation vers un but anticipé est donc non seulement inférieure à 1, mais également dépendante de l'espèce et des conditions environnementales comme le vent… Une mesure de rectitude isolée comme proposée dans (Regular et al. 2013) n'est pas très informative, en particulier pour des analyses comparatives. Dans (Pettex et al. 2010), la rectitude à l'aller est quantitativement comparée à la rectitude au retour chez des fous de Bassan. L'étude n'avait mis en évidence aucune différence significative de rectitude ou de vitesse moyenne entre l'aller et le retour (mais les tailles d'échantillon était relativement faibles). **A ma connaissance, ces analyses n'ont jamais été répliquées chez aucune autre espèce ou population. Une analyse rapide des données sur nos espèces et populations montre des résultats très variables** (Figure III-7, Figure III-8), mais souvent la rectitude à l'aller est plus faible qu'au retour (c'est vrai en particulier chez une population de fou de Bassan, différente de celle étudiée dans Pettex et al 2010). La vitesse également semble souvent plus faible à l'aller qu'au retour (résultats non montrés).

Ces résultats sont toutefois difficiles à interpréter. Si les oiseaux n'anticipent pas leur zone de nourrissage à l'aller, et prospectent « au hasard », on a vu qu'il n'est pas clair théoriquement s'ils devraient suivre une boucle ou une ligne droite, et donc si l'on s'attend à trouver une rectitude plus faible ou identique à l'aller qu'au retour. Si les oiseaux anticipent leur zone de nourrissage à l'aller, leur navigation vers le nid pourrait être plus efficace que leur navigation vers les zones de nourrissage anticipées (on a vu en introduction que la mémoire peut être longue et couteuse à former, (Guilford & Biro 2014)), et la rectitude à l'aller être légèrement plus faible qu'au retour. D'autre part, la définition de ce qui constitue l'aller et le retour comprend forcément une part d'arbitraire, et des informations ou des opportunités perçues en route pourraient les faire dévier de leur route (Guilford & Biro 2014). Les oiseaux pourraient être plus sensibles à des informations et opportunités perçues pendant la phase aller que pendant la phase retour, ce d'autant plus s'ils n'anticipent pas leur destination à l'aller (Byrne & Bates 2011). Enfin, il reste à vérifier que les conditions de vent (force et direction par rapport à la direction de l'oiseau) ne changent pas entre l'aller et le retour. Ainsi plusieurs explications assez différentes sont possibles quel que soit le résultat.

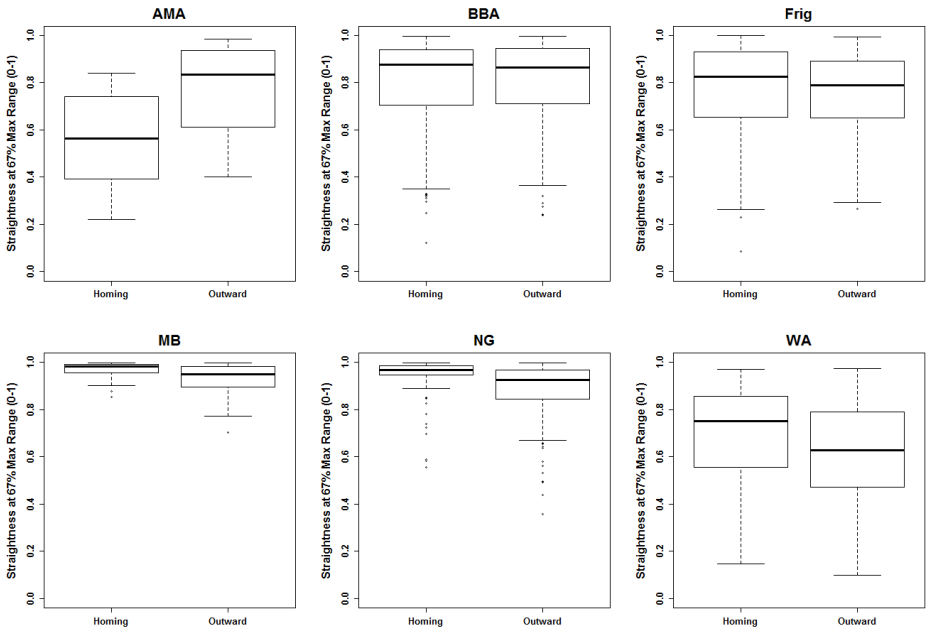


Figure III-7: Comparaison de la rectitude aller (outward) avec la rectitude retour (homing) chez différentes espèces, chacune étant définie sur la base d'une distance atteinte depuis la colonie représentant les deux tiers de la distance maximale de prospection du trajet (d'autres définitions donnent des résultats qualitativement similaires). AMA : Amsterdam Albatros (non montré, données Argos non comparables), BB : Fou Brun, BBA : Albatros à Sourcils Noirs, Frig : Frégate superbe, MB : Fou Masqué, NG : Fou de Bassan, RFB : Fou à pieds rouges, WA : albatros hurleur.

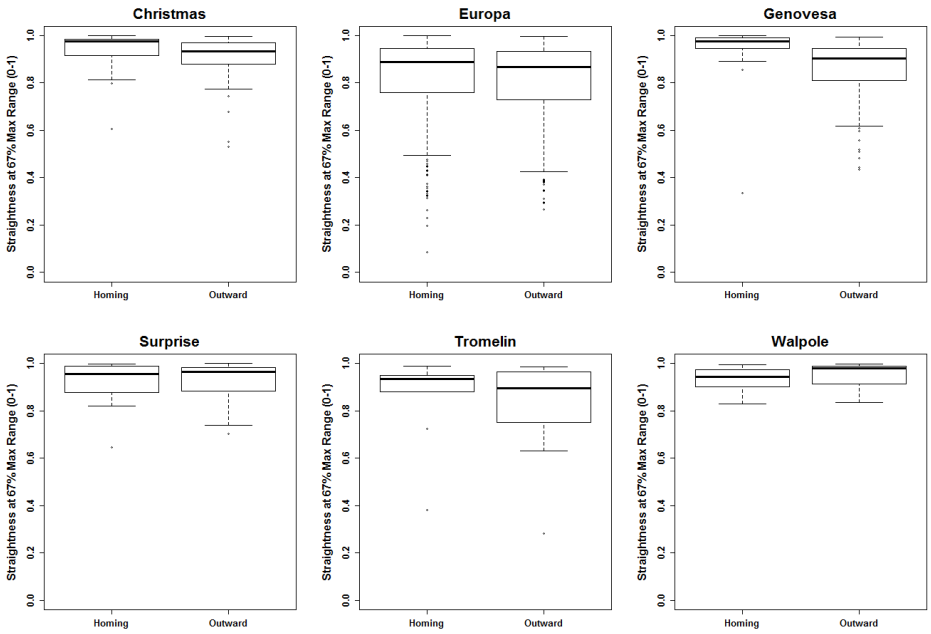


Figure III-8: Comparaison de la rectitude aller avec la rectitude retour chez différentes populations de fous à pieds rouges, chacune étant définie sur la base d'une distance atteinte depuis la colonie représentant les deux tiers de la distance maximale de prospection du trajet (d'autres définitions donnent des résultats qualitativement similaires). AMA : Amsterdam Albatros (non montré, données Argos non comparables), BB : Fou Brun, BBA : Albatros à Sourcils Noirs, Frig : Frégate superbe, MB : Fou Masqué, NG : Fou de Bassan, RFB : Fou à pieds rouges, WA : albatros hurleur.

III.3.4. Conclusions : faible support théorique aux arguments utilisés, limites méthodologiques

La ligne droite, ou une approximation locale de la ligne droite permet souvent en théorie de minimiser le chevauchement des zones prospectées et de minimiser les dépenses énergétiques, toutes choses étant égales par ailleurs. Néanmoins **nous avons montré que ces résultats théoriques sont encore très difficiles à transposer méthodologiquement pour étudier des cas empiriques**. Où mesurer la rectitude ? La comparaison entre l'aller et le retour, proposée par (Pettex et al. 2010) donne une échelle quantitative espèce-dépendante très intéressante, mais pose un certain nombre de questions. Comment définir la phase aller, et la phase retour ? Décider arbitrairement que la phase aller s'achève à la première proie rencontrée (Thiebault, Mullers, Pistorius, Meza-Torres, et al. 2014), ou au premier déclenchement d'une recherche en zone restreinte (Pettex et al. 2010), rend impossible de distinguer si un mouvement rectiligne indique une anticipation de la destination ou une prospection au hasard. Définir ces phases par rapport à une distance depuis la colonie ne facilite pas les comparaisons entre espèces qui ont des rayons de prospection différents : 30km pour un fou brun représente une bonne part du trajet, pour un grand albatros cela peut ne représenter qu'une infime partie du trajet. Définir ces phases par rapport au pourcentage de la distance maximale atteinte me semble un bon compromis. Néanmoins cela n'exclut pas d'éventuelles recherches en zone restreinte réalisées au sein de ces phases. La rectitude mesure alors également les « opportunités » exploitées en route, et faire la part des choses entre les différentes interprétations possibles demande des analyses plus poussées que celles présentées dans (Pettex et al. 2010).

L'hypothèse de la boucle et du trajet commutif n'ont pas de support théorique ferme. Ils pourraient être valides dans le cas de chercheurs à place centrale, mais uniquement si les trajets se font à des échelles bien plus vastes que la portée de perception des individus, et à supposer que les proies ne soient pas assez mobiles pour que leur probabilité de présence dans un endroit déjà prospectée soit faible. D'autre part des processus différents qu'une prospection au hasard peuvent donner lieu à des trajets en boucle, soit par traplining si différente zones de nourrissage anticipées sont visitées séquentiellement, soit si les conditions de vent rendent des louvoiements à plus large échelle plus rentables qu'une ligne droite (Weimerskirch et al. 2000). Différentes espèces peuvent avoir des capacités de perception différentes, et il existe très peu de données pour les estimer (voire chapitre 2). Les albatros pourraient baser en partie leur recherche sur l'olfaction (Nevitt 2008, Nevitt et al. 2008), ils ne volent pas très haut au-dessus de la surface de la mer (Tickell 2000) et donc l'horizon visuel est pour eux plus proche que pour des fous. Dans le cas des frégates qui atteignent plusieurs centaines voire milliers de mètres d'altitude (Weimerskirch et al. 2016), la limite visuelle est plus probablement liée à l'acuité et aux conditions atmosphériques. Ainsi ces arguments sont très difficiles à utiliser dans une approche comparative entre espèces.

Plus généralement, les marches aléatoires développées par la théorie pour comprendre les processus de recherche ne prennent pas assez en compte les spécificités pratiques des oiseaux marins pour servir de modèles nuls réalistes et informatifs pour cette famille d'oiseaux. **Ces modèles ne permettent que de comprendre les principes les plus fondamentaux du problème de la recherche, à savoir, comment optimiser le ratio entre surface prospectée et temps ou**

énergie dépensée. **Pour analyser les processus de recherche chez les oiseaux marins, il faut développer des modèles nuls plus spécifiques**, tenant compte de la place centrale, de l'influence potentielle du vent, de la présence de congénères, de la distribution et de la mobilité des, etc. (Buckley 1997, Boyd et al. 2016). Des modèles statistiques sophistiqués basés sur le principe de marches aléatoires composites peuvent être développés pour la description du mouvement (e.g. voir Codling et al. 2008, Patterson et al. 2008, Pirotta et al. 2018), mais ils font nécessairement des hypothèses arbitraires non vérifiables sur les processus de navigation ou d'utilisation d'information employés par les oiseaux (voir discussion générale), et des approches plus simples et plus générales peuvent être utilisées dans un premier temps.

III.4. Inférer les processus de recherche des oiseaux marins par l'étude des biais directionnels.

Nous l'avons vu, l'observation d'une ligne droite ne permet pas de trancher entre un mouvement avec anticipation de la destination, d'un autre type de processus. De la même manière, en particulier à cause de l'influence du vent, un mouvement non droit peut être utilisé pour rejoindre une destination anticipée. **Si l'observation d'une ligne droite ou d'une courbe n'est pas informative, leur direction peut l'être. Si plusieurs lignes droites convergent vers un même point, il est difficile d'expliquer cela autrement que par des mouvements dirigés *vers* ce point**. Par défaut une direction peut prendre n'importe quelle valeur entre 0 et 360° si l'environnement n'est pas contraint – présence de masse continentale par exemple pour les oiseaux marins. Une fois une direction choisie, les modèles théoriques ci-dessus suggèrent qu'il n'est pas avisé d'en changer constamment sans raison. Le choix de la direction peut donc être très important, et les points de changements de direction révélateurs. Comment analyser ces décisions de direction empiriquement ?

III.4.1. Analyse statistique des directions

L'étude des directions est très sommaire dans les études de mouvement, probablement parce que la circularité de la direction (360° = 0°) rend les analyses statistiques compliquées (Jammalamadaka & Sengupta 2001, Pewsey et al. 2013, Ruxton 2017). Les outils statistiques « classiques » ne sont pas adaptés pour des variables circulaires, même le calcul de la moyenne doit être modifié. La plupart des tests statistiques circulaires sont rudimentaires (Jammalamadaka & Sengupta 2001, Ruxton 2017), permettant d'évaluer s'il existe dans un échantillon une direction préférentielle (ce n'est qu'extrêmement récemment que des outils ont été développés pour étudier le cas de *deux* directions préférentielles possibles dans un échantillon), ou bien si la corrélation entre les directions de deux échantillons. Il n'existe pas encore de techniques d'analyses multivariées simples pour des variables circulaires (Pewsey et al. 2013).

De la même manière, ce n'est qu'assez récemment qu'un outil statistique a été proposé pour identifier au sein d'un trajet des points de changement de direction significatifs tenant compte du fait que les mouvements ne sont jamais de pures lignes droites (Byrne et al. 2009). Elle a été utilisée pour des primates et d'autres mammifères sociaux qui se déplacent sur des distances relativement faibles (quelques km maximum par jour), pour segmenter le trajet en phases plus ou moins rectilignes et analyser si les points de changement de direction sont associés à des zones spécifiques de

l'environnement (e.g. Asensio et al. 2011, Cunningham & Janson 2013, Noser & Byrne 2014). Cette méthode présente néanmoins un certain nombre de limites pour être applicable aux oiseaux marins, du fait de leurs mouvements à très large échelle spatiale avec des variations de vitesse le long du trajet. J'ai développé une variante de cette procédure qui prend en compte explicitement l'échelle spatiale et qui est moins sensible aux variations de vitesse au sein des trajets. Néanmoins elle possède elle-même ses propres limites, et je n'ai pas eu le temps au cours de cette thèse de beaucoup l'exploiter (voir Annexe 2).

III.4.2.Analyse des angles

Si l'analyse des directions n'est pas aisée, l'analyse des angles entre directions présente un certain nombre d'avantages. Si les individus choisissent leur direction « au hasard », c'est-à-dire sur la base d'éléments stochastiques, elle peut *a priori* prendre n'importe quelle valeur entre 0 et 360°. Si l'on prend deux directions suivies (par exemple d'individus différents, ou du même individu à différents moments), et que ces directions ont des valeurs prises « au hasard » indépendantes l'une de l'autre, alors l'angle entre les deux trajets peut prendre n'importe quelle valeur entre 0 et 180° avec la même probabilité (distribution uniforme). En revanche si une information commune ces deux directions, l'angle entre les deux sera biaisé vers 0° (Figure III-9).

Par exemple deux individus partant en même temps dans la direction du vent auront des trajets avec une direction semblable, quand bien même ils ne se suivent pas précisément l'un l'autre. S'ils se suivent l'un l'autre, l'angle entre leurs trajets sera également faible et biaisé vers 0. Si un individu se sert de sa mémoire pour décider de la direction de son trajet, l'angle entre deux de ses trajets sera faible, même s'il ne réutilise pas exactement la même route, ou s'il ne se nourrit pas exactement au même endroit lors de ces trajets.

Si l'on connait la direction par rapport à l'oiseau d'un élément supposé déterminant de l'environnement (le vent, ou un bateau par exemple), le même type d'argument peut être utilisé : si l'oiseau ne tient pas compte de cet élément environnemental pour choisir sa direction, l'angle entre le mouvement de l'oiseau et la direction entre l'oiseau et cet élément suivra une distribution uniforme entre 0 et 180°. Si l'oiseau est attiré par un bateau, l'angle entre son mouvement et la direction vers le bateau sera biaisée vers 0°. Si l'oiseau préfère les vents de face, l'angle entre sa direction et la direction du vent sera biaisée vers 180°.

L'étude des angles nous fournit donc un modèle nul simple mais souvent assez réaliste : la probabilité d'un angle inférieur à 30° sous ce modèle nul est par exemple de 30 / 180 ~ 17%. Si deux individus partent dans des directions au hasard, il y a 17% de chances pour qu'ils partent dans une direction similaire l'un à l'autre, à 30° près. Si la proportion observée d'angles < 30° entre paires de trajet est bien plus élevée que 17%, alors c'est un bon indicateur que ces deux directions n'ont pas été prises indépendamment l'une de l'autre.

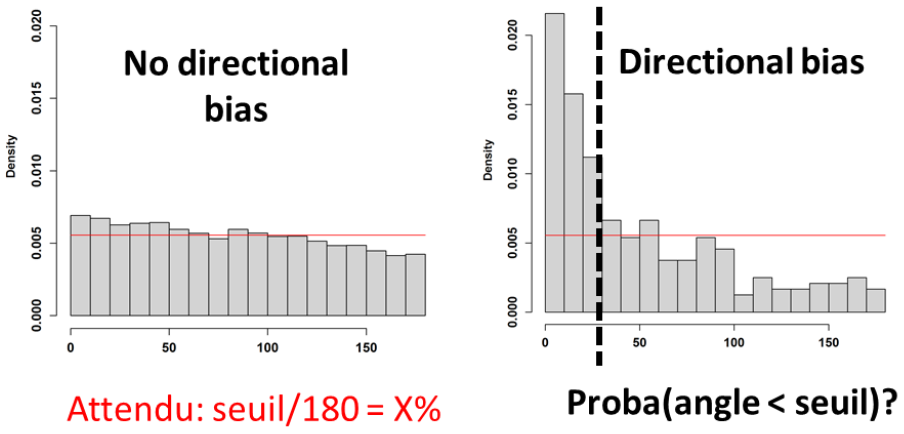


Figure III-9: Distributions des angles entre paires de direction lorsque ces directions sont tirées indépendamment l'une de l'autre entre 0 et 360° (gauche) ou lorsque les paires de trajets tendent à partager une même direction (droite, distribution parfaitement aléatoire matérialisée par la ligne rouge), quelle qu'elle soit. Une façon simple d'évaluer quantitativement ce biais est de regarder la probabilité d'être sous une valeur seuil (ligne pointillée verticale).

Je vais donc utiliser cette méthode d'analyse des angles entre direction à de nombreuses reprises. Au chapitre 2, elle me permettra d'évaluer et de comparer entre différentes classe d'individus (espèces, population, sexe, âge, etc.) la fidélité spatiale d'un trajet sur l'autre et la probabilité que deux individus différents partagent une direction similaire. Au chapitre 3, elle me permettra d'évaluer à quelle distance les oiseaux détectent et ont attirés par les bateaux de pêche ; puis de comparer la probabilité de fidélité spatiale des albatros à sourcils noirs à la probabilité de persistance spatiale des bateaux de pêche. Les méthodes statistiques utilisées pour évaluer le biais vers 0° dans la distribution des angles sont discutées au sein de chaque chapitre car elles peuvent varier selon les cas.

III.5. Conclusions du chapitre

La plupart des arguments utilisés pour inférer l'anticipation des zones de ressources par les oiseaux marins ne sont pas pleinement convaincants. **La marche de Lévy n'est pas une stratégie optimale de recherche de ressources dont la localisation est inconnue**. Les modèles théoriques sur l'optimisation des stratégies de recherche sont de toute façon beaucoup trop généraux pour être utilisés tels quels dans des prédictions quantitatives où même qualitative (Pyke 2014) sur des données empiriques d'oiseaux marins. En revanche les phases de recherche en zone restreinte dans le mouvement d'un prédateur, qui diminuent la surface prospectée et/ou augmentent significativement les dépenses énergétiques semblent de bons indicateurs de l'utilisation d'information sur la probabilité de présence locale de proies. La capacité à augmenter soudainement et temporairement sa sinuosité en réponse à la détection d'une proie a été démontré à de nombreuses reprises (e.g. Bond 1980, Kohler 1984, Nakamuta 1985), y compris chez le nématode *Caenorhabditis elegans* et sa centaine de cellules nerveuses (Hills et al. 2004). Dans certains cas cependant la détection d'une proie ne déclenche pas de recherche en zone restreinte, comme chez le grand albatros (Weimerskirch et al. 2007) chez qui il semble que les proies soient peu agrégées (Weimerskirch, Gault, et al. 2005), et on peut supposer que

ces recherches locales sont liées à d'autres indices environnementaux comme la perception d'un habitat favorable (Weimerskirch et al. 2007).

Les modèles théoriques généraux informent sur les principes de base de l'optimisation de la recherche en absence d'information (Benhamou 2007, Wilson et al. 2013): maximiser la surface de prospection tout en minimisant la dépense énergétique (et/ou le temps de recherche). **En revanche en présence d'information, la stratégie optimale dépend de l'information disponible**, par exemple effectuer des recherches locales après la perception d'indice de présence de parcelles de ressources. Il faut donc des modèles qui font des hypothèses explicites claires sur les informations disponibles au chercheur (Byrne & Bates 2011, Wakefield et al. 2013, Boyd et al. 2016). Face à notre manque de connaissance sur ces informations utilisées, j'ai privilégié une approche statistique simple et descriptive des directions suivies, à des modèles de mouvement sophistiqués.

La rectitude est compatible avec l'anticipation comme avec la prospection aléatoire, et elle peut être fortement affectée par les conditions de vent, les techniques de vol des espèces, et leurs capacités de navigation (Weimerskirch et al. 2000, Byrne & Bates 2011, Guilford & Biro 2014). D'autre part cela demande des définitions arbitraires des phases du trajet dont la rectitude est mesurée. Cela pose un défi d'interprétation, notamment dans une approche comparative. L'utilisation de mémoire peut permettre d'améliorer la navigation (Guilford & Biro 2014), et/ou de moins s'arrêter aux opportunités rencontrées en route (Byrne & Bates 2011). Ainsi en contrôlant par les conditions de vent, on peut prédire que la rectitude devrait augmenter avec l'expérience individuelle si de la mémoire est utilisée. Comparer cette influence de l'expérience à l'aller et au retour peut permettre de mieux différencier entre une mémorisation d'indices de navigation (amélioration du retour et de l'aller) ou une mémorisation des zones de nourrissage (amélioration de l'aller surtout).

L'analyse des biais directionnels, et éventuellement des changements de direction (Byrne et al. 2009), peut se révéler informative, en particulier pour des chercheurs à place centrale (Weimerskirch 2007). Les principes théoriques généraux sur la recherche, informée ou non, suggèrent que les changements de direction sont en général coûteux en surface prospectée, en temps et/ou en énergie dépensée (Bartumeus et al. 2005, Wilson et al. 2013, Benhamou & Collet 2015). Empiriquement, les oiseaux marins se tiennent effectivement à une direction générale tout au long de leur trajet, malgré des variations selon les espèces et les environnements (Weimerskirch 2007).

En analysant si des directions particulières semblent préférées par les oiseaux, on peut inférer l'utilisation d'information. Le contexte de ces biais directionnel (e.g. présence et distance des bateaux par rapport aux capacités sensorielles présumées, préférence individu-dépendante ou population-dépendante), peut permettre de mieux préciser quelles sources d'informations semblent utilisées (perception, mémoire, etc.).

IV. Stratégies de fidélité à large échelle spatiale

Le cas des oiseaux marins tropicaux

Jeune fou à pieds rouges en vol. Crédit © Alexandre Corbeau

PUBLICATIONS ASSOCIEES AU CHAPITRE:

Collet J., Mendez L., Corbeau A., Prudor A., Weimerskirch H. *Different persistence of individual spatial fidelity suggests variable scales of environmental predictability for sympatric predators*, soumis à American Naturalist **(Annexe 3)**

Collet J., Mendez L., Corbeau A., Prudor A., Weimerskirch H. *Where shall I go: ontogeny of decision-making from a central place in two colonial birds*, soumis à Proc. Roy. Soc. B (**Annexe 4**)

Collet J. Wakefield E., Cleasby I.R., Bodey T.W., Votier. S.C., Bearhop S., Weimerskirch H., Hamer K.C. *Individual Foraging Site Fidelity does not emerge from memory use over short temporal scale in Northern gannets,* in prep **(Annexe 5)**

IV.1. Introduction

Les oiseaux marins font face à des environnements plus ou moins dynamiques à diverses échelles spatiales et temporelles, et à des ressources dispersées, ce qui peut largement limiter les taux de rencontre de ressources. **Nous avons vu au chapitre précédent qu'une façon d'augmenter ses chances de rencontres de ressources est d'adopter une stratégie hiérarchique** (Benhamou & Collet 2015): un mouvement relativement directif, dans les limites des contraintes liées au vent et au retour à la place centrale, permet d'augmenter la surface prospectée en l'absence d'information précise sur la distribution des ressources. En revanche l'utilisation d'information pour restreindre sa recherche à certaines directions (biais directionnel) ou à certains secteurs (recherche en zone restreinte) peut souvent largement augmenter l'efficacité de la recherche et le taux de rencontres des ressources (Hamer et al. 2009).

Nous avons vu également en introduction que la plupart des oiseaux marins ont des trajets de type commutif (93% des sous-populations étudiées dans Weimerskirch 2007) qui partent dans une direction donnée, intensifient leur recherche dans une zone restreinte puis reviennent à la colonie depuis une direction proche de la direction de départ. **Cela suggère qu'ils adoptent une stratégie de recherche générale simple : partir dans une direction donnée, choisie potentiellement sur la base d'expériences précédentes plus ou moins récentes, et ajuster sa recherche au fur et à mesure des opportunités et informations perçues en route, jusqu'à atteindre des zones de présence de proies.** Il a en effet été montré qu'un tel mécanisme peut être très efficace même pour naviguer vers un point précis situé à grande distance (Benhamou et al. 1990)**, et il est supposé que c'est ce mécanisme qui est impliqué dans les premières migrations à longue distance de juvéniles de nombreux oiseaux (Mouritsen 2015).** Selon cette hypothèse, les individus n'anticipent pas nécessairement les zones de proies rencontrées (e.g. leur localisation ou leur distance à la colonie) mais ils pourraient se servir de leur mémoire pour décider de leur direction générale et retourner à des zones de proies persistantes et/ou répétables (Figure IV-1).

Figure IV-1: Exemple de fidélité spatiale chez les fous de Bassan (photo au centre) de la colonie de Bass Rock en Ecosse: séries de trajets successifs de deux individus différents pendant une saison de reproduction (gauche). A droite l'exemple de deux trajets successifs de l'individu 1.

IV.1.1. Fidélité spatiale individuelle : prédictions générales

Dans certains environnements les oiseaux marins semblent faire preuve de fidélité spatiale à des sites de nourrissage d'un trajet à l'autre (Patrick et al. 2014, Ceia & Ramos 2015, Phillips et al. 2017) **et même chez certaines espèces d'une année à l'autre** (Wakefield et al. 2015, Patrick & Weimerskirch 2017, Sztukowski et al. 2018)**, ce qui suggère qu'ils pourraient se diriger directement vers ces zones répétables.** Dans ces cas-là, une stratégie simple serait de mémoriser la direction générale des zones de proies depuis la colonie et de retrouver les sites précis à plus fine échelle spatiale à partir des informations perçues en route (détection des proies, reconnaissance d'habitat, information publique, etc.). Cette stratégie pourrait permettre aux oiseaux marins qui partent loin à la recherche de ressources dispersées de s'ajuster à des mouvements des proies marines souvent plus stochastiques à plus fine échelle spatiale (Weimerskirch 2007): en océanographie et de manière générale les échelles spatiales et temporelles de prévisibilité co-varient (Wiens 1989). Plus on cherche à faire des prédictions loin dans le temps, moins elles peuvent être précises à fine échelle spatiale.

Si ces zones de proies répétables sont relativement statiques, une préférence de direction innée ou acquise tôt dans la vie de l'individu pourrait suffire à les retrouver, **et l'individu adulte prendrait alors une direction semblable à chacun de ses trajets successifs**. C'est ce mécanisme qui est par exemple proposé dans la fidélité à long terme chez le fou de Bassan (Wakefield et al. 2015), et qui est suggéré pour la fidélité à long terme chez les albatros à sourcils noirs (Patrick & Weimerskirch 2017). La faible fidélité spatiale chez les immatures de fous de Bassan suggère par ailleurs que la préférence est acquise et non innée chez cette espèce (Votier et al. 2017).

Si les zones de proies sont plus dynamiques, l'individu pourrait choisir sa direction en mémorisant à chaque trajet si la direction qu'il a suivi semble « prometteuses » pour le trajet suivant (Switzer 1993, Carroll et al. 2018)**.** Cela pourrait éventuellement le conduire à changer de direction générale à son trajet suivant, si les conditions dans une direction donnée ne semblent plus favorables. Par exemple il semble qu'un faible taux de rencontre et/ou de capture de proies pendant un trajet incite les manchots à changer de secteur (Carroll et al. 2018)**. On s'attendrait alors à ce que deux trajets d'un même individu aient des directions plus similaires lorsqu'ils sont plus proches dans le temps (similarité maximale entre trajets successifs, plus faible entre trajet 1 et trajet 3, etc.).** On ne sait pas si ces mécanismes de mise à jour de la mémoire d'un trajet à l'autre sont également possibles chez les albatros à sourcils noirs ou les fous de Bassan (Wakefield et al. 2015, Votier et al. 2017).

Enfin, si les zones de proies se déplacent trop rapidement entre trajets successifs d'un individu, alors mémoriser une direction n'aurait aucun avantage sur les chances de rencontres de proies (Switzer 1993)**.** C'est ce qui pourrait intervenir dans le cas des puffins de Scopoli en Méditerranée, une des rares études qui a pu lier la fidélité au champ de proies à fine échelle, et qui suggère que la fidélité spatiale est faible dans cette population, qui parvient toutefois à cibler continuellement jour après jour les zones mouvantes d'anchois (Courbin et al. 2018).

Dans le cas d'un environnement trop dynamique où la fidélité n'apporterait aucun avantage en termes de chances de rencontres de proies (Courbin et al. 2018)**, on pourrait s'attendre à ce que les individus utilisent d'autres sources d'information pour déterminer leur direction générale de trajets**, plutôt que de la choisir aléatoirement (Buckley 1997). Les individus pourraient se baser sur les directions de retour d'autres individus de la colonie, potentiellement celles des individus qui semblent avoir trouvé des zones profitables (Ward & Zahavi 1973, Weimerskirch et al. 2010, Evans et al. 2016). Ils pourraient sinon choisir leur direction non pas pour augmenter leurs taux de rencontres de proies, mais pour minimiser les coûts de prospection, par exemple en tenant compte des conditions de vent autour de la colonie (Weimerskirch et al. 2000, Hernández-Pliego et al. 2014). Dans toutes ces hypothèses, on peut faire la **prédiction que les individus partant simultanément de la colonie auront des directions plus similaires entre eux que des individus partant à des moments différents**. Toutefois une telle stratégie de similarité entre individus pourrait largement augmenter la compétition entre individus pour l'accès à la nourriture (Buckley 1997).

La compétition en effet s'oppose à la similarité entre individus, et favorise la « spécialisation » des individus (Bolnick et al. 2003, Araújo et al. 2011)**. Cet effet confondant rend difficile les interprétations d'observations de fidélité spatiale dans de nombreuses études** (Patrick et al. 2014, Patrick & Weimerskirch 2017, Courbin et al. 2018)**.** Toutefois les oiseaux marins ne montrent pas en mer de comportements territoriaux d'exclusion active d'autres individus (Schreiber & Burger 2001, Wakefield et al. 2013), ainsi **les seules causes proximales *a priori* possibles de ségrégation spatiale chez les oiseaux marins sont l'existence de « préférences individuelles » pour des directions ou secteurs particuliers** (Börger et al. 2008, Riotte-Lambert et al. 2015). Différents individus pourraient avoir des niches écologiques différentes (par exemple en terme de régime alimentaire, d'utilisation du vent et/ou de préférences d'habitat) et plus restreintes que la niche populationnelle dans son ensemble qui les font privilégier certains secteurs et/ou certaines directions différentes d'autres individus (Bolnick et al. 2003, hypothèse suggérée par Patrick et al. 2014, Patrick & Weimerskirch 2017). De façon alternative, comme on l'a déjà vu, des individus à niche écologique similaire pourraient avoir chacun leur expérience et mémoire propre qui les fait choisir des directions différentes des autres individus (hypothèse suggérée par Wakefield et al. 2015).

La distinction entre ces deux dernières hypothèses est théoriquement difficile car il faudrait pouvoir contrôler pour toutes les variables écologiques potentiellement importantes dans la définition de la niche des individus (Patrick & Weimerskirch 2017, Courbin et al. 2018)**.** La seule façon de surmonter cette difficulté à l'heure actuelle consiste à étudier la répétabilité des individus dans l'utilisation de certaines variables environnementales supposées importantes (Patrick et al. 2014). Si un individu par exemple part toujours contre le vent, alors qu'un autre individu part toujours dans la direction du vent, et si l'on effectue ces mesures suffisamment longtemps pour que le vent ait changé de direction entre les mesures, alors cela suggère une spécialisation individuelle pour le vent plutôt qu'une mémoire spatiale. Bien sûr il existe plus de variables environnementales que de mesures de variables environnementales, et donc la question ne

peut être tranchée définitivement, mais on peut écarter certaines hypothèses spécifiques de spécialisation environnementale en testant la répétabilité individuelle pour ces variables.

IV.1.2. Objectifs et structure du chapitre

Quelles sont les stratégies des oiseaux marins tropicaux dans ce contexte, et comment cela compare-t-il à ce qui est observé chez les oiseaux marins de plus haute latitude ? Nous avons vu que la méta-analyse de (Weimerskirch 2007) suggérait que les oiseaux marins tropicaux aient une fidélité spatiale nulle ou très faible à une échelle spatiale de 10-20km, mais ces résultats étaient jugés préliminaires. Depuis, peu d'études ont cherché à répliquer ces analyses en milieu tropical (Ceia & Ramos 2015). Ce manque d'observations de fidélité aux sites de nourrissage en milieu tropical pourrait être lié à la dynamique stochastique inhérente des proies disponibles dans ce milieu (voir introduction générale). Le faible nombre d'observations de fidélité chez les espèces tropicales pourrait cependant tout aussi bien être dû à un faible nombre d'études dans ces milieux (Ceia & Ramos 2015). Enfin, il est possible également que la fidélité spatiale chez ces espèce intervienne principalement à une échelle spatiale plus large, par exemple si ces oiseaux sont fidèles à une direction mais peu à des sites de nourrissage particuliers à plus fine échelle. La mesure de fidélité à un site particulier à 10-20km près comme proposé dans (Weimerskirch 2007) pourrait alors ne pas refléter entièrement la fidélité spatiale chez ces populations.

En effet depuis la méta-analyse de 2007 un certain nombre de papiers non couverts par la revue de (Ceia & Ramos 2015) **ont mesuré chez les espèces tropicales non pas la probabilité de revenir sur un même site ou l'apparente spécialisation individuelle à long terme, mais la probabilité que deux trajets successifs aient des directions < 30°.** Cette probabilité semble variable chez les populations tropicales, parfois nulle (Asseid et al. 2006, Weimerskirch et al. 2008, Kappes et al. 2011, Oppel et al. 2015) et rarement très élevée (Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005, Zavalaga et al. 2008, 2011, Navarro & González-Solís 2009, Ludynia et al. 2010, Weimerskirch et al. 2010, Oppel et al. 2015). L'étude la plus complète est probablement celle par (Gilmour et al. 2018), qui démontre une certaine fidélité dans la direction et/ou le rayon de prospection maximal entre trajets successifs chez la plupart des 10 populations étudiées appartenant à 4 espèces différentes de fous tropicaux nichant dans 7 localités différentes du Pacifique Oriental (certaines espèces en sympatrie).

La plupart de ces études ont néanmoins examiné des espèces de fous tropicaux. La seule étude à ma connaissance publiée sur la fidélité spatiale chez les frégates est très récente, et suggère une répétabilité spatiale individuelle assez faible mais significative (Oppel et al. 2017). La persistance de la fidélité spatiale (au bout de combien de trajets successifs en moyenne un individu a-t-il changé de direction) n'a à ma connaissance jamais été analysée chez ces espèces. **De manière générale cette dimension de la persistance a très peu été étudiée chez les oiseaux marins, en particulier à l'échelle intra-saisonnière** (Wakefield et al. 2015)**.**

Nous allons étudier les stratégies de fidélité spatiale individuelle et de similarité spatiale entre individus chez trois espèces de milieu tropical ciblant des proies

similaires, à savoir des poissons et/ou calmars volants : la frégate du Pacifique, le fou à pied rouge, et le fou masqué (Nelson 2005). L'apparente stochasticité de la distribution de leurs proies (Ballance & Pitman 1999) suggère que la fidélité spatiale devrait être faible ou nulle chez ces espèces (Weimerskirch 2007, Oppel et al. 2015, mais voir Gilmour et al. 2018), et peu ou très peu persistante (jamais regardé à ma connaissance). **Les frégates du Pacifique effectuant des trajets plus longs en durée et en rayon de prospection maximal (Weimerskirch et al. 2004) pourraient courir plus de risques que les fous que leurs informations sur la distribution des proies soient périmées d'un trajet à l'autre, et montrer encore moins de fidélité et moins persistante à mesure des trajets (jamais comparé à ma connaissance)**. Chez ces espèces qui sont connues pour s'associer en groupes multi-spécifiques pour exploiter des bancs de proies concentrés par la présence de prédateurs sous-marins (Ballance & Pitman 1999, Thiebot & Weimerskirch 2013), on peut également supposer que la compétition entre individus pour l'accès à la nourriture pourrait être compensée par le partage d'information publique (Thiebault, Mullers, Pistorius, Meza-Torres, et al. 2014, Thiebault, Mullers, Pistorius, & Tremblay 2014, Thiebault et al. 2016). Ces espèces étant sensibles au vent (chapitre 1 et (Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005, Weimerskirch et al. 2016)) on pourrait également penser qu'elles ne partent pas de façon aléatoire vis-à-vis des conditions de vent. **De manière générale on s'attend donc davantage à ce que des individus partant simultanément partagent des directions similaires, qu'à observer de la fidélité spatiale individuelle (jamais étudié à ma connaissance).**

Nous commençons par décrire les stratégies de fidélité spatiale de frégates du Pacifique et de fous à pieds rouges nichant en sympatrie sur l'ile d'Europa dans le canal du Mozambique. Dans un premier temps nous examinons les stratégies adultes en termes de prévalence et de persistance de la fidélité, et de similarité entre individus différents. Nous comparons dans un deuxième temps ces stratégies à celles de juvéniles des deux espèces dans leurs premiers vols autour de la colonie d'Europa pendant la phase de soins post-envol où ils continuent à être nourris au nid le soir par leurs parents, mais acquièrent progressivement leur indépendance (Mendez, Prudor, et al. 2017). Cela nous permettra de déterminer si les stratégies observées semblent innées ou non. Enfin, nous élargissons ensuite notre étude aux stratégies de fidélité observées dans d'autres populations de fous à pieds rouges, une autre population de frégates du Pacifique et une population de fous masqués, pour examiner si nos conclusions à Europa semblent dépendantes de l'environnement. A titre de comparaison nous inclurons également dans cette analyse comparative des données sur les stratégies de fidélité chez deux espèces de plus haute latitude connues pour leur fidélité à long terme, le fou de Bassan et l'albatros à sourcils noirs (Wakefield et al. 2015, Patrick & Weimerskirch 2017). Cela nous permettra de mieux discuter dans quelle mesure les oiseaux marins tropicaux différent des autres oiseaux marins dans leurs stratégies de fidélité spatiale (Weimerskirch 2007, Oppel et al. 2015, Gilmour et al. 2018).

IV.2. Méthodes générales

IV.2.1. Différentes mesures de fidélité spatiale individuelle

Selon les études, différentes mesures de fidélité spatiale ont été utilisées. Lorsque les observations de comportement sont faites depuis la colonie, les directions de départ successives d'un individu (par exemple celles visible jusqu'à l'horizon) peuvent être utilisées pour évaluer la fidélité (Davoren et al. 2003, Weimerskirch et al. 2010, e.g. Goyert 2015). Une autre méthode est de quantifier la probabilité de retour sur ou à proximité d'une zone géographique donnée, avec une échelle spatiale variable (détection d'émetteurs radio par des antennes fixes Irons 1998, observations en mer: Hunt 1999, enregistrements complets des trajets Weimerskirch 2007).

Les données GPS de trajets successifs permettent d'élargir le nombre de mesures possibles (e.g. voir revue générale dans Carneiro et al. 2017). Dans certains cas les auteurs analysent surtout la ressemblance entre trajets au point de prospection maximal du trajet (Patrick & Weimerskirch 2014b, e.g. Gilmour et al. 2018), soit en regardant tout à tour leur latitude et longitude (e.g. Patrick & Weimerskirch 2014b), soit en analysant leur direction et/ou leur distance depuis la colonie (e.g. Gilmour et al. 2018). La direction dans les premiers kilomètres du trajet, ou dans les premières localisations GPS enregistrées est également souvent utilisée (e.g. Patrick et al. 2014, Wakefield et al. 2015). Une autre mesure possible est la moyenne de la « distance au plus proche voisin » : pour une paire de trajets, on calcule pour chaque localisation de l'un des deux trajets la distance minimale à l'autre trajet (e.g. Votier et al. 2017). Une mesure proche est d'évaluer le degré de chevauchement des zones prospectées, souvent par l'utilisation de méthodes de type kernel qui permettent d'établir en chaque point de l'espace une « probabilité de présence » de l'individu (utilisation distribution) (e.g. Wakefield et al. 2015). Enfin, certaines zones d'intérêt spécial au sein du trajet, comme des phases de recherche en zones restreintes peuvent être dégagées et la fidélité spatiale mesurée spécifiquement entre ces zones d'un trajet à l'autre (e.g. Patrick & Weimerskirch 2017), par distance entre leurs centres, chevauchement des zones, etc.

Cette profusion de méthodes rend assez difficile les comparaisons entre études, et si les outils statistiques utilisés pour analyser ces mesures sont assez souvent discutés (Patrick et al. 2014, Carneiro et al. 2017), à ma connaissance on ne sait pas dire laquelle des mesures (s'il y en a une) semble être plus pertinente d'un point de vue biologique pour comprendre les décisions et le processus de recherche des oiseaux. Deux difficultés majeures contraignent ce choix : déterminer le plus explicitement possible à quelle échelle spatiale on mesure la fidélité, et partitionner (Bolnick et al. 2003) le plus clairement possible ce qui est dû à de la fidélité spatiale (dans quelle mesure un individu retourne sur une même zone, quelle que soit la stratégie des autres individus) de ce qui est dû à de la spécialisation individuelle (dans quelle mesure un individu exploite des zones distinctes des autres individus).

Le plus souvent désormais la fidélité spatiale est mesurée en terme de distance entre trajets (Votier et al. 2017, Sztukowski et al. 2018), ou en termes de distances entre zones de nourrissage au sein des trajets (Patrick & Weimerskirch 2017), ou bien encore en termes de chevauchement des zones prospectées par utilisation de méthodes de type kernel (Carroll et al. 2018,

Courbin et al. 2018). La précision des données GPS encourage ces mesures qui semblent plus précises et plus explicites sur les échelles spatiales de la fidélité. Le problème est qu'il est assez difficile de donner des distributions mathématiques qui prédisent à quoi doivent ressembler ces mesures sous l'hypothèse nulle d'absence de fidélité (Bovet & Benhamou 1991, Benhamou 2004a; chapitre 1 de cette thèse). Une méthode est de simuler des trajets réalistes du point de vue des processus de recherche. De telles simulations commencent à être développées (Deygout et al. 2010, Boyd et al. 2016), mais demandent beaucoup de temps de calcul. De plus on a vu au chapitre 1 que cela nécessite de faire certaines hypothèses difficilement vérifiables (processus de recherche, modélisation du retour au nid, capacité de navigation et de gestion du vent, etc.).

La méthode qui est généralement employée pour évaluer statistiquement la fidélité consiste alors à comparer ces mesures de distance entre trajets d'un même individu aux distances entre trajets d'individus différents. C'est ce qu'on appelle des mesures de répétabilité individuelle (Bolnick et al. 2003, Bell et al. 2009), souvent mesurée par l'index *r* de la variance inter-individuelle divisée par la somme de la variance intra-individuelle et de la variance inter-individuelle (Lessells & Boag 1987, Stoffel et al. 2017). On ne peut ainsi pas bien distinguer la fidélité de la spécialisation individuelle et des effets de compétition entre individus (Bolnick et al. 2003). Par exemple dans une population où tous les individus se dirigent vers une même zone productive, comme c'est le cas des manchots royaux à Crozet par exemple (Bost et al. 2015), la variance des zones visitées entre individus peut être très faible, et si les individus ont tous des stratégies spatiales similaires à plus fine échelle spatiale (pas de ségrégation spatiale entre individus) l'index *r* de répétabilité sera proche de 0 ; pourtant il serait erroné de conclure que les individus ne font pas preuve de fidélité spatiale. Cela pose notamment problèmes lorsqu'il s'agit de comparer la fidélité spatiale entre populations différentes. D'autre part le calcul de ce *r* (ou d'index similaires basés sur un rapport de la variance intra-individuelle à la variance de la population échantillonnée) implique de rassembler tous les trajets d'un individu pour en évaluer la variance, en « gommant » leur chronologie ce qui empêche d'examiner la persistance de la fidélité de façon fine (Araya-Ajoy et al. 2015).

L'utilisation de mesures de directions peut permettre de surmonter simplement cette difficulté de la distribution mathématique de référence : comme discuté au chapitre 1, une direction est nécessairement bornée entre 0 et 360°, et l'angle entre deux directions nécessairement borné entre 0 et 180°. D'autre part sous l'hypothèse que deux directions sont choisies indépendamment l'une de l'autre, on s'attend à ce que l'angle entre les deux suive une distribution uniforme entre 0 et 180°, ce qui permet de tester facilement les biais directionnels en testant une déviation à cette loi uniforme. On peut ainsi évaluer séparément face à une même référence absolue, puis éventuellement comparer entre elles statistiquement la fidélité individuelle entre trajets successifs d'un même individu, entre trajets non-successifs d'un individu, ou bien encore la similarité entre trajets d'individus différents, partant ou non en même temps, etc. **L'utilisation de mesures de directions et d'angles présente néanmoins trois inconvénients.**

D'une part, comme discuté au chapitre 1, les **outils d'inférence statistiques pour analyser ce type de variables sont plus limités** (Pewsey et al. 2013, Ruxton 2017)**,** mais j'ai montré que des tests simples de biais directionnels pouvaient suffire à tirer des conclusions. **Deuxièmement dans certains cas la raison pour les biais directionnels est très triviale, par exemple chez les fous de Bassan à Bass Rock qui ne volent jamais au-dessus des terres, la masse terrestre de la Grande Bretagne limite les directions possibles** à un arc d'environ 120° (Hamer et al. 2001), on sait donc d'emblée qu'on ne s'attend pas à une distribution uniforme des angles entre 0 et 180° entre différents trajets. **Toutefois il me semble que cette difficulté n'est pas inhérente à la mesure d'angle :** cette contrainte des masses terrestres influence également la distance en kilomètre entre trajets : même si les individus ont des stratégies de recherche purement stochastiques et aléatoires, les différents trajets ne pourront jamais s'éloigner les uns des autres autant que dans une colonie avec des stratégies identiques mais dans un environnement non contraint à 360°. La mesure d'angle rend simplement cette trivialité plus apparente et explicite dans les analyses comparatives, ce que je trouve plutôt sain.

Enfin le dernier inconvénient à utiliser des mesures de direction et d'angle entre directions depuis la colonie est que l'échelle spatiale de fidélité que l'on mesure ainsi varie avec la distance à la colonie. Cela ne me semble pas un inconvénient majeur, si l'on fait l'hypothèse que les oiseaux marins *utilisent* un processus de recherche directionnel comme on l'a décrit plus haut : mémoriser des directions uniquement et affiner sa recherche à plus fine échelle à partir de d'informations perçues en route. Cette hypothèse a plusieurs avantages, comme on l'a vu. Elle est simple et en accord avec les résultats fondamentaux de la théorie sur les processus de recherche (chapitre 1) et de minimisation de l'utilisation d'information cognitive (Bartumeus et al. 2005, Benhamou & Collet 2015). Elle s'accorde bien avec les résultats empiriques des échelles spatio-temporelles des processus océanographique (Wakefield et al. 2009), et propose un mécanisme proximal simple pour l'observation que la fidélité spatiale à une échelle fixe (10-20km) décroit linéairement avec le rayon de prospection des populations (Weimerskirch 2007). **Je vais donc utiliser cette mesure de direction pour évaluer la fidélité spatiale, et je reviendrai dans la discussion sur les limites de cette approche. Reste à déterminer comment mesurer cette direction.**

IV.2.2. Fidélité angulaire comme mesure de fidélité spatiale

Utiliser la direction au point le plus loin de la colonie plutôt que la direction « de départ » (par exemple le « départ » pourrait être dans les premiers 10km (Patrick & Weimerskirch 2014b), ou dans les 5 premières localisations GPS (Wakefield et al. 2015), ou bien encore après que 20% du rayon de prospection maximal soit atteint) permet de s'affranchir des éventuels biais liés à l'influence du vent à fine échelle (Weimerskirch et al. 2000, Amélineau et al. 2014), ainsi que de **comparer différents individus ou espèces avec des rayons de prospection très variable sur un point qui a la même valeur biologique pour tous** : le résultat de l'ensemble des décisions de mouvement depuis le départ de la colonie jusqu'à ce que l'individu fasse demi-tour et se rapproche de la colonie. **D'autre part cela répond une difficulté technique qui est que les différents trajets ont été enregistrés avec des fréquences d'acquisition de localisation**

variable, et dans certains cas par des balises Argos peu précises spatialement. L'utilisation du point le plus loin de la colonie pour mesurer la distance permet de limiter les effets de ces paramètres techniques pour les analyses comparatives, et donc de garder un maximum de données.

On l'a vu, mesurer la fidélité par la direction est justifié en partie par le fait que la plupart des trajets des oiseaux marins ont un aspect commutif. **Cette hypothèse ne semble pas valide dans le cas des grands albatros et des albatros d'Amsterdam, ils n'ont donc pas été inclus dans l'analyse comparative,** bien qu'ils semblent faire preuve d'une certaine fidélité spatiale, que je n'ai pas réussi à quantifier de façon pleinement satisfaisante. J'ai également écarté des analyses certaines des populations pour lesquelles il y avait trop peu de trajets, et/ou de paires de trajets successifs par individus. Cela m'a amené par exemple à ne pas examiner les fous bruns.

Dans le (Tableau IV-1) je présente différentes mesures pour essayer de quantifier l'aspect commutif des trajets. Dans la grande majorité des cas (avec l'exception de beaucoup de trajets de grands albatros), la direction au point le plus éloigné de la colonie (point de rayon de prospection maximal) est assez représentative de la direction depuis la colonie de n'importe quel point du trajet, du moins à 30° près. On constate également bien que la plupart des populations passent proportionnellement plus de temps dans la partie distale du trajet (ici mesurée par le temps passé dans le quartile supérieur de distance à la colonie).

Tableau IV-1 : Métriques sur la commutativité des trajets, et la représentativité du point de prospection maximal (MR pour MaxRange) comme mesure de la direction générale du trajet. DMR : direction au point de prospection maximal, « last quarter » : ensemble des localisations à une distance de la colonie >75% de la distance entre la colonie et le point de prospection maximal.

Species	Population	Ad	N trips	N indiv.	% locs <10° from DMR	% locs <30° from DMR	% locs in last quarter <30° from DMR	% locs in last quarter	Mean angle between first dir at 20%MR and DMR	Mean angle between in & out at 50%MR
Amsterdam Albatros	Amsterdam Island	Ad	266	48	36.4	58.8	91.7	23.4	44.55	37.83
Black Browed Albatros	Kerguelen	Ad	382	166	49.9	80.3	92.3	50.8	32.29	30.12
Frigatebird	Moz. Channel	Ad	361	17	51.1	80.6	94.5	42	28.41	31.26
Frigatebird	Moz. Channel	Juv	734	10	41.9	70.6	89.6	39.4	49.03	50.18
Masked Booby	West Pacific 1	Ad	33	6	68	89.9	95.5	45.6	17.37	14.59
Northern Gannet	East Scotland	Ad	166	33	77.5	97	99	55.3	13.97	11.24
Red-footed Booby	East Indian Ocean	Ad	90	31	67	91.3	97	60.3	18.78	22.7
Red-footed Booby	Moz. Channel	Ad	341	112	62.2	87.5	96.8	53.5	25.73	27.42
Red-footed Booby	Moz. Channel	Juv	521	68	51.1	81.3	93.3	53.2	35.26	38.24
Red-footed Booby	Galapagos	Ad	72	60	66.4	91.2	98.6	56.9	23.48	21
Red-footed Booby	West Pacific 1	Ad	21	6	68	87.1	98.5	53.9	13.51	18.75
Red-footed Booby	West Pacific 2	Ad	15	7	59.7	89.1	99.1	52.5	20.45	25.36
Wandering Albatros	Crozet 1	Ad	100	40	44.9	71.8	94	42	46.51	35.88
Wandering Albatros	Crozet 2	Ad	547	338	40.5	69.6	89.9	43.8	39.43	39.42

IV.3. Comparaison des stratégies de fidélité des fous à pieds rouges et des frégates sur l'ile d'Europa

IV.3.1. Objectifs

Dans cette partie je décrits les stratégies de choix dans la direction générale du trajet chez deux espèces tropicales en sympatrie et se nourrissant de proies similaires dont la distribution semble stochastique.

Je mesure la probabilité qu'un individu reparte dans une direction proche de son trajet précédent (fidélité d'un trajet à l'autre), et le nombre de trajets successifs moyen attendu pour qu'un individu ait fini par changer de direction d'approvisionnement (persistance de la fidélité).

L'hypothèse est que la fidélité d'un trajet à l'autre et que la persistance de la fidélité devrait être faible (Switzer 1993), et que les individus devraient privilégier des informations plus récentes, non mémorisées pour choisir leurs directions (Buckley 1997). Je compare donc la fidélité dans la direction des trajets successifs d'un même individu à la similarité dans la direction prise par des individus différents (« similarité »), et je prédis que la similarité entre individus partant en même temps sera plus forte que la fidélité individuelle d'un trajet sur l'autre.

Les frégates faisant des trajets plus longs en distance et en durée (Weimerskirch et al. 2004), elles courent *a priori* plus de risque que leurs informations éventuellement mémorisées soient périmées d'un trajet sur l'autre. Je prédis donc que les frégates devraient présenter une fidélité et une persistance de fidélité plus faible que les fous à pieds rouges. Enfin, je teste également si les directions de départ chez ces deux espèces sont déterminées par la direction du vent au moment du départ, car il est connu que le vent peut fortement affecter l'énergétique du vol chez ces deux espèces (Ballance 1995, Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005, Weimerskirch et al. 2016).

Pour tester ces différentes prédictions, je compare les distributions d'angles entre trajets à une distribution uniforme entre 0 et 180°, en testant la proportion d'angles inférieurs à 30° (attendu : 16.7% sous une distribution uniforme). Des modèles linéaires mixtes généralisés à structure binomiale sont utilisés pour évaluer ces biais statistiquement et les comparer entre catégories d'individus (Zuur 2009).

IV.3.2. Résultats

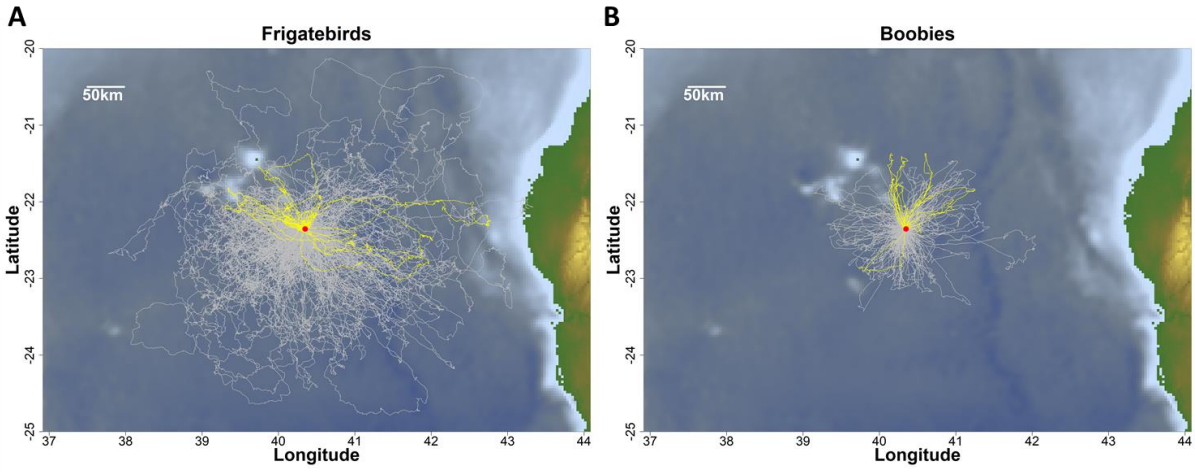


Figure IV-2: Ensemble des trajets de frégates (gauche) et de fous à pieds rouges (droite) analysés, en gris. Pour chaque espèce, les trajets successifs d'un individu en particulier ont été colorés en jaune. Le point rouge marque la colonie sur l'Ile d'Europa dans le canal du Mozambique.

Les trajets des deux espèces exploitent les eaux tout autour de la colonie (Figure IV-2) avec une probabilité uniforme. Lorsque l'on ne tient pas compte de leurs dates de départ, les individus différents n'ont en effet pas plus de chances de partir dans des directions similaires que ce qui est attendu aléatoirement (distribution uniforme, Figure IV-3).

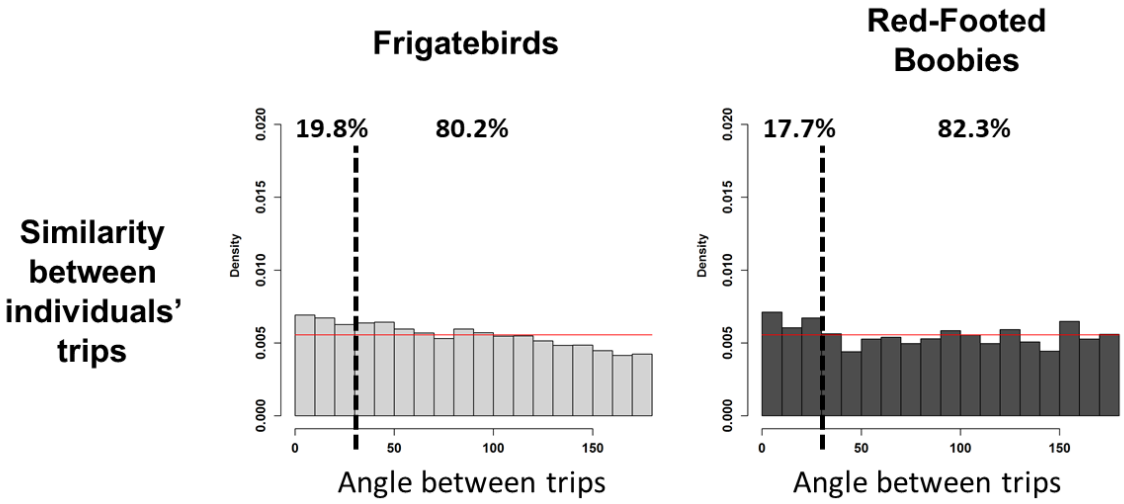


Figure IV-3: Distribution des angles observés entre trajets d'individus différents chez les frégates (gauche) et les fous à pieds rouges (droite), sans tenir compte du délai entre leurs départs respectifs (max: plusieurs mois d'écart). La ligne rouge indique la probabilité absolue attendue sans aucune similarité (30/180), la probabilité d'un angle inférieur à 30° (ligne verticale pointillée) est indiquée.

La probabilité que deux individus différents partent dans des directions similaires dépend néanmoins du temps écoulé entre leurs départs respectifs (Figure IV-4). Elle décroit rapidement pour atteindre un plateau lorsque les individus partent à plus d'un jour d'écart, sans différence entre les deux espèces. Cette valeur d'un jour est plus faible ou similaire à la durée moyenne entre les départs successifs d'un même individu (un jour parfois deux chez les fous à pieds rouges, plusieurs jours chez les frégates).

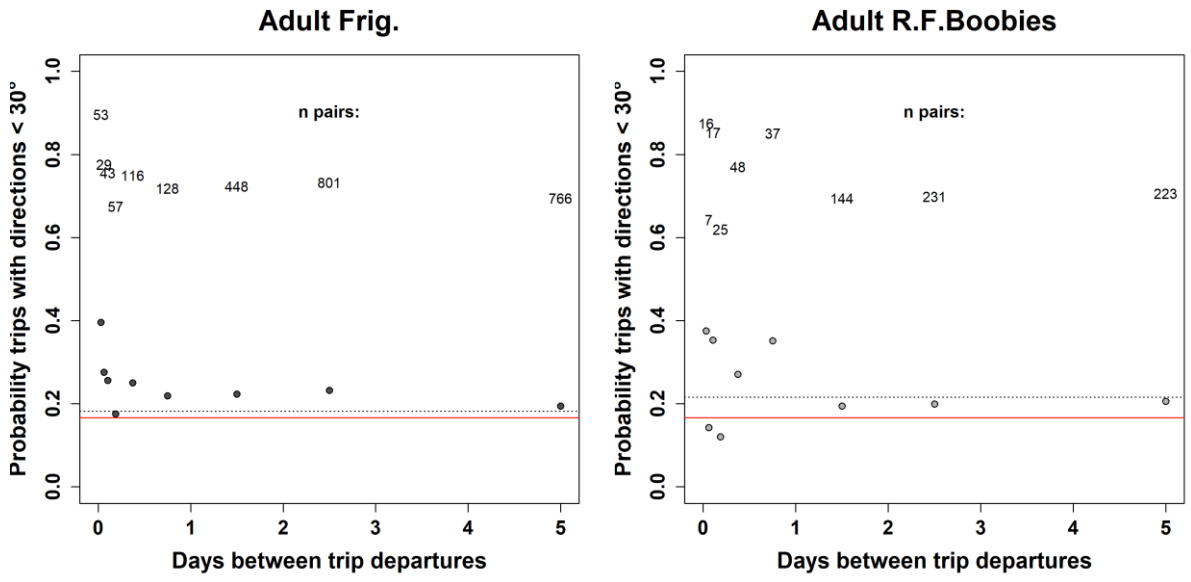


Figure IV-4: Probabilité que l'angle entre trajets d'individus différents soit < 30° selon la durée qui sépare leurs départs respectifs, chez les frégates (gauche) et les fous à pieds rouges (droite). Ces probabilités sont calculées pour des intervalles de durée variables (0-30min, 30min-1h, 1-2h, 2-3h, 3-6h, 6-12h, 12-24h, 1-2j, 2-3j,3-7j ; taille d'échantillon pour chaque classe indiquée au-dessus), les points sont placés en abscisse au centre de cet intervalle. La ligne pointillée indique la probabilité de similarité dans la direction (< 30°) entre individus quelle que soit le temps écoulé entre leurs départs respectifs (jusqu'à plusieurs mois). La ligne rouge indique la probabilité absolue attendue sans aucune similarité (30/180).

La direction des trajets des deux espèces est indépendante de la direction (Figure IV-5) et de la force du vent (non montré) autour de la colonie au moment du départ. On ne note aucune spécialisation individuelle dans l'utilisation du vent.

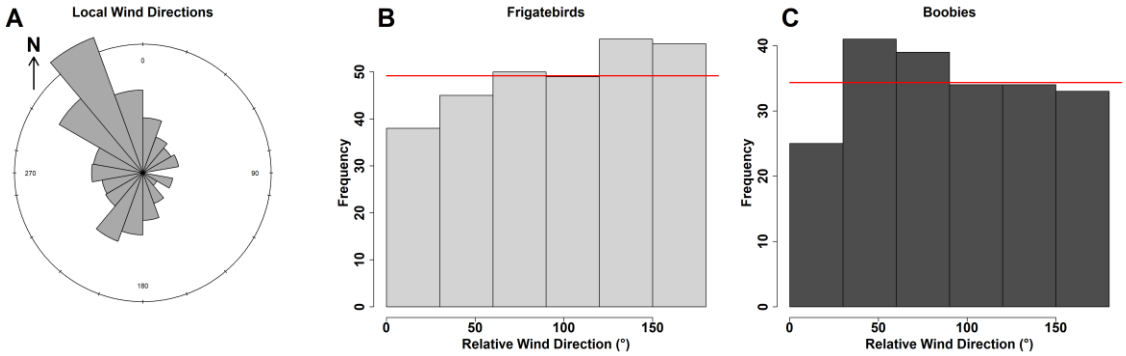


Figure IV-5: Influence du vent sur les directions des trajets chez les deux espèces : A. Histogramme en rose des directions du vent autour de la colonie pendant la période d'étude. B. et C. Distribution de l'angle entre la direction du trajet et la direction du vent moyenne autour de la colonie (180° : vent de face) chez les frégates (B) et les fous à pieds rouges (C), la ligne rouge indiquant les attentes nulles (30/180, déviations non significatives).

L'angle entre trajets successifs d'un même individu est biaisé vers 0° chez les deux espèces, indiquant une tendance pour de la fidélité spatiale d'un trajet à l'autre (Figure IV-6). Cette tendance est plus forte chez les frégates que chez les fous à pieds rouges. Elle ne dépend pas de la durée passée au nid entre trajets successifs, ni de la direction ou de la force du vent. Elle ne dépend pas non plus du statut reproducteur des individus, ou du rayon de prospection maximal de leurs trajets.

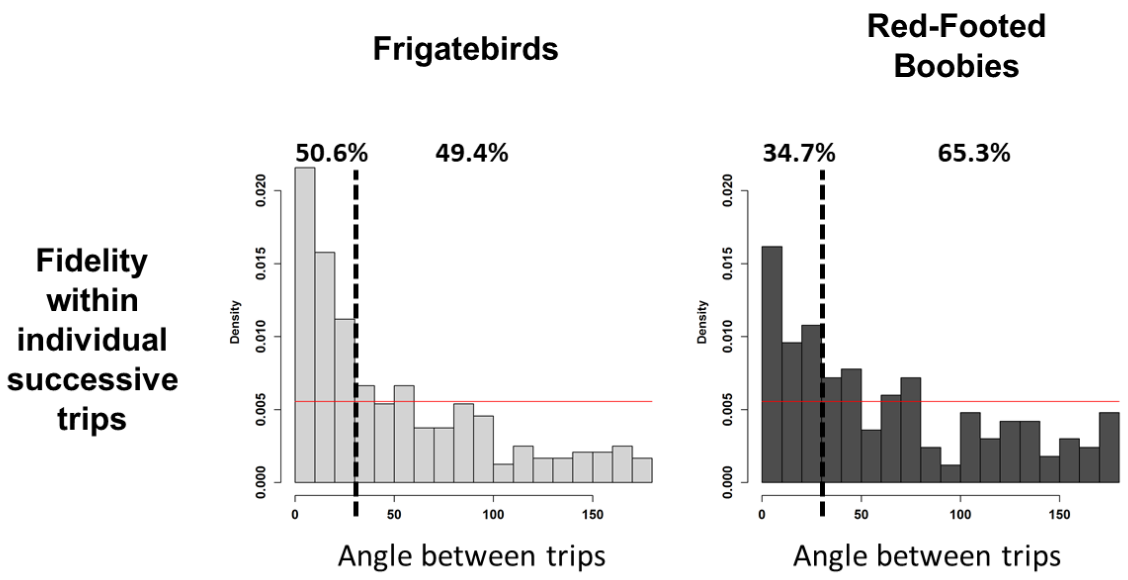


Figure IV-6: Distribution des angles observés entre trajets immédiatement successifs (trajet 1 avec trajet 2, trajet 2 avec trajet 3, etc.) d'un même individu chez les frégates (gauche) et les fous à pieds rouges (droite). La ligne rouge indique la probabilité absolue attendue sans aucune fidélité (30/180), la probabilité d'un angle inférieur à 30° (ligne verticale pointillée) est indiquée.

La fidélité à une direction peut persister (Figure IV-7) chez les frégates pendant une dizaine de trajets successifs au maximum (une quinzaine de jours), contre environ 3 ou 4 trajets successifs chez les fous à pieds rouges (moins de 5j).

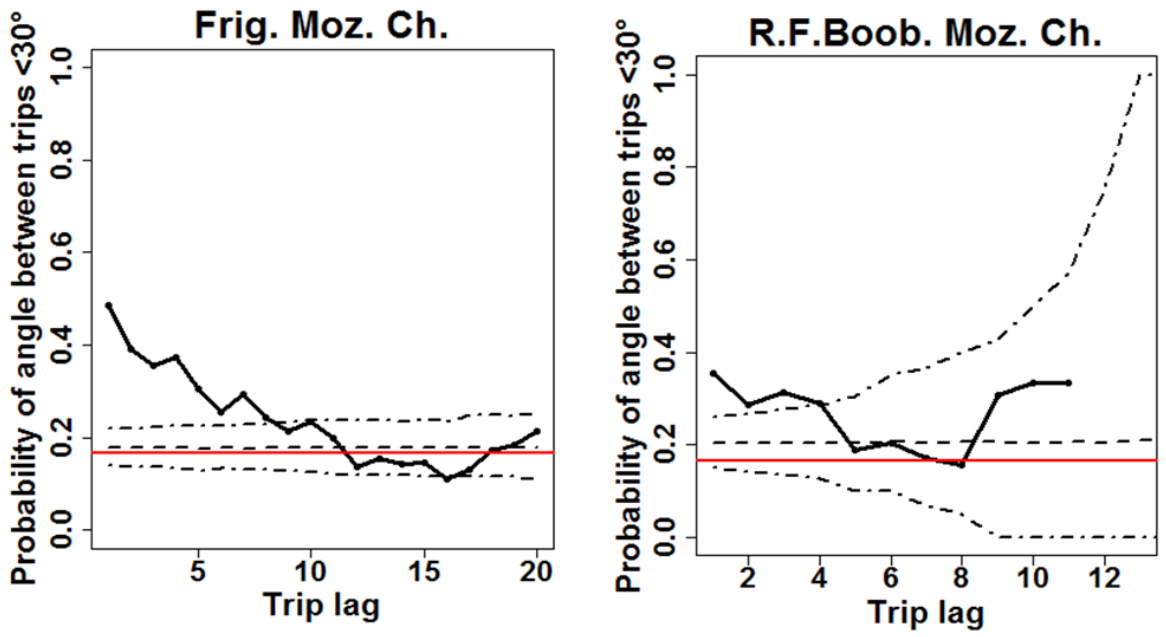


Figure IV-7: Probabilité que l'angle entre trajets d'un même individu soit < 30° en fonction de l'écart (lag) entre ces trajets (ligne noire continue, ex : trajets 2 et 4 d'un individu = lag 2), chez les frégates (gauche) et les fous à pieds rouges (droite). Noter les échelles différentes en abscisse. La ligne rouge indique la probabilité absolue attendue sans aucune fidélité (30/180). Les lignes pointillées indiquent la moyenne et l'intervalle de confiance à 95% (obtenu par échantillonnage aléatoire) que deux individus différents aient un angle < 30° entre leurs trajets respectifs.

IV.3.3. Conclusions

Nos prédictions ne sont pas vérifiées. Les deux espèces font preuve d'une fidélité spatiale d'un trajet à l'autre non négligeable en termes de direction générale du trajet, cette fidélité spatiale individuelle persiste pendant des durées bien supérieures à celles où des individus différents partagent des directions similaires.

La probabilité pour que deux individus quittant la colonie partagent une même direction est néanmoins assez forte lorsqu'ils partent au même moment, alors même qu'un faible pourcentage d'individus de la colonie est suivi par GPS. Cela ne semble pas lié à la direction ou la force du vent. Cela pourrait être lié à l'utilisation d'information publique sur les directions de nourrissage d'autres individus, ou bien à des facteurs purement environnementaux comme la direction du soleil. Les deux espèces partageant les mêmes proies, il pourrait être intéressant de vérifier si les individus d'espèces différentes partant simultanément ont des directions similaires.

D'autre part les frégates aux trajets plus longs en durée et en rayon de prospection maximal ont une fidélité spatiale dans la direction du trajet plus forte et plus persistante à mesure des trajets successifs que les fous à pieds rouges, en sympatrie et alors qu'ils ont des proies similaires. A notre connaissance cela n'a jamais été décrit ou même prédit.

IV.4. Comparaison des stratégies de fidélité adultes et juvéniles chez deux espèces tropicales de l'ile d'Europa

IV.4.1. Objectifs et argumentaire

L'objectif de cette partie est de comparer les stratégies de fidélité spatiale individuelle et de similarité inter-individuelle entre adultes et juvéniles de deux espèces d'oiseaux marins tropicaux nichant en sympatrie sur l'ile d'Europa dans le canal du Mozambique: la frégate superbe et le fou à pieds rouges. Chez ces deux espèces, les jeunes après l'envol continuent à se faire nourrir au nid pendant plusieurs semaines ou mois avant de devenir indépendants des parents, mais font des excursions en mer pendant la journée.

Nous avons vu précédemment que les adultes des deux espèces présentent une « fidélité spatiale temporaire », et finissent relativement rapidement par changer de secteur (environ 15j pour les frégates, environ 5j pour les fous à pieds rouges). Qu'en est-il des juvéniles dans leurs premiers vols ?

Une première hypothèse est que cette stratégie de fidélité temporaire est fixe et déjà présente chez les jeunes. Une autre hypothèse est que c'est une stratégie flexible qui répond aux propriétés expérimentées de l'environnement, et donc que les jeunes à l'envol ne l'exprimerait initialement pas (Votier et al. 2017). On peut également faire l'hypothèse qu'ils l'acquièrent progressivement, plus ou moins rapidement au cours de leurs premiers vols successifs (Yoda et al. 2007, Mendez, Prudor, et al. 2017, Mandal et al. 2018).

Enfin, une hypothèse intuitive est que les jeunes inexpérimentés se basent beaucoup sur des indices environnementaux et/ou sociaux pour choisir leur direction de départ (Kendal et al. 2005, Sherratt & Morand-Ferron 2018), et donc que la similarité de direction entre individus partant en même temps pourrait être plus forte que chez les adultes, et éventuellement décroitre au fil des semaines.

Comme dans la partie précédente, nous utilisons pour tester ces hypothèses des mesures de la direction au point le plus loin de la colonie, et des modèles statistiques évaluant et comparant entre adultes et juvéniles le biais vers 0° des angles entre paires de trajets. Nous évaluons également comment ce biais évolue au fil des premiers jours et premières semaines des juvéniles après leur premier vol.

IV.4.2. Résultats

Chez les deux espèces, la probabilité de fidélité entre deux trajets successifs est plus faible chez les juvéniles que chez les adultes (Figure IV-8). Cette probabilité ne varie pas au fil des premières semaines de vol chez les juvéniles. Cette probabilité de fidélité d'un trajet à l'autre chez les juvéniles est légèrement plus élevée que ce qui est attendu en supposant des directions prises aléatoirement au cours du temps.

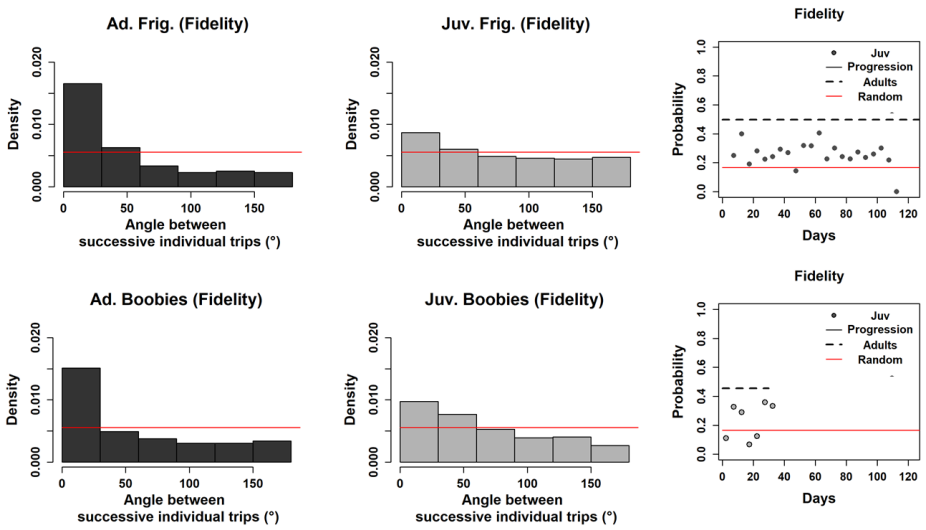


Figure IV-8: Distribution des angles entre direction de trajets successifs d'un même individu chez les adultes (gauche) et les juvéniles (milieu) de frégates (haut) et de fous à pieds rouges (bas). Les panneaux à droite montrent la progression d'avoir un tel angle < 30° chez les juvéniles (points), comparée à la moyenne chez les adultes (ligne pointillée). Dans tous les panneaux, la ligne rouge est la probabilité « absolue » (30/180) attendue en cas d'absence de fidélité spatiale.

La persistance de la fidélité au fur et à mesure des trajets successifs chez les juvéniles de fous à pieds rouges est très difficile à estimer mais ne dure pas plus de 2 ou 3 trajets successifs (Figure IV-9). Chez les frégates, la courbe de décroissance de la fidélité semble suivre un chemin parallèle mais globalement plus faible que ce qui est observé chez les adultes : techniquement, la probabilité de fidélité reste plus forte que la probabilité de similarité entre individus différents, jusqu'à environ une dizaine de trajets successifs (Figure IV-10). Néanmoins ces valeurs sont à peine plus élevées que ce qui est attendu par chance et doivent donc être vues comme des résultats préliminaires plutôt que comme des faits établis. Au vu des faibles probabilités observées, je n'ai pas quantifié si la valeur de persistance de la fidélité dans la direction varie avec l'âge des juvéniles.

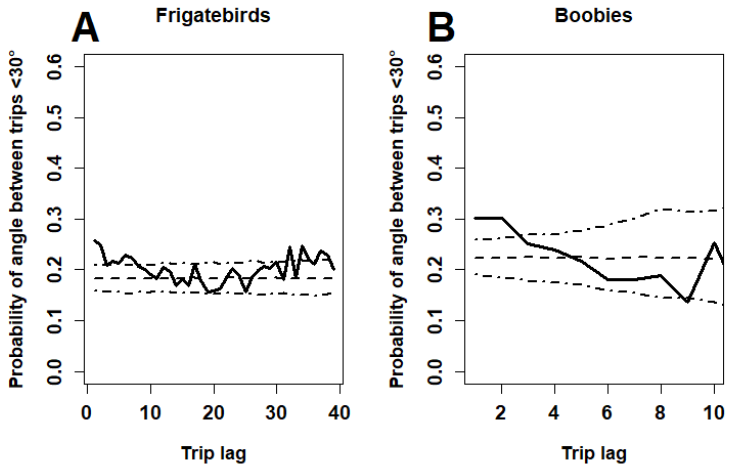


Figure IV-9: Persistance de la fidélité chez les juvéniles de frégates du Pacifique (gauche) et les juvéniles de fous à pieds rouges (droite) à mesure des trajets successifs. Les lignes pointillées indiquent la similarité attendue entre individus différents de la même colonie (moyenne et 95% CI). Noter les échelles variables en abscisse.

On peut regarder comment la probabilité que deux individus partent dans des directions similaires (<30°) varie selon le temps écoulés entre leurs départs respectifs (Figure IV-10). Chez les adultes comme chez les juvéniles de ces deux espèces, cette probabilité décroit rapidement pour atteindre un plateau au bout de 12 ou 24h d'écart (le faible nombre de données ne permet pas d'être très précis, en particulier chez les adultes). Cette analyse ne tient pas compte de la progression de cette probabilité chez les jeunes, et fait une moyenne sur leur comportement quel que soit leur âge.

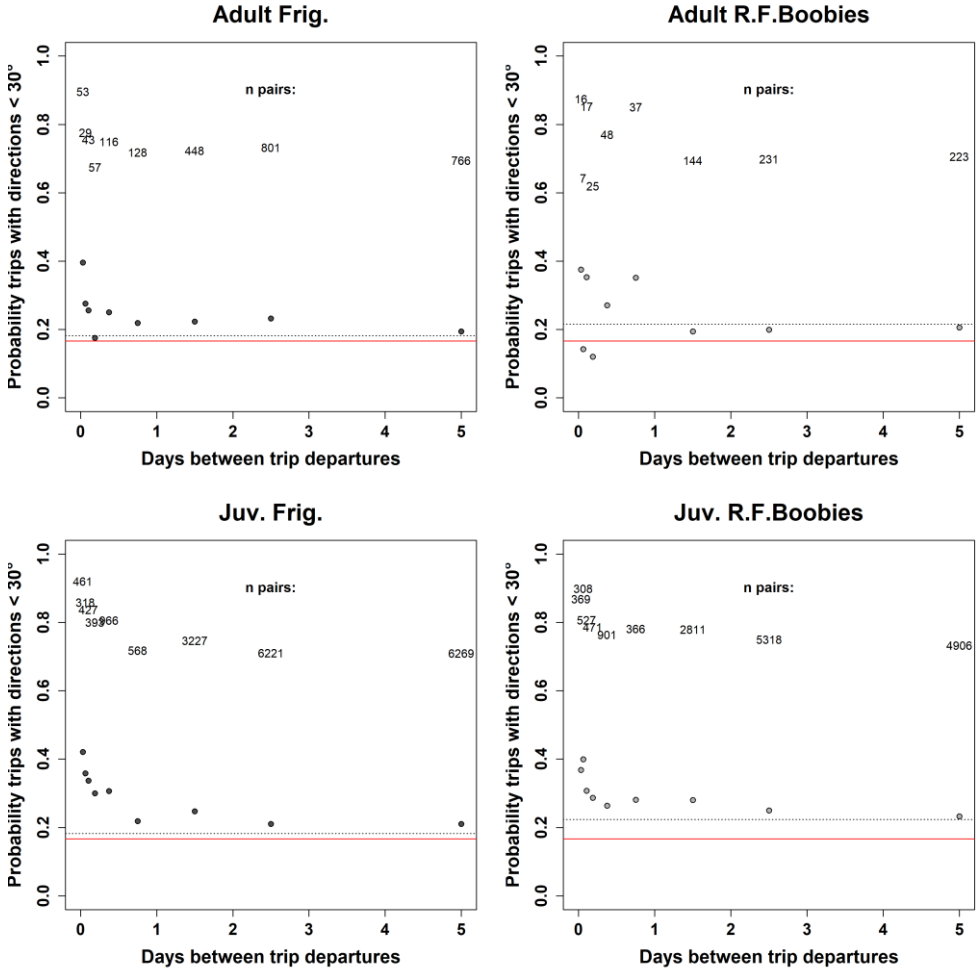


Figure IV-10: Probabilité de similarité de la direction entre trajets d'individus différents (< 30°) en fonction du temps écoulé entre leurs départs respectifs, chez les adultes (haut) et les juvéniles (bas) de frégates (gauche) et de fous à pieds rouges (droite). Ces probabilités sont calculées pour des intervalles de durée variables (0-30min, 30min-1h, 1-2h, 2-3h, 3-6h, 6-12h, 12-24h, 1-2j, 2-3j,3-7j), les points sont placés en abscisse au centre de cet intervalle. La ligne pointillée indique la probabilité de similarité dans la direction (< 30°) entre individus quelle que soit le temps écoulé entre leurs départs respectifs (jusqu'à plusieurs mois). La ligne rouge indique la probabilité absolue attendue sans aucune similarité (30/180).

La probabilité que deux individus partant simultanément partagent des directions similaires est la même chez les juvéniles que chez les adultes pour les deux espèces (en considérant comme simultanés les départs à plus ou moins trois heures l'un de l'autre, la plus faible valeur pour laquelle on a > 100 trajets chez les adultes des deux espèces). Cette probabilité décroit néanmoins au fil des premières semaines de vol chez les jeunes frégates mais pas chez les jeunes fous (Figure IV-11).

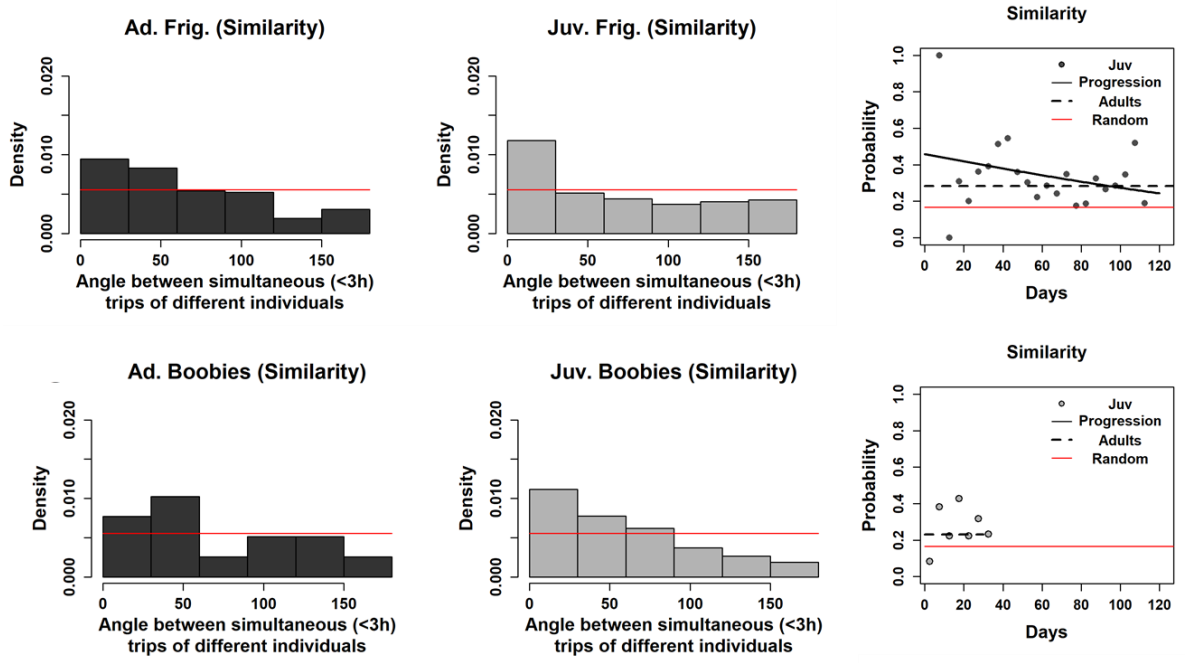


Figure IV-11: Distribution des angles entre direction de trajets d'individus différents partant en même temps à 3h près, chez les adultes (gauche) et les juvéniles (milieu) de frégates (haut) et de fous à pieds rouges (bas). Les panneaux à droite montrent la progression de la probabilité d'avoir un tel angle < 30° chez des juvéniles partant en même temps à 3h près (points gris, relation significative indiquée par une ligne noire continue), et comparée à la moyenne chez les adultes (ligne pointillée). Dans tous les panneaux, la ligne rouge est la probabilité « absolue » (30/180) attendue en cas d'absence de similarité entre individus.

La direction des vols des juvéniles des deux espèces, mais pas des adultes, est fortement influencée par la direction du vent, de manière opposée (Figure IV-12). Chez les jeunes frégates, les premiers vols ont une forte probabilité de partir dans le sens du vent, cette probabilité décroit avec le temps pour rejoindre les valeurs adultes au bout de 3 mois. Chez les jeunes fous à pieds rouges, les premiers vols ont tendance à éviter de partir avec le vent, mais les probabilités augmentent vite vers les taux adultes, et ont des valeurs faibles et donc la comparaison sujette à incertitude. Chez les adultes, la direction suivie semble indépendante de la direction générale du vent dans le secteur.

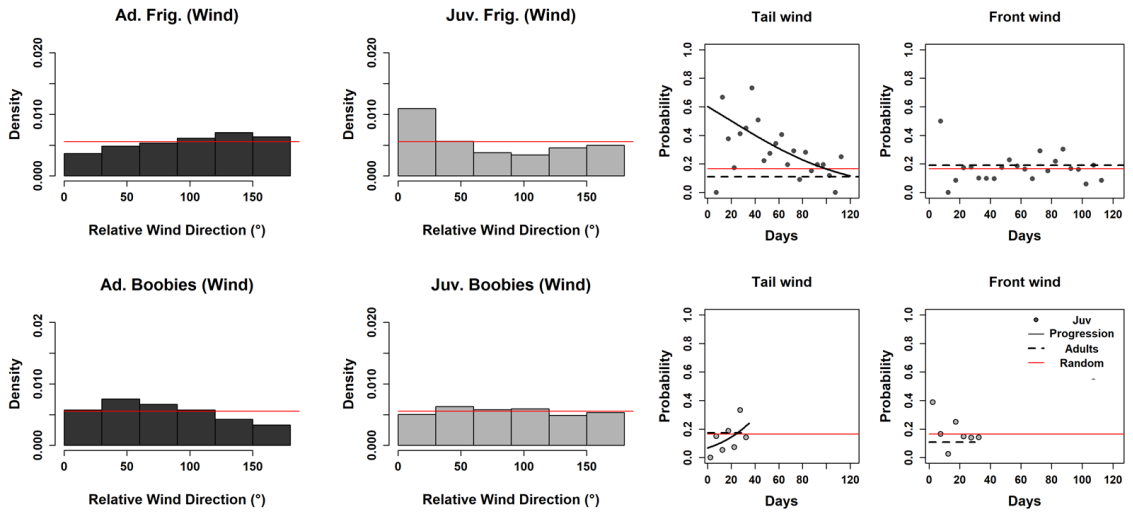


Figure IV-12: Distribution des angles entre la direction moyenne du vent autour de la colonie et la direction des trajets des adultes (gauche) et des juvéniles (milieu gauche) des frégates du Pacifique (haut) et des fous à pieds rouges (bas). Les panneaux à droite montre la progression de la probabilité pour les juvéniles (points gris, relation significative indiquée par une ligne noire continue) de partir dans une direction similaire au vent (< 30°, « tail wind », milieu droit) ou opposée au vent (> 150°, « front wind », droite), comparée à la moyenne chez les adultes (pointillés). Dans tous les panneaux, la ligne rouge est la probabilité « absolue » (30/180) attendue en cas d'absence d'influence du vent.

IV.4.3. Conclusions

Adultes et juvéniles n'ont pas les mêmes stratégies pour décider de leur direction de trajet. La fidélité d'un trajet à l'autre est plus faible chez les juvéniles que chez les adultes des deux espèces, sans progression notable au cours de leurs premières semaines. Cette fidélité individuelle juvénile bien que faible est toutefois significative, mais semble ne pas persister à mesure des trajets successifs.

Contrairement à nos attentes, la probabilité que deux juvéniles partants en même temps partagent une direction similaire n'est pas plus grande que celle des adultes, quelle que soit la définition utilisée pour la « simultanéité » des départs. Chez les frégates, cela semble décroitre avec l'âge des juvéniles, mais cela peut sans doute s'expliquer par leur forte sensibilité au vent dans leurs premières semaines. L'apparent apprentissage nécessaire aux jeunes frégates pour maitriser l'influence du vent sur leur vol de façon comparable aux adultes était connu chez d'autres espèces d'oiseaux marins (Riotte-Lambert & Weimerskirch 2013, Jeudi de Grissac 2016) pour des jeunes indépendants dès leur premier vol (sans phase de soins parentaux post-envol). C'est la première fois que c'est décrit chez les frégates, et probablement la première fois chez des oiseaux à soins parentaux post-envol (Cox et al. 2014).

En conclusion, ces résultats suggèrent que la stratégie de fidélité est flexible chez ces deux espèces, et est moins exprimée par les juvéniles. La stratégie de l'utilisation d'indices en temps réel pour décider de sa direction est aussi importante chez les adultes que chez les juvéniles des deux espèces, mais ne permet pas d'expliquer le fort taux de fidélité individuelle observé d'un trajet sur l'autre.

IV.5. Comparaison des stratégies de fidélité adultes entre populations

IV.5.1. Objectifs et méthodes

Nous avons vu que les adultes de fous à pieds rouges et de frégates du Pacifique à Europa ont des stratégies de fidélité spatiale individuelle plus importante que ce que l'on prédisait. Ces stratégies ne semblent pas innées (en tout cas ne sont pas exprimées par les jeunes), ce qui suggère qu'elles pourraient varier selon les environnements (Oppel et al. 2015). D'autre part, pour faciliter la comparaison de ces stratégies de fidélité en milieu tropical avec ce qui est connu chez des espèces de plus haute latitude, des comparaisons directes avec les mêmes métriques sont nécessaires.

Dans cette partie nous allons examiner comment varie la stratégie de fidélité spatiale individuelle (mesurée par la direction au point le plus éloigné de la colonie), entre différentes populations de 5 espèces différentes. Nous étudions ainsi 3 espèces tropicales (la frégate du Pacifique, le fou à pieds rouges et le fou masqué) qui ciblent le même type de proies (Nelson 2005) et se reproduisent souvent en sympatrie, et à titre de comparaison deux espèces de plus haute latitude chez qui la fidélité spatiale est connue pour être importante et persistante d'une année à l'autre: le fou de Bassan et l'albatros à sourcils noirs.

Cinq populations différentes de fous à pieds rouges sont examinées, deux populations de frégates, et une population de chacune des autres espèces. Les suivis sur ces populations ne se font pas forcément au même stade reproducteur, mais nous avons montré précédemment sur l'ile d'Europa que cela n'influençait pas les stratégies de fidélité dans la direction chez les frégates et les fous à pieds rouges.

Comme précédemment nous évaluons les stratégies sur la base du biais directionnel observé dans les angles entre trajets d'un même individu ou entre trajets d'individus différents. Par souci de place, nous ne montrons pas les différents histogrammes de distribution pour chacune des populations, mais directement les probabilités d'avoir un angle < 30°. D'autre part le plus faible nombre de données dans la plupart des colonies autres qu'à Europa ne nous permet pas d'évaluer comment varie la similarité dans les directions d'individus différents selon le temps écoulé entre leurs départs respectifs. Nous montrons donc des résultats sur la similarité entre individus quel que soit le temps écoulé entre leurs départs respectifs (maximum variable selon les populations, toujours < quelques mois).

Ces différentes populations ont des rayons de prospection extrêmement différents variant de plusieurs ordres de grandeur (environ 700km en moyenne chez les frégates aux Galápagos contre environ 40km en moyenne chez les fous masqués en Nouvelle-Calédonie, pour les extrêmes, voir section espèces et données), et donc la fidélité spatiale ainsi mesurée par la fidélité dans la direction implique des échelles spatiales très différentes. Pour évaluer plus explicitement l'échelle spatiale de fidélité, je propose ici d'observer la différence en km dans le rayon de prospection de trajets successifs d'un même individu. Cette mesure est *a priori* indépendante de l'angle entre les trajets. Elle mesure l'échelle de la fidélité spatiale individuelle dans le point de

prospection maximal. Pour n'évaluer cette fidélité que lorsque les individus semblent faire preuve de fidélité individuelle au moins dans la direction, je n'utilise que les paires de trajets successifs qui ont des directions < 30° l'une de l'autre. Cela permet de s'affranchir d'éventuelles variations de rayon de prospection non liées à la fidélité spatiale.

IV.5.2. Résultats

La probabilité que des individus partent dans des directions < 30° à celle de leur trajet précédent (Figure IV-13) est très variable selon les populations de fous à pieds rouges (de 25% à 66.7%). Chez les frégates, cette proportion est de 48.7% à Europa dans le canal du Mozambique et de 58.4% aux Galápagos. A titre de comparaison, cette proportion est de 85.7% dans le cas des fous de Bassan de Bass Rock (dont la direction toutefois est fortement contrainte par des masses terrestres), mais seulement de 51.2% chez les albatros à sourcils noirs de Kerguelen.

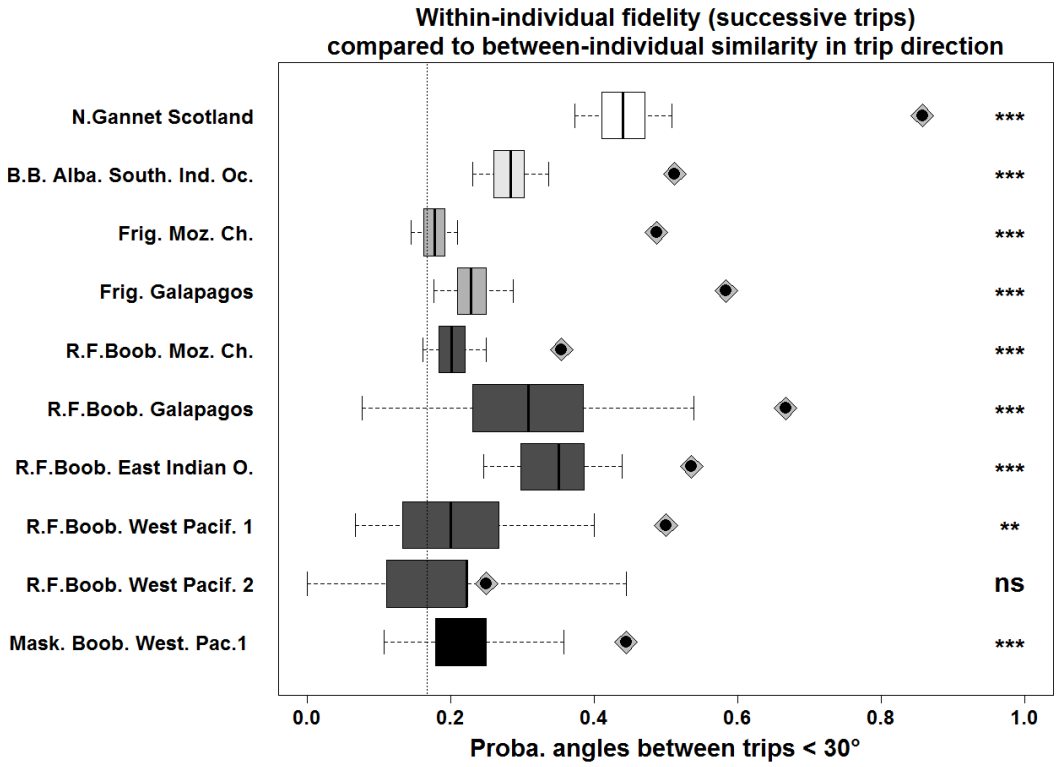


Figure IV-13: Fidélité et similarité pour différentes populations. Boites : probabilité par population que deux trajets d'individus différents aient des directions < 30° (médiane, interquartiles et 95% CI établis par des méthodes de ré-échantillonnage aléatoire tenant compte du nombre de paires de trajets successifs par individus dans la population). Carrés pointés : Probabilité que deux trajets successifs d'un même individu aient des directions < 30°. La ligne verticale pointillée signale l'attendu nul absolu (30/180), la significativité de la fidélité individuelle par rapport à cette valeur nulle absolue est indiquée à droite (n.s. >5%, ** < 1%, * < 0.1%). Les carrés pointés au-delà des lignes extrêmes des boites indiquent une « répétabilité individuelle » significative à 5%.**

Ces variations dans la probabilité de fidélité individuelle d'un trajet à l'autre reflètent en partie les variations de la probabilité que deux individus différents de la population partagent des directions similaires (Figure IV-14, R^2 = 0.62). Chez beaucoup de populations tropicales, en particulier chez les frégates, la probabilité qu'une paire de trajets effectués par des individus différents partent dans des directions similaires (<30°) est généralement proche de ce qui est attendu pour des directions prises aléatoirement entre 0 et 360° autour de la colonie. En revanche chez certaines populations comme les fous à pied rouges aux Galápagos, cette probabilité semble se situer aux alentours de 35% : la population dans son ensemble présente une ou des directions privilégiées. Chez les fous de Bassan, cette similarité de direction entre trajets d'individus différents atteint même 45%, ce qui est fortement influencé par le fait qu'il s'agit d'une colonie restreinte dans son accès à la mer à un arc de directions d'environ 120° et non 360°. Dans ces populations qui montrent des préférences populationnelles pour certaines directions, la fidélité à l'échelle individuelle est donc logiquement plus forte.

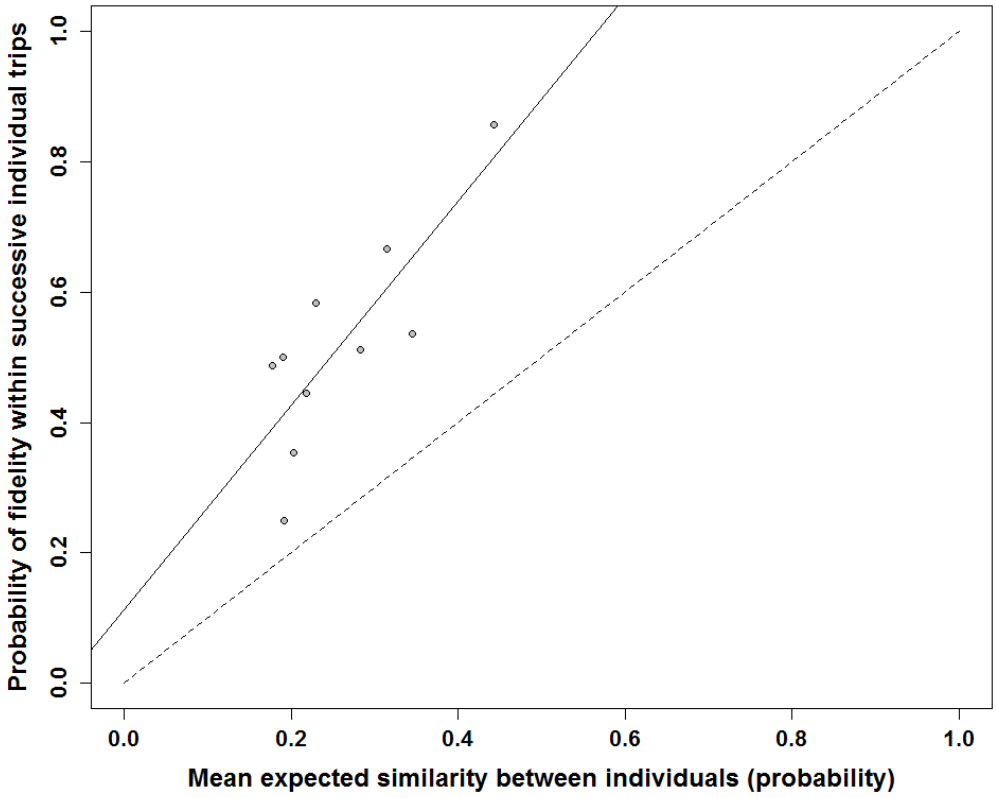


Figure IV-14: Relation (ligne noire continue, R^2 = 0.62) entre la probabilité qu'un individu reparte dans une direction <30° à celle de son trajet précédent (en y) et la probabilité que deux individus différents de la colonie partent dans des directions similaires (< 30°, moyenne des boites de la Figure IV-14, en x). La ligne continue matérialise la relation linéaire entre les deux (p < 0.01) et la ligne en pointillé la relation attendue si la fidélité était égale à la similarité entre individus.

Si l'on observe cette fois-ci la fidélité spatiale individuelle à mesure des trajets successifs, on observe de forts contrastes entre espèces (Figure IV-15). La persistance moyenne de la fidélité (nombre de trajets moyen au bout duquel on n'observe plus de fidélité à la direction initiale) n'a pas pu être établie avec certitude pour toutes les populations, car le nombre de trajets successifs par individus n'était pas toujours suffisant. Néanmoins en extrapolant grossièrement les tendances observées, il semble que la persistance soit rarement de plus de 3 ou 4 trajets successifs chez les fous à pieds rouges, et que la probabilité de revenir à une direction similaire à la direction initiale soit relativement invariante à mesure des trajets successifs chez les fous de Bassan et les albatros à sourcils noir. Chez les deux populations de frégates pour lesquelles davantage de trajets successifs par individus étaient disponibles, la courbe de persistance est remarquablement similaire entre les deux populations et suggère une persistance maximale d'environ une dizaine de trajets.

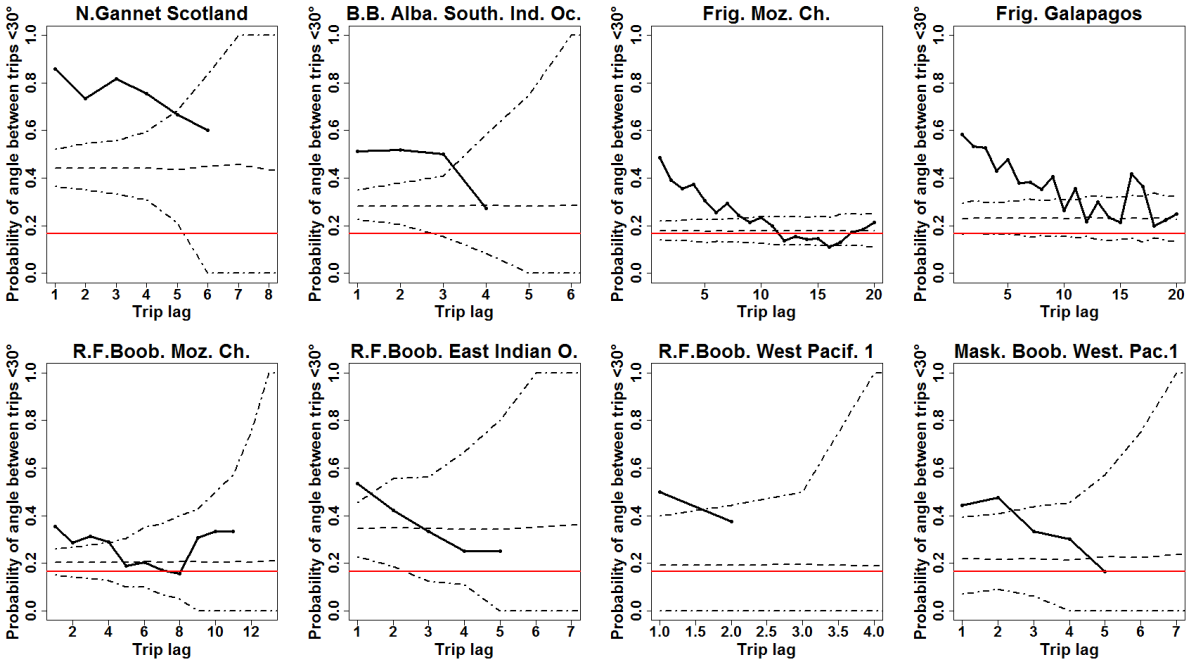


Figure IV-15: Persistance de la fidélité individuelle à mesure des trajets successifs des individus (lignes noires continues), comparée à la probabilité « absolue » (30/180, ligne rouge) et à la similarité attendue entre individus différents de la même colonie (lignes pointillées : moyenne et 95% CI). Noter les échelles variables en abscisse.

Lorsque deux trajets successifs d'un même individu ont des directions < 30° l'un de l'autre (indiquant une certaine fidélité dans la direction), on peut observer la différence en km entre leur rayons de prospection maximaux respectifs (comme mesure de l'échelle spatiale de la fidélité au point de prospection maximal). Cette différence indépendante de l'angle est très variable selon les populations, et est observée proportionnelle au rayon de prospection maximal moyen observé dans la population (Figure IV-16). En contraste, la probabilité qu'un individu reparte dans une direction < 30° à celle de son trajet précédent ne dépend pas du rayon de prospection moyen de la population (Figure IV-16).

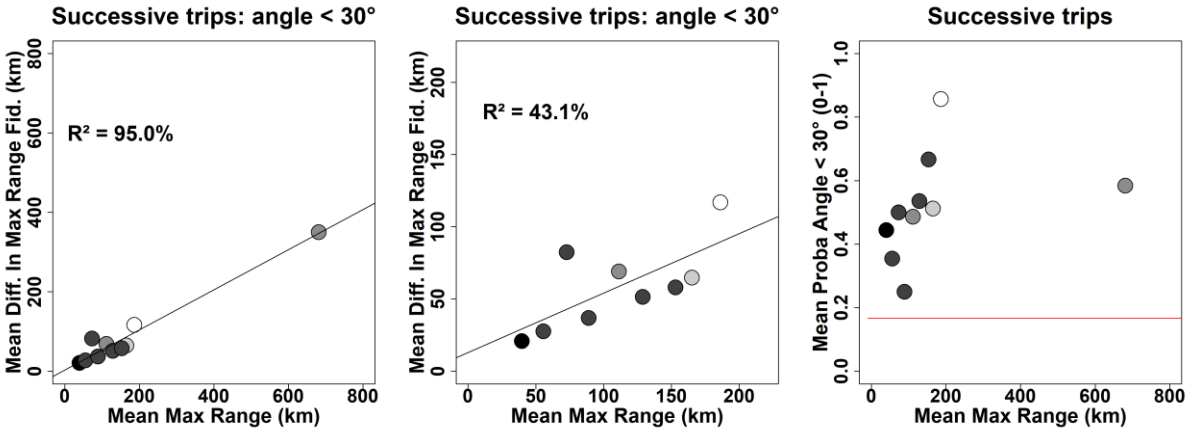


Figure IV-16: Gauche et milieu : Relation (ligne noire continue, corrélation linéaire significative à 5%, R^2 indiqué) entre la différence de rayon de prospection entre trajets successifs d'un même individu (km) en fonction du rayon de prospection moyen dans la population (km), en tenant compte de la population de frégates aux Galápagos (gauche) ou non (milieu). Droite : Relation entre la probabilité que les directions de trajets successifs d'un même individu soit < 30° en fonction du rayon de prospection moyen de la population. La ligne rouge matérialise l'absence de fidélité (30/180). La couleur des points indique l'espèce (blanc : fou de Bassan, gris clair : albatros à sourcils noirs, gris intermédiaire : frégates, gris foncé : fous à pieds rouges, noir : fou masqué).

IV.6. Discussion des résultats du chapitre

IV.6.1. Echelles spatiales de fidélité en milieu tropical

Nous avons mis en évidence que la fidélité dans la direction d'un trajet sur l'autre semble être une stratégie commune en milieu tropical. Cela avait déjà été remarqué chez diverses populations et espèces de fous tropicaux (Oppel et al. 2015, e.g. Gilmour et al. 2018), et suggéré très récemment chez les frégates (Oppel et al. 2017). Nous montrons pour la première fois que leur probabilité de repartir dans la même direction que leur trajet précédent est comparable quantitativement à celle observée certaines espèces de régions de plus haute latitude, comme les albatros à sourcils noirs.

IV.6.1.a. Fidélité à plus fine échelle spatiale

A fine échelle spatiale, les connaissances océanographiques, les résultats de la méta-analyse de (Weimerskirch 2007) et des analyses préliminaires que j'ai menées sur la fidélité à des zones de recherche en zone restreinte à fine échelle spatiale chez les fous à pieds rouges et les frégates d'Europa (Figure IV-17) suggèrent que les zones de rencontres de proies sont très stochastiques et réparties de façon homogène autour de la colonie, même à l'échelle des jours successifs, ou quand on observe les trajets successifs des individus avec des directions similaires. Cela semble cohérent avec nos résultats qui montrent que le rayon de prospection entre trajets successifs est très variable même lorsque la direction entre trajets successifs est similaire (moyenne minimale de ~25km de différences entre trajets chez les fous masqués) : *a priori* les proies sont rarement rencontrées dans des zones identiques à fine échelle spatiale d'un trajet à l'autre (Weimerskirch 2007).

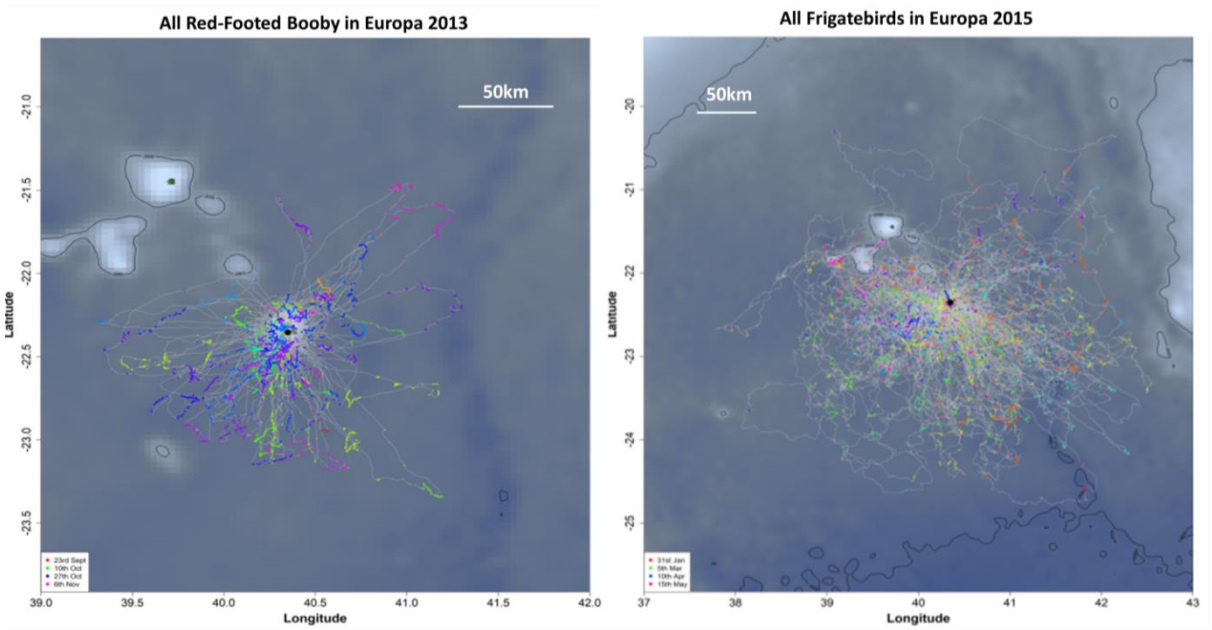


Figure IV-17: Bas : Ensemble de toutes les zones putatives de nourrissage (points colorés) identifiées chez les fous à pieds rouges d'Europa en sept-nov. 2013 (gauche) et les frégates du Pacifique d'Europa en jan-mai 2015 (droite). La couleur indique la date. Les zones putatives de nourrissage chez les fous ont été inférées par méthode EmBC (Garriga et al. 2016), celles chez les frégates par faible altitude de vol.

Les proies de ces oiseaux marins tropicaux ne sont disponibles aux oiseaux que lorsque des prédateurs sous-marins les ramènent à la surface, où de nombreux oiseaux marins de différentes espèces convergent alors pour se nourrir (Ballance & Pitman 1999). Il est très probable que ces zones de proies accessibles et concentrées soient effectivement très éphémères relativement à la durée entre trajets successifs d'individus, et qu'il soit inefficace pour les oiseaux de mémoriser leur emplacement à fine échelle spatiale.

Les observations de fidélité à large mais pas à fine échelle spatiale ne sont pas nécessairement spécifiques aux oiseaux marins tropicaux. Chez le fou de Bassan à Bass Rock par exemple la fidélité pour des sites de recherche en zone restreinte à fine échelle spatiale (1-10km) est d'environ 7% d'un trajet à l'autre, même si les individus font montre d'une très forte fidélité dans la direction entre trajets à diverses échelles de temps (résultats de mon M2). Chez d'autres populations, il semble que la fidélité à fine échelle spatiale puisse être plus importante, en particulier lorsque des processus océanographiques très localisés concentrent de façon prévisibles les proies dans des zones répétables (Hunt 1999, Weimerskirch 2007). Ces phénomènes pourraient être plus fréquents dans les zones à plus haute latitude, mais peuvent également être liés à la topographie des fonds marins, et ainsi transcender les latitudes (Weimerskirch 2007, Cox et al. 2018). Par exemple une étude sur des puffins fouquets (Puffinus pacificus) nichant aux Seychelles suggère en effet chez cette espèce tropicale que les individus retournent sur des sites précis (10-20km) au niveau de la pente d'un plateau océanique situé à environ 100km de la colonie (Cecere et al. 2013).

IV.6.1.b. L'hypothèse de la recherche hiérarchique chez les oiseaux marins

Nous avons observé que les différences de rayon de prospection entre trajets successifs sont proportionnelles au rayon de prospection des populations. Ce résultat rappelle celui présenté dans (Weimerskirch 2007), qui montrait une probabilité de revenir sur un site de 10-20km décroissante linéairement avec le rayon de prospection des populations. Ce résultat n'était obtenu que sur les populations non tropicales. Les échelles spatiales et temporelles de prévisibilité des processus océanographiques, et écologiques en général sont souvent covariantes : prédire des zones de proies à long terme est plus fiable à large qu'à fine échelle spatiale (Wiens 1989, Wakefield et al. 2009). Or les trajets à plus grands rayon de prospection sont également plus longs en durée (Weimerskirch 2007). Ainsi un individu prospectant plus loin aurait de plus grandes chances que ses proies se soient déplacées ou aient disparu, et donc moins de chance de revenir sur un même site précis.

Si les individus mémorisent des conditions sur des sites précis à fine échelle spatiale, les individus prospectant plus loin feraient donc preuve de moins de fidélité spatiale même à large échelle, puisqu'ils auraient moins de chance que les seuls sites précis avec lesquels ils sont familiers soient profitables. En revanche, si les individus mémorisent des directions, ou des propriétés à plus larges échelles spatiales, ceux prospectant plus loin pourraient toujours faire preuve de fidélité spatiale à plus large échelle spatiale, en tirant profit de cette covariance entre échelles de prévisibilité spatiales et temporelles : ne pas pouvoir retrouver des proies sur un site

précis n'empêche pas de se rendre familier avec un secteur plus large, et d'anticiper la présence de proies sur des sites voisins. Nos résultats sur l'invariance de la fidélité angulaire avec le rayon de prospection suggèrent que cette deuxième hypothèse est la bonne. Nous observons de plus que même lorsqu'un individu fait preuve de fidélité dans la direction, ses rayons de prospection successifs varient de manière proportionnelle au rayon de prospection moyen, ce qui corrobore effectivement l'hypothèse de la covariance des échelles spatiales et temporelles de prévisibilité. D'autre part, nous étendons ce résultat aux oiseaux marins tropicaux. Ils sont également valides chez les grands albatros et les albatros d'Amsterdam (non montré).

Ces résultats suggèrent que la fidélité spatiale chez les oiseaux marins, tropicaux ou non, pourrait s'expliquer par un même processus simple de fidélité dans la direction, qui implique une échelle spatiale de fidélité proportionnelle au rayon de prospection de la population. Ce rayon de prospection moyen est par ailleurs bien connu pour être variable selon les capacités de locomotion des espèces (Weimerskirch et al. 2000, 2016), l'abondance des ressources locales (Bertrand et al. 2012) et le nombre d'individus en compétition autour de la colonie (Lewis et al. 2001, Jovani et al. 2016), ainsi que par les contraintes liées aux efforts de reproduction des individus (Weimerskirch & Lys 2000, Mendez et al. 2016).

Les études de fidélité spatiale plus récentes chez d'autres espèces d'oiseaux marins ne permettent pas de corroborer davantage ni de rejeter cette hypothèse. Dans ces études, les mesures et analyses de distance entre trajets contrôlent rarement par l'éloignement à la colonie (Graham 2003, même Sztukowski et al. 2018 qui ne contrôle pas pour la multi-colinéarité), et les auteurs parlent généralement de fidélité spatiale à échelle intermédiaire (10-100km), qui correspond souvent à l'ordre de grandeur des rayons de prospection des espèces étudiées (e.g. Wakefield et al. 2015). Le mécanisme de recherche simple que je propose pourrait donc potentiellement expliquer de nombreux cas de fidélité spatiale chez les oiseaux marins. Nos résultats suggèrent toutefois que les oiseaux marins pourraient différer sur les informations qu'ils utilisent pour choisir ces directions générales de trajet.

IV.6.2. Fidélité individuelle et similarité de direction entre départs simultanés

Nos résultats suggèrent chez de nombreuses populations tropicales et en particulier chez deux espèces à Europa, la fidélité spatiale individuelle dans la direction générale des trajets persiste sur des échelles temporelles qui sont largement supérieures à celles impliquées dans la similarité de directions d'individus différents. Ces résultats vont à l'encontre de nos prédictions qui supposaient que les oiseaux marins tropicaux privilégieraient des stratégies d'utilisation d'information publique (Buckley 1997) et/ou d'informations environnementales directes comme la minimisation des coûts liés au vent (Ballance 1995, Weimerskirch et al. 2016), par rapport à des stratégies de fidélité.

Nos résultats d'autre part suggèrent fortement que de tels mécanismes sont pourtant possibles et utilisés, puisque les individus partant simultanément à Europa ont de grandes chances de partager des directions similaires, au contraire d'individus partant à plus d'une

journée d'écart l'un de l'autre. Le résultat est d'autant plus remarquable que le nombre d'individus suivis par GPS est faible en regard de la taille des populations. Cela suggère que les coûts à la compétition entre individus ne sont pas (ou en tout cas pas toujours) une contrainte majeure sur leurs décisions de direction. De fait, les oiseaux marins tropicaux sont souvent en groupes multi-spécifiques lorsqu'ils se nourrissent, ce qui a priori facilite la détection des proies (Ballance & Pitman 1999, Grünbaum & Veit 2003, Thiebault, Mullers, Pistorius, & Tremblay 2014), et pourrait peut-être dans certains cas également faciliter leur capture (Thiebault et al. 2016). Nos résultats obtenus sur Europa où davantage de données étaient disponibles ne permettent pas de généraliser ces observations à d'autres populations. Néanmoins l'utilisation d'information publique comme l'attraction locale à des agrégations est connue chez beaucoup d'espèces d'oiseaux marins (Evans et al. 2016), et n'est pas restreinte aux latitudes tropicales (Irons 1998, Grünbaum & Veit 2003, Silverman et al. 2004, Thiebault, Mullers, Pistorius, & Tremblay 2014). Cela suggère fortement que la plupart des oiseaux marins, font effectivement face à un compromis entre utilisation d'information privée ou publique dans leurs zones d'approvisionnement à large échelle spatiale.

Il est assez surprenant d'observer que les juvéniles sur Europa ne semblent que peu se baser sur de telles stratégies de similarité entre individus, qui pourraient leur permettre de diminuer les coûts de l'apprentissage individuel en tirant profit d'apprentissage social (Kendal et al. 2005). Le faible nombre d'individus suivis par GPS ne permet toutefois pas de conclure qu'ils partent seuls, et leur faible rayon de prospection implique que même en partant dans des directions différentes ils restent relativement proches les uns des autres. Il a été montré qu'à très fine échelle spatiale (~100m) les jeunes fous à pieds rouges d'Europa s'associent souvent entre eux en mer (Mendez, Prudor, et al. 2017). Ces associations souvent accompagnées de phases plus sinueuses et lentes (approvisionnement, ou jeu) semblent néanmoins temporaires, chaque individu suivant sa propre route (Mendez, Prudor, et al. 2017).

IV.6.3. Persistance de la fidélité

La principale différence que l'on observe entre espèce ici semble être la persistance de la fidélité à une direction donnée à mesure des trajets successifs. Cette faible persistance de la fidélité chez les différentes populations tropicales étudiées ici, plutôt que la plus faible probabilité de fidélité spatiale d'un trajet à l'autre, pourrait expliquer les faibles valeurs de répétabilité reportées chez certaines autres populations de fous tropicaux ou de frégates, où plusieurs trajets étaient disponibles par individu, mais leur chronologie négligée (Oppel et al. 2015, 2017).

Il semble que chez le fou de Bassan et chez l'albatros à sourcils noirs, la probabilité de repartir dans une même direction ne décroit pas ou très peu à mesure des trajets successifs, ce qui est cohérent avec la forte fidélité individuelle entre années chez ces deux espèces et avec des résultats similaires chez les fous de Bassan de Bass Rock pendant d'autres années d'études (Wakefield et al. 2015, Patrick & Weimerskirch 2017). Cela suggère l'hypothèse que chez ces espèces les individus ne choisissent pas forcément leur direction de trajet sur la base de leur expérience récente (Carroll et al. 2018, Courbin et al. 2018), mais plutôt de façon relativement fixe (Wakefield et al. 2015). Cette hypothèse fréquemment émise reste toutefois à nuancer, puisque les

adultes non-reproducteurs (ainsi que les immature) chez les fous de Bassan ne font pas preuve d'une telle fidélité dans la direction (Votier et al. 2017). D'autre part, chez les trois espèces chez qui la fidélité inter-annuelle a été observée, il semble exister des variations entre individus dans leur propension à montrer de la fidélité, liée ou non à leur sexe (Patrick & Weimerskirch 2014b, Wakefield et al. 2015, Sztukowski et al. 2018). Dans tous les cas cela suggère quand même qu'en moyenne les individus des populations tropicales étudiées ici mettent plus souvent à jour leurs préférences de direction que les fous de Bassan ou les albatros à sourcils noirs. Ce résultat est conforme à nos prédictions générales issues de l'écologie cognitive que la fréquence de mise à jour des informations devrait être plus importante dans les milieux changeant plus rapidement (Dukas 1998, Mery & Kawecki 2002).

Toutefois il me semble prématuré de conclure à une dichotomie tropical/non-tropical. Tout d'abord les deux espèces de milieu non-tropical étudiées ici ont été incluses dans la comparaison justement parce qu'elles étaient connues pour faire preuve de fidélité persistante. La faible fidélité chez les puffins de Scopoli (*Calonectris diomedea)* en Méditerranée suggère que cette espèce non tropicale ne reste pas fidèle à une direction pour un grand nombre de trajets successifs. Leurs proies (anchois ou sardines) pourraient également souvent être rendues disponibles à la surface par des prédateurs sous-marins. La fidélité spatiale à l'échelle inter-annuelle a pour l'instant été étudiée chez seulement 3 espèces d'oiseaux marins (volants) à ma connaissance, dont deux espèces très proches. D'autre part, la fidélité spatiale en milieu tropical a surtout été étudiée chez des espèces se nourrissant de poissons et calmars volants, dont la distribution et l'accessibilité obéit à des conditions assez particulières. Il serait intéressant de regarder les stratégies de puffins ou de phaétons qui ont des rayons de prospection comparables, mais des modes d'alimentation différents (Nelson 2005, Cecere et al. 2013).

Enfin, nous avons mis en évidence à Europa que même deux espèces en sympatrie se nourrissant du même type de proies pouvaient présenter des stratégies de fidélité spatiale très différentes en termes de persistance. Une hypothèse serait que les trajets successifs ayant plus de probabilité d'avoir des directions proches chez les frégates que chez les fous, la persistance est plus forte chez les frégates par simple effet d'autocorrélation (le trajet 1 ressemble au trajet 2 qui ressemble au trajet 3, etc.). Des simulations montrent que cette hypothèse n'est pas suffisante pour expliquer cette différence. En d'autres termes elles suggèrent que les frégates ont des préférences directionnelles qui ne sont pas basées uniquement sur l'expérience très récente du trajet précédent. Même si on reste encore loin des comportements observés chez les fous de Bassan et les albatros à sourcils noirs, ce type de stratégie « intermédiaire » de la part des frégates, qui semble s'observer également aux Galápagos, et peut-être chez une population dans le Pacifique Est (résultats non montrés), suggèrent que l'on pourrait avoir un continuum de stratégies entre les deux extrêmes souvent proposés (« gagne-reste », perd-change ou « reste quoi qu'il se passe », (Switzer 1993)), qui appelle à étudier la persistance de la fidélité chez davantage d'espèces. Si l'hypothèse du lien avec la prévisibilité des zones de proies s'avère exacte, cela pourrait nous permettre de mieux caractériser les échelles spatiales et temporelles de leurs dynamiques, et de mieux comprendre leurs liens avec les processus océanographiques.

IV.6.4. Similarité à long terme entre individus: hétérogénéité spatiales de l'environnement ?

Le fait que dans certaines populations la plupart des individus de la colonie se dirigent de façon persistante dans des directions similaires était bien connu pour les espèces de plus haute latitude : il était estimé que cela touchait 52 des 58 populations étudiées dans (Weimerskirch 2007). Depuis, aucune méta-analyse n'a été menée pour réévaluer ce chiffre ou le comparer avec ce qui est observé en milieu tropical, mais on peut noter par exemple que les fous de Bassan en Europe du Nord semblent systématiquement exploiter toutes les directions accessibles depuis la colonie (Wakefield et al. 2013), et que certaines populations tropicales exploitent des zones très localisées (Zavalaga et al. 2008, Cecere et al. 2013, Poli et al. 2017). Il n'est donc pas certain que la latitude soit un facteur déterminant pour expliquer ce phénomène de direction préférentielle à l'échelle de la population.

La similarité entre individus indique souvent l'existence d'une forte hétérogénéité dans la distribution des proies autour de la colonie. Par exemple, chez les manchots royaux à Crozet, la plupart des individus année après année partent vers le Sud, où ils s'approvisionnent à proximité du front polaire qui est connu pour être très productif (Bost et al. 2009, 2015). Dans des populations telles qu'à Christmas Island ou aux Galápagos, ou encore chez les albatros à sourcils noirs de Kerguelen, on peut supposer que de tels mécanismes sont à l'œuvre, car il n'y a pas de barrières physiques aux mouvements. Toutefois des études sur les fous à pieds rouges dans ces localités ont montré que ce n'est pas directement lié aux zones de plus forte productivité primaire (Mendez, Borsa, et al. 2017).

Dans certains cas la présence de colonies voisines peut également conduire à une ségrégation spatiale forte dans les zones d'approvisionnement des colonies, les individus privilégiant les eaux plus proches de la colonie focale que de la colonie voisine (Grémillet et al. 2004, Wakefield et al. 2013). Ce type d'explication pourrait expliquer pourquoi peu d'albatros à sourcils noirs partent se nourrir au Nord de Kerguelen (Cherel et al. 2002), ou les stratégies spatiales de certaines populations de fous à pieds rouges (Chesterfield, Christmas Island ou Galápagos) qui sont voisines d'autres colonies de fous de différentes espèces. Enfin parfois il semble que de telles similarités entre individus puissent s'expliquer par la direction du vent, ou d'autres contraintes énergétiques particulières. Par exemple il semble que les faucons crécerellettes qui établissent une colonie à leur retour de migration commencent par tous partir chasser dans le sens du vent, même si progressivement ils exploitent des zones plus variées au fur et à mesure de la saison (Hernández-Pliego et al. 2014).

IV.6.5. Fidélité en milieu tropical : mécanismes adaptatifs et proximaux ?

Nous avons observé dans la plupart des populations tropicales étudiées que les individus se ressemblent plus souvent à eux-mêmes dans leur direction qu'ils ne ressemblent aux autres individus, au moins à court terme (quelques trajets successifs). Nous avons vu en introduction du chapitre que cela pourrait être lié à deux mécanismes (Bolnick et al. 2003): une spécialisation « de niche » des individus, ou bien à des individus identiques écologiquement mais qui utilisent de la

mémoire individuelle. Nous avons également vu que cela pourrait répondre à deux contraintes adaptatives différentes : un évitement de la compétition entre individus, et/ou une hausse de l'efficacité par familiarité avec les propriétés locales d'une zone. Peut-on essayer de démêler ces différentes hypothèses pour expliquer nos résultats ?

IV.6.5.a. Hypothèse proximale de la spécialisation par niches écologiques individuelles distinctes

Selon cette hypothèse, la fidélité spatiale observée chez les individus serait une conséquence secondaire de la spécialisation d'un individu pour certains habitats ou certaines ressources. Nous avons vu en introduction que rejeter complètement cette hypothèse est impossible, puisqu'on ne peut pas mesurer les variations de tous les paramètres environnementaux possibles. Néanmoins il me semble que dans le cas des oiseaux marins tropicaux, cette hypothèse est improbable.

Les observations de spécialisation individuelle chez les oiseaux marins tropicaux sont encore plus rares que les observations de fidélité spatiale individuelle même si là encore il n'est pas certain que cela ne soit pas dû à un manque d'études (Ceia & Ramos 2015). Néanmoins ce milieu est peu productif et globalement assez pauvre (Mann & Lazier 2013). De nombreuses espèces d'oiseaux marins tropicaux partagent un régime alimentaire proche, et en particulier la plupart des fous tropicaux et des frégates se nourrissent essentiellement de poissons et de calmars volants (Nelson 2005, Cherel et al. 2008, Kappes et al. 2011). Se restreindre à seulement une part de ces ressources augmenterait d'autant la limite sur le taux de rencontre de ressources adéquates.

Il me semble ainsi plus plausible que la fidélité spatiale –temporaire- observée dans la plupart des populations tropicales ici soit plutôt liée à un mécanisme de mémorisation spatiale, sans spécialisation individuelle de niche. Cela pourrait constituer une différence fondamentale avec la fidélité individuelle observée chez au moins certaines espèces de latitudes plus élevées, où il est observé que la spécialisation individuelle pour certains habitats ou certaines niches trophiques est forte, parfois plus que pour des sites précis (Patrick et al. 2014, Patrick & Weimerskirch 2017). Il est toutefois trop tôt pour conclure, car les données d'habitat et de disponibilité des proies sont encore trop rarement disponibles aux échelles spatio-temporelles adéquates pour tester plus finement cette hypothèse (Patrick et al. 2014, Patrick & Weimerskirch 2017).

IV.6.5.b. Hypothèse adaptative de l'évitement de la compétition par fidélité individuelle

Selon cette hypothèse, la fidélité chez les oiseaux marins tropicaux serait favorisée pour éviter la compétition locale dans l'accès à la nourriture en favorisant la ségrégation spatiale des individus (Riotte-Lambert et al. 2017). Cette hypothèse n'impliquerait donc pas forcément (même si ces hypothèses ne sont pas mutuellement exclusives) une familiarité des individus avec les propriétés locales des zones auxquelles ils sont fidèles, au moins temporairement. Cette hypothèse de l'évitement de la compétition semble *a priori* plausible face à l'hypothèse de la familiarité dans cet

environnement marin pauvre et stochastique. Néanmoins il m'apparait difficile d'expliquer pourquoi la fidélité individuelle serait alors aussi peu persistante selon cette seule hypothèse. Cela nécessiterait d'invoquer des mécanismes d'interactions sociales particuliers (par exemple certains individus dominants choisissant leur secteur sans mémoire, forçant d'autre à changer) qui semblent assez spéculatifs.

Il est souvent suggéré que la magnitude de la « spécialisation individuelle » (variance intra-individuelle sur variance inter-individuelle) est liée à l'intensité de la compétition (Oppel et al. 2015), et donc à la taille des colonies et/ou à l'abondance locale totale des proies. Parmi les populations de fous à pieds rouges étudiées ici, les tailles de population sont extrêmement variables d'une colonie à l'autre (couvrant presque trois ordres de grandeur), même lorsque l'on tient compte des populations d'espèces à niche trophique similaire. Pourtant on n'observe que peu de différences entre ces colonies dans la propension des individus à se restreindre à un secteur plus étroit par rapport à l'ensemble de la population (la courbe reliant la fidélité individuelle à la similarité entre individus est relativement parallèle à la ligne d'égalité entre les deux). L'absence de données sur l'abondance des proies rend toutefois la comparaison bancale : certaine populations pourraient être plus peuplées justement parce qu'elles sont situées dans des zones plus riches. On peut aussi avancer une explication alternative, qui me semble intéressante.

Une autre façon de diminuer la compétition à l'échelle des individus est d'augmenter le rayon de prospection (Ashmole 1963, Gaston et al. 2007, Jovani et al. 2016)**.** Puisque notre mesure de fidélité spatiale angulaire implique que l'échelle spatiale de fidélité est proportionnelle au rayon de prospection, il n'est peut-être pas surprenant de ne pas observer de grandes différences entre populations de « spécialisation individuelle » dans la direction de trajet: l'effet de compétition est peut-être absorbé par les variations du rayon de prospection. C'est a priori un des mécanismes qui permet la coexistence des frégates et des fous en sympatrie. Cette explication ne rend pas bien compte de ce qui se passe chez les fous de Bassan à Bass Rock, qui est une très grande colonie. Leurs trajets sont extrêmement « étroits » (Tableau IV-1), et l'angle entre trajets successifs est encore plus fortement biaisé vers 0°. Néanmoins ces observations peuvent être confondues avec la relative étroitesse de leur zone marine accessible, du fait des masses terrestres.

IV.6.5.c. Hypothèse adaptative de la fidélité favorisée par la familiarité

Selon cette hypothèse, la fidélité spatiale dans la direction observée en milieu tropical serait au moins partiellement due à un effet de familiarité, c'est-à-dire de gain en efficacité dans l'approvisionnement par mémorisation des conditions locales (Switzer 1993, Piper 2011), au moins temporairement. Cette hypothèse semble difficile à concilier avec l'apparente stochasticité des proies en milieu marin tropical.

Une hypothèse serait que la familiarité n'est pas liée à la distribution des proies, mais à la mémorisation de repères de navigation et d'orientation (Mandal et al. 2017, 2018), ou bien dans le cas des frégates, à la familiarité avec les dynamiques des courants ascensionnels (De Monte et al.

2012, Weimerskirch et al. 2016). Des analyses non montrées ici ne trouvent cependant aucun effet de la fidélité sur l'efficacité du trajet de retour au nid, ce qui ne supporte pas cette hypothèse alternative.

Il a été suggéré que les frégates et d'autres prédateurs marins tropicaux s'associent parfois à des tourbillons de turbulence dynamiques d'échelle spatiale intermédiaire (10s à 100km) qui descendent progressivement le canal du Mozambique du Nord au Sud (Tew Kai et al. 2009, De Monte et al. 2012, Jaquemet et al. 2014). Ces structures océanographiques pourraient agréger les nutriments dans des zones relativement dynamiques et attirer les échelons trophiques supérieurs (Hyrenbach et al. 2006, d'Ovidio et al. 2013). La fidélité spatiale observée à Europa pourrait être liée à la dynamique de ces structures, néanmoins cette hypothèse pose quelques difficultés. Tout d'abord, ces structures ne sont pas forcément observées dans les autres populations étudiées, qui montrent une fidélité spatiale comparable. Ensuite, les fous à pieds rouges à Europa ont souvent des rayons de prospection trop courts pour atteindre ces structures (Jaquemet et al. 2014, Mendez 2017). Enfin, des études préliminaires sur les fous et les frégates n'ont pas réussi à mettre en évidence que les oiseaux suivent ces structures à mesure des trajets successifs, ou qu'ils s'y associent plus que ce qu'on attendrait par chance (L. Mendez, non publié). D'autre part il resterait à expliquer comment les individus reconnaissent ces structures. S'il reste possible que la fidélité à Europa soit liée de façon indirecte à ces structures, d'autres mécanismes plus simples et généraux sont probablement en jeu.

Les oiseaux marins tropicaux pourraient peut-être mémoriser d'un trajet à l'autre non pas les zones de rencontre de proies, qui semblent très éphémères, mais celle des prédateurs sous-marins comme les thons. Détecter des thons pendant un trajet, même lorsqu'ils ne se nourrissent pas, est sans doute plus facile que détecter des poissons et calmars volants plus petits. Sans pouvoir anticiper à fine échelle les zones où les proies vont être amenées à la surface par les prédateurs sous-marins, l'expérience d'un grand nombre de groupes de prédateurs sous-marins dans une zone pendant un trajet pourrait permettre aux oiseaux de mieux anticiper la forte probabilité de disponibilité de proies dans cette zone plus tard, ou de changer de secteur si les thons se font plus rares. L'échelle spatiale attendue pour cette prévisibilité dépend des mouvements des thons et autres prédateurs sous-marins à des échelles de temps de quelques jours (la durée entre trajets successifs chez les frégates). Des études de marquage-recapture sur des thons tropicaux suggèrent qu'ils peuvent parfois effectivement montrer des comportements résidentiels à l'échelles de jours ou de semaines (Dempster & Taquet 2004).

Enfin, il reste à expliquer pourquoi les frégates ont une fidélité spatiale plus persistante que les fous à pieds rouges, alors que nous avions prédit l'inverse : leurs trajets plus longs pourraient augmenter les risques d'avoir des informations périmées d'un trajet à l'autre. La solution pourrait là encore être dans l'idée de la fidélité angulaire qui implique des échelles spatiales proportionnelle au rayon de prospection. Les frégates font un échantillonnage de leur environnement plus important à chaque trajet que les fous à pieds rouges: d'une part parce

qu'elles parcourent de plus grandes distances que les fous, d'autre part parce qu'elles volent à beaucoup plus haute altitude et ont donc probablement un champ visuel plus étendu. Cela pourrait par exemple leur permettre de mieux identifier les zones de plus forte abondance de prédateurs sous-marins. Ce plus large échantillonnage leur permettrait-elle de tamponner les fluctuations à fine échelle pour accéder à une prévisibilité à plus grandes échelles spatiale et temporelle à la manière d'écologues (Wiens 1989)? Ou bien est-ce que leur stratégie différente est liée à la prévisibilité des courants ascensionnels qu'elles utilisent pour se déplacer à faible coût énergétique (De Monte et al. 2012) plutôt qu'à celle des proies ? Comme beaucoup de questions soulevées dans ce chapitre, la réponse tient probablement dans la comparaison de ces stratégies avec celles d'autres espèces.

IV.8. Conclusions du chapitre

Les stratégies de recherche observées chez les oiseaux marins semblent pouvoir s'expliquer par un processus fondamental assez simple : partir de la colonie dans une direction donnée (plus ou moins droit selon les espèces et les conditions de vent, voir chapitre 1) et chercher en route le long de cette direction des informations pour restreindre la recherche à plus fine échelle spatiale. Il n'est a priori pas besoin de supposer des processus de mémoire spatiale à plus fine échelle pour expliquer les comportements observés.

En revanche il apparait clair que 1. Les oiseaux marins ne choisissent pas cette direction générale au hasard ; 2. Ils différent sur les sources d'information utilisées pour choisir cette direction. 3. Les espèces d'oiseaux marins tropicaux ciblant des poissons volants semblent beaucoup baser ces décisions à partir des directions qu'ils ont prises dans leurs trajets précédents récents. Cela suggère que l'utilisation de mémoire, au moins de la direction, est très répandue chez les oiseaux marins. Il est trop tôt pour conclure avec certitude que la persistance de la fidélité à large échelle est plus faible chez les oiseaux marins tropicaux qu'en plus haute latitude, car très peu d'espèces ont été étudiées sur cette dimension. A l'inverse, chez les espèces de plus haute latitude qui démontrent une fidélité spatiale très persistante, on peut s'interroger sur leur capacité à intégrer l'expérience récente d'un trajet à l'autre pour décider de leur direction et éventuellement anticiper les zones de proies. Ces résultats encore très préliminaires semblent en accord avec les prédictions de l'écologie cognitive : si les zones de présence de proies varient peu, des stratégies simples de mémorisation d'une direction générale peu fréquemment mise à jour, couplés à des distances de perception relativement importantes seraient suffisantes à l'efficacité d'approvisionnement et éviterait certains coûts cognitifs.

Pour tester plus précisément cette hypothèse, des analyses de la fidélité spatiale à plus fine échelle, contrôlant pour la fidélité spatiale à large échelle, pourraient être utilisée. Néanmoins pour comprendre les mécanismes en jeu, il semble essentiel d'avoir des estimations sur leur distance de perception des ressources et sur leurs capacités à reconnaitre certaines caractéristiques d'habitat (Benhamou & Collet 2015). Certains résultats suggèrent que les fous peuvent parfois détecter des agrégations d'oiseaux à plusieurs dizaines de kilomètres, jusqu'à 40km (Thiebault, Mullers, Pistorius, & Tremblay 2014), ce qui semble considérable au vu des rayons de prospection de certaines populations de fous tropicaux étudiées ici. D'un autre côté la stratégie de suivre une direction donnée et de rester opportunistes aux informations en route ne serait efficace à large échelle que si les rayons de perception des organismes sont suffisamment larges par rapport à la dispersion de leurs ressources (Pyke 2014), sinon les individus risqueraient de ne jamais percevoir de ressources. Des données précises sur les mouvements de leurs ressources pourraient permettre d'estimer ces distances de perception, ainsi que de mieux tester l'hypothèse de l'anticipation des zones de ressources : si les oiseaux ignorent délibérément certaines ressources en route, on peut raisonnablement penser qu'ils anticipent dans une certaine mesure que des ressources plus profitables sont présentes plus loin (Byrne & Bates 2011).

V. Réactions aux bateaux

Le cas des albatros et des palangriers des Terres Australes Françaises

Albatros à sourcils noirs et pétrel géant en vol. Crédit: © Gaétan Richard

PUBLICATIONS ASSOCIEES AU CHAPITRE:

Collet J, Patrick SC, Weimerskirch H (2015) *Albatrosses redirect flight towards vessels at the limit of their visual range*. Mar Ecol Prog Ser 526:199–205 **(Annexe 6)**

Collet J, Patrick SC, Weimerskirch H (2017a) *Behavioral responses to encounter of fishing boats in wandering albatrosses*. Ecol Evol 7:3335–3347 **(Annexe 7)**

Collet J, Patrick SC, Weimerskirch H (2017b) *A comparative analysis of the behavioral response to fishing boats in two albatross species*. Behav Ecol 28:1337–1347 **(Annexe 8)**

Collet J., Weimerskirch H. *Predictable is not attractive: Opportunistic interactions with boats in albatrosses*. Soumis à Biology Letters **(Annexe 9)**

Collet J, Richard G., Janc A., Guinet C., Weimerskirch H *Influence of depredating cetaceans on albatross attraction and attendance patterns at fishing boats*. Accepté sous min. rev. Mar Ecol Prog Ser **(Annexe 10)**

V.1. Introduction

Les oiseaux marins s'approvisionnent souvent sur de larges distances (Schreiber & Burger 2001, Weimerskirch 2007), et ont des stratégies d'histoire de vie extrêmes (Schreiber & Burger 2001, Dobson & Jouventin 2007), ce qui suggère qu'ils sont limités dans leur taux de rencontres des ressources. Nous avons vu dans le chapitre précédent qu'ils pourraient souvent adopter une stratégie relativement simple pour augmenter leurs taux de rencontre de ressources: déterminer la direction générale de leur trajet sur la base d'expériences plus ou moins récentes de la distribution des ressources, et à plus fine échelle spatiale et temporelle rester opportunistes aux ressources rencontrées en route. Cette stratégie serait d'autant plus efficace avec de larges distances de perception des ressources.

Cette hypothèse prédit 1. que les oiseaux pourraient être très fortement attirés par les bateaux de pêche qu'ils rencontrent, 2. qu'ils devraient rester interagir longtemps avec les bateaux de pêche rencontrés, tant que de la nourriture y est présente, 3. Qu'ils devraient retourner sur les zones de rencontres passées des bateaux si ceux-ci ont des zones de pêche répétables et prévisibles. Enfin, on peut également supposer 4. que ces prédictions devraient être plus marquées chez les espèces et/ou les individus dont les ressources sont plus dispersées et/ou imprévisibles. D'un autre côté, les importantes agrégations d'oiseaux qui y sont observées pourraient occasionner une intense compétition et des agressions entre individus. On pourrait donc s'attendre 5. à ce que les individus et/ou espèces plus dominants soient plus fortement attirés et/ou restent interagir plus longtemps avec les bateaux rencontrés. Tester si ces prédictions sont valides parait d'autant plus important que les interactions avec les bateaux de pêche présentent de nombreux enjeux de conservation.

Dans ce chapitre, nous allons tester ces hypothèses dans le cas des bateaux qui pêchent à la palangre un poisson de fond (la légine australe) dans les eaux territoriales françaises subantarctiques (Figure V-1), et qui attirent en grand nombre des albatros et d'autres oiseaux marins (Cherel et al. 1996). Nous allons croiser des données GPS récoltées simultanément sur les oiseaux et sur les bateaux. Nous allons nous intéresser plus particulièrement à deux populations d'albatros dans ce cadre: les grands albatros nichant sur l'Ile de la Possession dans l'archipel de Crozet, et les albatros à sourcils noirs nichant dans le sud de l'archipel des Kerguelen.

V.1.1. Contexte historique de l'étude

V.1.1.a. Interactions des albatros avec les bateaux de pêche

La population de grands albatros à Crozet a subi un très fort déclin dans les années 1970, jusqu'au milieu des années 1980 (Weimerskirch & Jouventin 1987, Weimerskirch Henri 2018). Des modélisations démographiques ont démontré que ce déclin était essentiellement causé par une importante hausse de mortalité adulte liée à une hausse des activités de pêche à la palangre à la même époque (Weimerskirch, Brothers, et al. 1997, Barbraud et al. 2013, Tuck et al. 2015). En effet les albatros attirés par les activités des pêcheurs tentent de se nourrir des appâts, se font hameçonner puis noyer lorsque les palangres sont mises à l'eau (opération dite de « filage » de la

ligne, « line setting » en anglais). Généralement, lorsque les palangres sont remontées à bord (opération dite de « virage de la ligne », « line hauling » en anglais), les accidents sont beaucoup plus rares, et les rares oiseaux qui se font hameçonner peuvent être libérés vivants (Cherel et al. 1996), même si leur devenir est incertain. Comme évoqué dans l'introduction générale, au-delà de la ressource alimentaire ces bateaux de pêche constituent une préoccupation majeure de conservation, puisque le même problème est constaté dans différentes populations et espèces du monde (Croxall et al. 2012, Pardo et al. 2017). Les albatros à sourcils noirs à Kerguelen ont surtout souffert de cette mortalité dans les années 1990 (Michael et al. 2017) au moment d'un pic dans les activités de pêche illégale à Kerguelen (voir plus bas).

V.1.1.b. Pêcherie à la légine dans les terres australes françaises

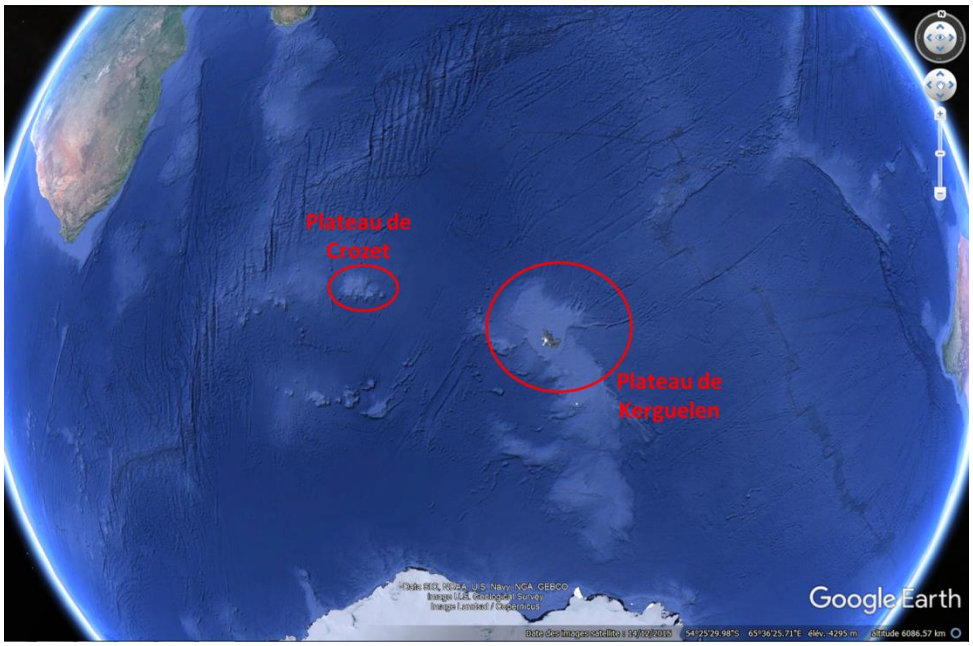


Figure V-1: L'étude porte sur les bateaux pêchant légalement dans les eaux territoriales françaises des plateaux de Crozet et Kerguelen (océan indien austral), à proximité de colonies d'albatros étudiées (grands albatros à Crozet, albatros à sourcils noirs à Kerguelen).

Dans les années 1990 l'activité de pêche s'est considérablement développée sur les plateaux de Kerguelen et Crozet (Palomares & Pauly 2011, Pruvost et al. 2015). Ces pêcheurs ciblent la légine australe, un poisson pouvant atteindre 2m à l'âge adulte (en moyenne les individus pêchés font environ 80cm (Lord et al. 2006)) et vivant en profondeur après le stade larvaire (Collins et al. 2010). La légine faisait sans doute occasionnellement partie du régime alimentaire des albatros hurleurs avant le début de la pêcherie (non mentionné dans Ridoux 1994, Weimerskirch, Cherel, et al. 1997), sans que soit clair comment elles pouvaient se retrouver à la surface (Collins et al. 2010). Le chalut étant une technique peu adaptée à ces régions (Palomares & Pauly 2011, Pruvost et al. 2015), les pêcheurs déploient désormais des palangres (Figure V-2), c'est-à-dire de très longs câbles porteurs de centaines ou milliers de lignes hameçonnées (voir une description du matériel dans Collins et al. 2010). Ce poisson se revend très cher sur le marché japonais notamment, et représente une importante activité économique à la Réunion (Creignou & Duplouy 2017).

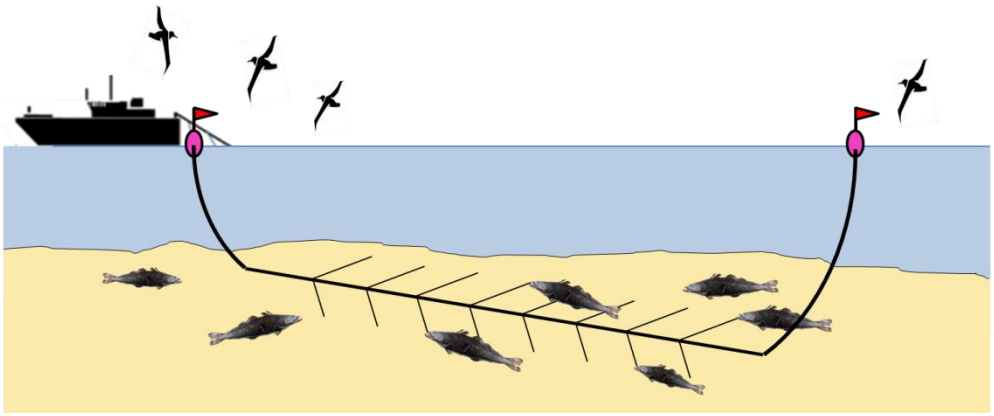


Figure V-2: Schéma de la pêche à la légine par des palangres de fond. Les palangres font plusieurs kilomètres de long et contiennent des milliers de lignes hameçonnées. Les organismes ne sont pas dessinés à l'échelle.

Les pêcheurs officiellement déclarés dans ces zones sont tenus d'appliquer des mesures strictes respectant les directives de la commission en charge de réguler les pêches dans l'Océan Austral (CCAMLR), qui dès 1992 a tenu compte des risques de capture accidentelle des albatros pour édifier ces directives (Delord et al. 2005). Un certain nombre de mesures dites de mitigation ont donc été testées et implémentées par ces flottes officielles pour limiter au mieux ces risques (Cherel et al. 1996, Delord et al. 2005, 2010). La description complète de ces mesures légales peut être trouvée chaque année dans le journal officiel (par exemple pour la saison 2011: Journal Officiel des Terres Australes et Antarctiques Françaises 2010 notons que les mesures ont très peu varié pendant notre période d'étude). Par ailleurs des contrôleurs de pêche employés par les TAAF sont à bord de chacun des bateaux pour veiller au respect des mesures légales.

La pêche illégale dans ces zones n'appliquait évidemment pas ces mesures, et posait un problème économique et écologique majeur à la fin des années 1990 et au début des années 2000 (Pruvost et al. 2015). Aujourd'hui la pêche illégale est largement endiguée (Pruvost et al. 2015), des patrouilles militaires et gouvernementales surveillent étroitement la zone (Reuillard 2013) et a priori les oiseaux ne rencontrent plus que très rarement des braconniers dans les eaux territoriales françaises (Weimerskirch H. et al. 2017).

V.1.2. Description du déroulé des opérations de pêche légale à la légine

Ainsi aujourd'hui les sept palangriers licenciés tous les ans pour pêcher la légine dans les eaux territoriales françaises mettent donc systématiquement des banderoles effarouchantes autour de la palangre lorsqu'elle est filée ou virée, ce qui limite son accès par les oiseaux ; les palangres sont lestées pour qu'elles coulent plus vite hors de portée des albatros et pétrels qui se nourrissent en surface ou à très faible profondeur ; et les opérations de filage sont obligatoirement menées de nuit, ce qui limite le nombre d'albatros présents à ce moment puisqu'ils sont essentiellement diurnes. Beaucoup de pétrels sont toutefois nocturnes, et continuent de se faire capturer par cette flotte (Delord et al. 2005, 2010). Dans le cas des albatros en revanche, les captures mortelles par cette flotte sont maintenant très rares (Cherel et al. 1996, Delord et al. 2005, 2010).

Figure V-3: En haut: remontée de la palangre ("virage") dont les bouées sont aperçues au centre de l'image. De nombreux oiseaux volent autour de la ligne, d'autres sont posés. En bas : banderoles effarouchantes et filet (en vert) déployées pour limiter l'accès aux hameçons par les oiseaux pendant le virage. De nombreux pétrels géants sont observés posés sur l'eau. Crédits © Gaétan Richard (capture d'écran de vidéos).

Une autre série de mesures de mitigation utilisées par cette flotte ont un impact non seulement sur la minimisation des risques de capture d'oiseau, mais aussi sur la quantité de nourriture qui leur est disponible. Lors du virage, la palangre est remontée rapidement, ce qui combiné à l'utilisation des banderoles effarouchantes empêche les oiseaux de se nourrir directement sur ces prises (Figure V-3). D'autre part les pêcheurs ont l'obligation de ne pas rejeter de déchets de pêche ou de cuisine pendant ces opérations. Les déchets alimentaires sont stockés à bord dans des chambres froides, et si la capacité de stockage vient à saturer, tous les déchets, souvent broyés, sont rejetés en bloc loin et longtemps après les opérations de pêche. La seule nourriture disponible aux oiseaux au moment du virage sont donc les poissons (légine ou prises accessoires comme des raies ou des grenadiers) qui se détachent des hameçons avant d'être remontés à bord, ou bien les résidus et l'huile provenant des lessivages du pont et de la cale (Gaétan Richard & Anaïs Janc, *comm. pers.*). Malgré des tentatives avec des collègues doctorants qui embarquaient à bord de certains de ces bateaux, il nous a été impossible de mesurer même approximativement la quantité de nourriture ainsi générée. Nous n'avions pas accès non plus aux données de déstockage des déchets, supposées très ponctuelles.

Enfin, cette pêcherie est confrontée à d'importants problèmes de déprédation par les cétacés, notamment à Crozet (Roche et al. 2007, Tixier 2012, Janc et al. 2018). Des orques (à Crozet) et des cachalots (à Crozet et à Kerguelen) viennent se nourrir des légines hameçonnées avant qu'elles soient remontées à bord, générant en particulier des pertes économiques pour les pêcheurs et affectant les évaluations du stock et des quotas de pêche. Un programme de recherche vise à mieux comprendre ce comportement pour tenter de résoudre le conflit. Lorsqu'ils se nourrissent sur les lignes, ces cétacés pourraient potentiellement générer davantage de nourriture disponible aux oiseaux (plus de poissons détachés des hameçons et/ou de morceaux de chair). On sait en effet que les oiseaux marins et en particulier les albatros s'approchent naturellement des cétacés qu'ils rencontrent en mer (Ridoux 1987, Sakamoto et al. 2009, Thiebot & Weimerskirch 2013), a priori parce qu'ils pourraient leur faciliter l'accès à la nourriture (Figure V-4).

Figure V-4: Albatros et pétrels s'agrégeant autour d'orques venues déprédater les légines sur les hameçons (observation depuis le palangrier). Crédit photo : © Gaétan Richard

V.1.3. Comportement connu des oiseaux à proximité des bateaux

De nombreuses études ont décrit le comportement des diverses espèces d'oiseau qui suivent les bateaux de pêche, à partir d'observations à bord de ces bateaux (e.g. Hudson & Furness 1989). Deux études décrivent bien le comportement de la communauté d'oiseaux marins suivant les bateaux de pêche (dont les palangriers à la légine) sur les plateaux continentaux subantarctiques, une à Kerguelen (et très similaire à ce qui se passe à Crozet) et une en Géorgie du Sud (Ashford et al. 1995, Cherel et al. 1996). Le nombre d'oiseaux présents est constamment élevé, formant d'importantes agrégations multi-spécifiques. Les espèces les plus abondantes parmi les grands procellariiformes (à l'exclusion donc des prions et des océanites) sont les pétrels géants et les pétrels à menton blanc, suivies des albatros à sourcils noirs et des grands albatros. Selon les localités et les saisons, d'autres espèces peuvent également être présentes : albatros à bec jaune, albatros timide, pétrel gris, etc.

Ces espèces n'ont pas le même comportement. En particulier, les albatros à sourcils noirs sont décrits comme très actifs, réagissant rapidement au moindre rejet de nourriture tombé à la mer. Les grands albatros sont au contraire décrits comme moins dynamiques, arrivant souvent plus tard auprès des rejets flottants. En revanche, lorsqu'ils s'approchent, ils repoussent les autres espèces et peuvent avaler facilement les poissons entiers souvent trop gros pour les albatros à sourcils noirs ou les pétrels géants. D'autre part, lorsqu'il y a interactions agonistiques entre

espèces, les grands albatros ont systématiquement le dessus sur les autres espèces (Weimerskirch et al. 1986). Les albatros à sourcils noirs tendent à dominer toutes les autres espèces à l'exception (Weimerskirch et al. 1986)des grands albatros et des pétrels géants (*Macronectes sp*., très nombreux autour des bateaux, Figure V-5).

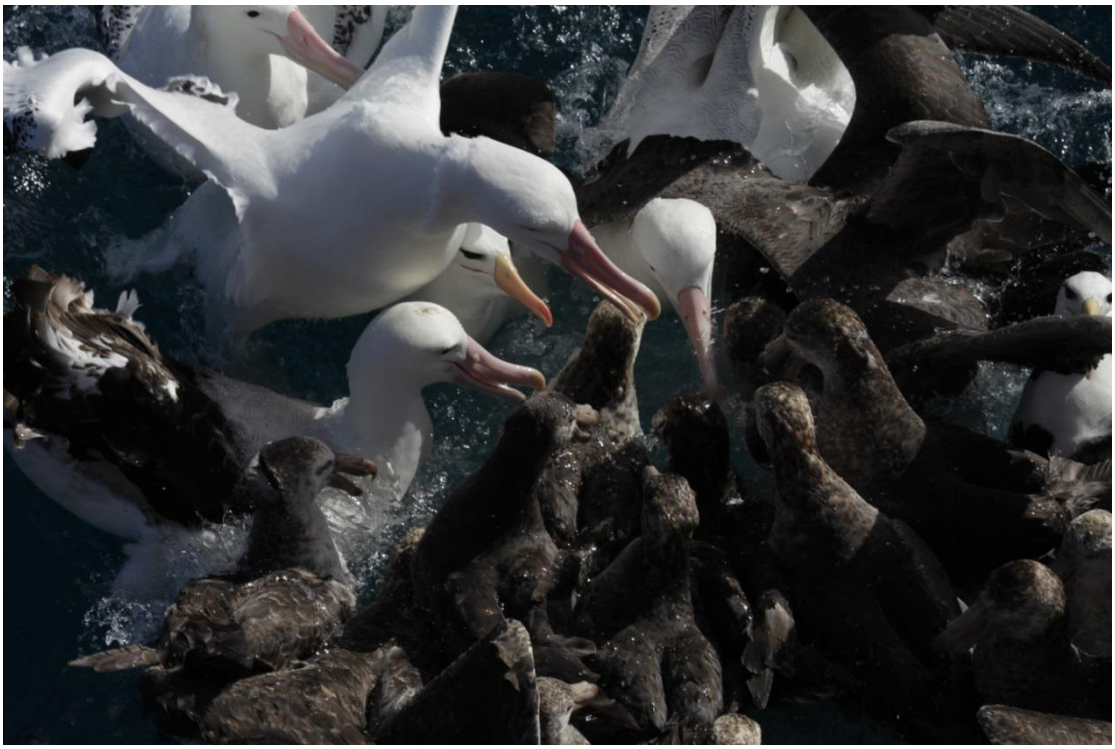


Figure V-5: Compétition entre oiseaux pour un poisson décroché d'un hameçon: grands albatros (blancs, bec rose), pétrels géants (sombres) et albatros à sourcils noirs (blanc, bec jaune). Crédit photo : © Gaétan Richard

Le comportement des oiseaux en présence de déprédateurs est largement inconnu, bien qu'il soit fait allusion que les oiseaux soient effectivement souvent attirés par les cétacés présents autour des bateaux (Tixier 2012). De manière générale, il y a très peu de données quantifiées sur la quantité de nourriture consommée par les oiseaux, la répartition de cette consommation entre espèces ou entre individus, et le temps moyen nécessaire à un individu pour obtenir de la nourriture au bateau au vu de la taille des agrégations et des limites sur le rejet de nourriture.

D'autre part, un comportement très visible (par exemple sur des vidéos), mais difficilement quantifiable et rarement reporté est la dynamique des déplacements à fine échelle spatiale. Le bateau avance souvent plus rapidement que les oiseaux ne peuvent se déplacer posés sur la surface en palmant. Ainsi les oiseaux alternent des phases de vol où ils suivent et tournent autour du bateau avec des phases où ils se posent au plus près du bateau là où ils ont le plus de chances d'obtenir de la nourriture avant les autres compétiteurs. Chez les grands albatros, et probablement dans une moindre mesure chez les autres procellariiformes qui se basent beaucoup sur le vol plané dynamique, le décollage est une des activités les plus couteuses énergétiquement (Weimerskirch et al. 2000). Ainsi on observe également beaucoup d'oiseaux qui restent posés sur l'eau et se font progressivement distancer temporairement par le bateau (Figure V-6), et qui souvent peuvent former des radeaux d'individus agrégés. Il en résulte une agrégation très dense

d'oiseaux à la fois en vol et posé à proximité immédiate du bateau, et des agrégations plus lâches et dispersés dans un rayon un peu plus large autour du bateau. Au bout d'un certain temps, les individus décollent et se rapprochent à nouveau, ou bien décrochent définitivement. Les conditions d'observation à bord des bateaux ne permettent cependant pas de quantifier ces dynamiques, ou les échelles de distance à laquelle ce comportement intervient. Une étude récente l'a cependant très bien décrit pour des pêcheries au thon en milieu tropical, grâce à l'analyse des images de radars utilisés par les pêcheurs (Assali 2017). Ce comportement peut aussi être observé en croisant les données GPS d'oiseaux et de bateau (Figure V-6).

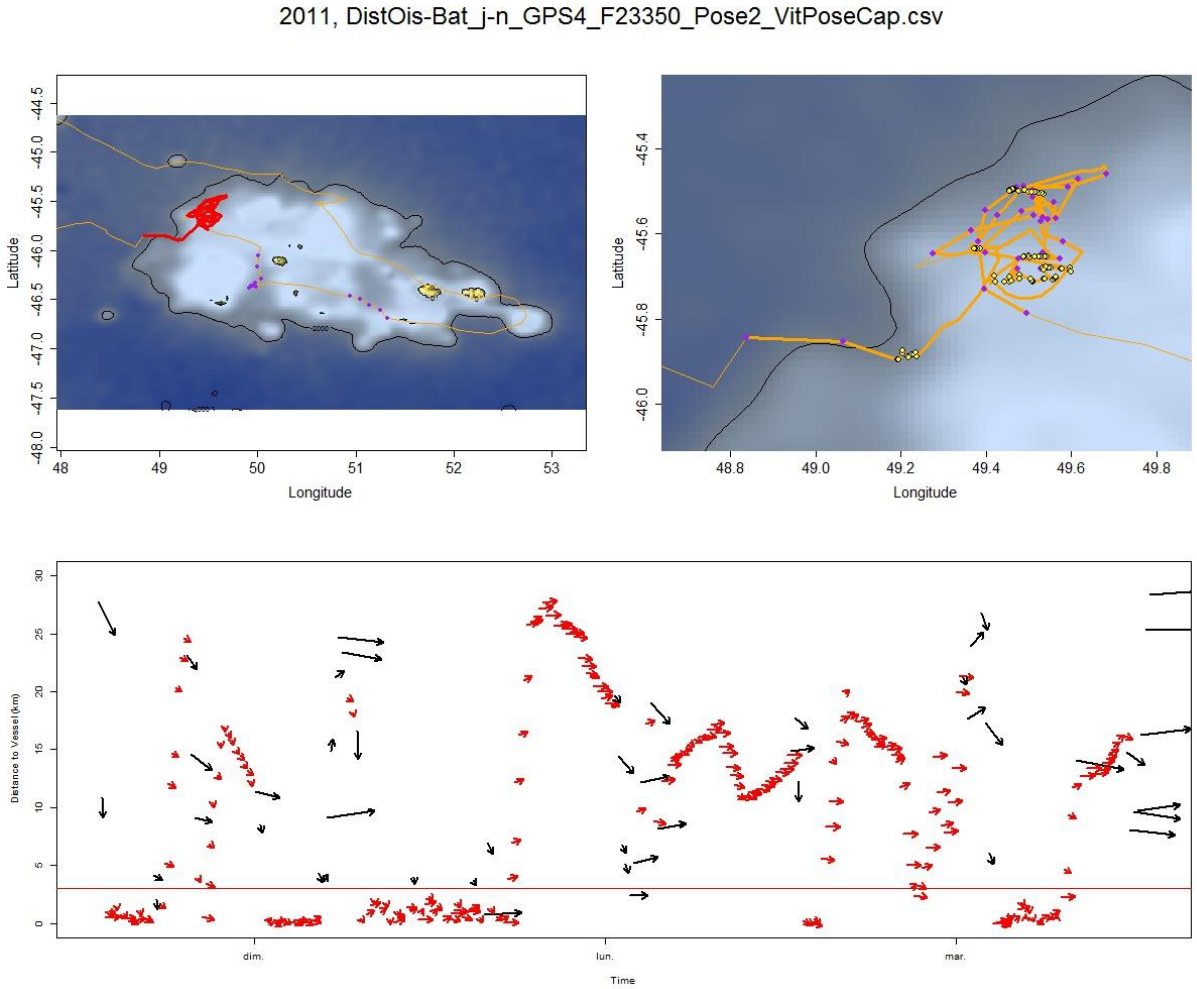


Figure V-6: Visualisation d'une des 469 rencontres de bateaux par un grand albatros, ici en 2011. Une série de localisation GPS de l'oiseau à moins de 30km d'un bateau (en rouge sur la figure en haut à gauche) est observée en détail (zoom en haut à droite). Dans le panneau du bas, chaque flèche correspond à une localisation GPS de l'oiseau, l'abscisse représente l'heure, l'ordonnée la distance au bateau. La direction de la flèche indique la direction de vol de l'oiseau par rapport au bateau (vers le bateau pour une flèche vers le bas, vers le haut pour un vol à l'opposé du bateau). Les flèches rouges montrent les phases où l'oiseau est posé sur l'eau (vitesse < 10km/h). On voit que beaucoup de ces phases posées sont très proches du bateau, et correspondent à la zone d'agrégation dense. Ces phases très proches du bateau sont entrecoupées de moment où l'oiseau est plus loin où il est peu probable qu'il retire de la nourriture issue du bateau. Noter les brèves phases de vol précédant les rapprochements au bateau.

Ainsi les observations à bord des bateaux ne permettent pas de faire des suivis du comportement individuel. La distance maximale à laquelle les oiseaux sont visibles depuis le bord ne permet pas d'identifier à quelle distance les oiseaux commencent leur approche, ni de

comptabiliser le temps passé dans les agrégations lâches à plus forte distance du bateau. On ne sait donc en général pas non plus combien de temps un oiseau reste, et si les fortes agrégations sont dues à quelques individus restant longtemps ou à un fort roulement des individus restant chacun peu de temps. Enfin les variations de ces comportements entre espèces sont évidemment peu comprises. C'est ce que nous allons étudier ici grâce à l'étude croisée des déplacements d'oiseaux et de bateaux par suivi GPS.

Notons par ailleurs que les albatros hurleurs ont des rayons de prospection considérables, et peuvent potentiellement rencontrer des bateaux de diverses flottes dans différentes régions de l'Océan Indien et de l'Océan Austral (Tuck et al. 2015, en particulier les femelles qui partent plus au nord dans des zones de pêche au thon Weimerskirch H. et al. 2017). Pendant leur saison de reproduction, les albatros à sourcils noirs quant à eux restent principalement dans des eaux néritiques du plateau de Kerguelen, et ne peuvent interagir qu'avec cette flotte (Figure V-7).

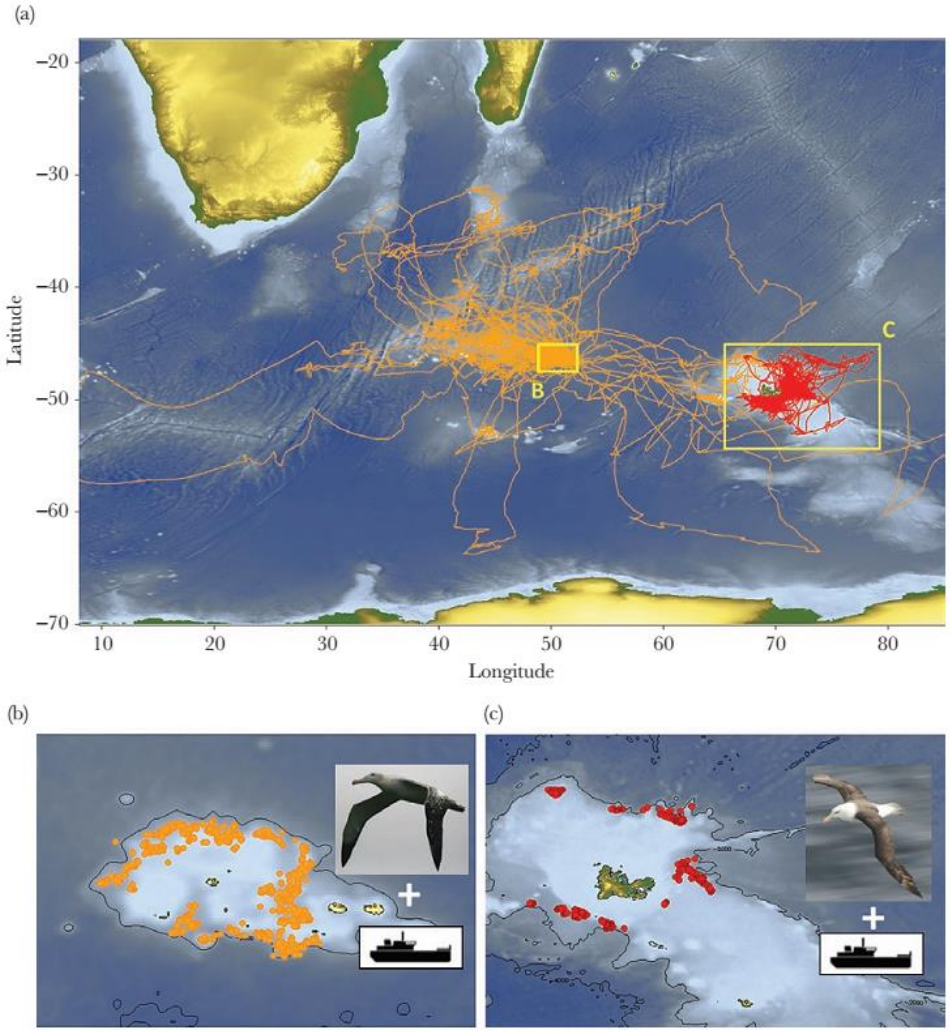


Figure V-7: (a) Trajets de grands albatros (orange) et d'albatros à sourcils noirs (rouge) analysés. Les données sur les bateaux ne couvrent que les zones exclusives économiques françaises (approximativement délimitées par les rectangles. Ensemble des interactions entre les grands albatros et les bateaux (b) et entre les albatros à sourcils noirs et les bateaux (c), exclusivement sur les bords de plateau. Figure reprise de (Collet et al. 2017a).

V.1.4. Questions et organisation du chapitre :

Les grands albatros pendant leur période d'incubation ont des trajets très longs qui partent souvent à des centaines voire à des milliers de kilomètres de la colonie, et ils se nourrissent de ressources très dispersées. Les albatros à sourcils à noirs ont des trajets plus courts (quelques centaines de kilomètres au maximum) et font preuve de stratégies de fidélité spatiale à long terme (voir chapitre précédent) ce qui suggère qu'ils recherchent des proies dont la distribution est relativement répétable. Toutefois on ne sait pas si ces stratégies de fidélité sont basées sur des préférences innées ou acquises tôt dans la vie de l'individu. Enfin, les grands albatros sont beaucoup plus gros et dominants sur les autres espèces d'oiseaux marins. On s'attend donc de manière générale à ce que les grands albatros soient beaucoup plus attirés par les bateaux que les albatros à sourcils noirs. Le lien entre la fidélité spatiale des albatros à sourcils noirs et les dynamiques spatiales des bateaux est néanmoins incertain : il se pourrait que la fidélité spatiale chez cette espèce soit liée au comportement des bateaux.

Dans la première partie du chapitre, nous allons déterminer à partir des données GPS sur les oiseaux et les bateaux à quelle distance les albatros semblent détecter et être attirés par les bateaux et à quelle distance ils se posent près des bateaux pour tenter d'en retirer des ressources. Cela nous permettra de construire des modèles pour étudier les variations dans le taux de rencontres de bateau le long des trajets, les probabilités d'attraction et d'interaction avec les bateaux rencontrés, ainsi que les temps de résidence aux bateaux rencontrés.

Dans la seconde partie du chapitre, nous nous servirons de ces modèles pour comparer les taux de rencontres et les réponses comportementales des albatros aux bateaux rencontrés. Nous comparerons les réponses des deux espèces, pour tester l'hypothèse que les grands albatros sont plus attirés par les bateaux rencontrés. Enfin nous évaluerons également dans quelle mesure des variables contextuelles comme l'activité de pêche du bateau ou la présence de cétacés au moment de la rencontre peuvent influencer ces réponses.

Enfin, dans la troisième partie, nous testerons si la fidélité spatiale individuelle chez les albatros à sourcils noirs est influencée par les interactions avec les bateaux de pêche, et en particulier si les oiseaux tiennent compte de leurs interactions récentes avec des bateaux pour décider de leurs zones de nourrissage.

V.2. Distances de réactions : définition de la zone d'agrégation et de la portée de détection

V.2.1. Evaluation statistique de la zone d'agrégation dense autour du bateau

On a vu dans l'introduction du chapitre que les oiseaux forment une agrégation particulièrement dense dans un périmètre réduit autour du bateau, où les tentatives de nourrissage s'effectuent et les oiseaux passent beaucoup de temps posés sur l'eau. Entre chaque localisation GPS d'un oiseau, on peut évaluer la distance parcourue et en déduire la vitesse moyenne entre ces deux localisations. Un histogramme des vitesses révèle un pic de valeurs très faibles. Traditionnellement, dans la littérature un seuil de 10km/h est utilisé pour catégoriser les

localisations comme posées sur l'eau (<10kmh) ou en vol (>10km/h). Notons qu'il s'agit ici de moyennes de comportement entre localisations. A titre de validation, l'immense majorité des localisations de nuit présentent en effet des vitesses < 10km /h (les albatros étant essentiellement diurnes).

Lorsque l'on observe la probabilité d'observer une vitesse < 10km/h en fonction de la distance de l'oiseau au bateau (regroupant toutes les localisations enregistrées sur l'ensemble des grands albatros suivis en 2011 et 2012, 72 trajets de 69 individus, avec une fréquence GPS de 15min), on constate qu'elle est initialement assez élevée mais décroit très rapidement pour des distances très proche du bateau, avant de brusquement atteindre une sorte de valeur de base qui ne change presque plus avec la distance au bateau (Figure V-8). On peut modéliser cette relation par une régression linéaire segmentée, qui permet d'estimer statistiquement la valeur du point de rupture. Dans le cas des grands albatros on obtient une valeur d'environ 3km.

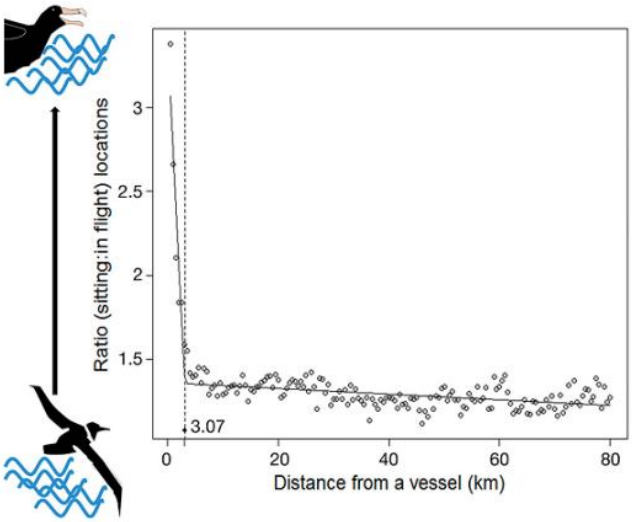


Figure V-8: Rapport du nombre de localisations avec une vitesse < 10km/h sur le nombre de localisations à vitesse > 10km/h, selon la distance au bateau (km). Repris de (Collet et al. 2015)

V.2.2. Evaluation statistique de la distance maximale d'observation d'un biais directionnel

La visualisation dynamique des trajets d'oiseaux et de bateaux montre souvent des oiseaux effectuant brusquement un fort virage qui les mène à s'approcher très près d'un bateau. On peut estimer que ce virage correspond au moment où l'oiseau a détecté le bateau et décidé de s'en approcher. Ce changement de comportement peut être quantifié en calculant la direction entre localisation GPS successives de l'oiseau, et en comparant cette direction à la direction entre l'oiseau à ce moment-là et le bateau au même moment. Si l'oiseau vole vers le bateau, cet angle sera proche de 0°. En regroupant toutes les localisations GPS de grand albatros, on peut établir les distributions observées de cet angle en fonction de la distance au bateau.

Lorsque l'oiseau se déplace indépendamment du bateau, on attend une distribution uniforme de cet angle entre 0 et 180° et donc une probabilité d'observer des angles <10° de 10/180 ~ 0.056. C'est bien ce qu'on observe, pour des distances longues (Figure V-9). En revanche

cette probabilité d'angle < 10° est bien plus forte à faible distance, et décroit avec la distance au bateau jusqu'à atteindre la valeur basale de 10/180. Une modélisation par régression linéaire segmentée permet d'estimer le point de rupture à environ 30km du bateau.

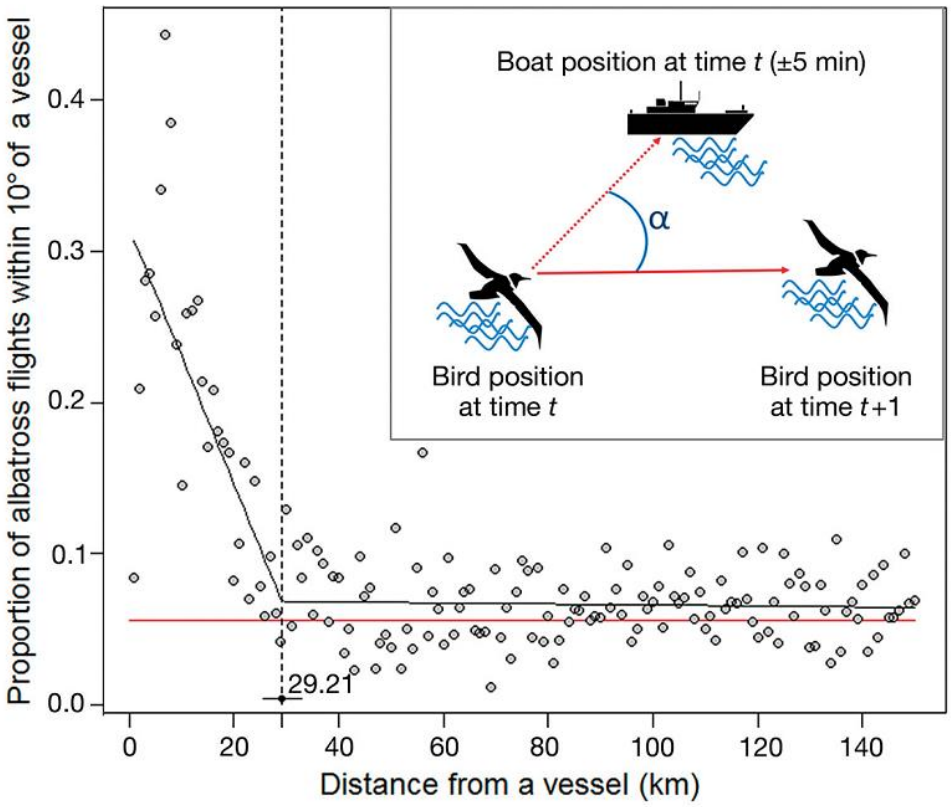


Figure V-9: Proportion de localisations de grands albatros dont la direction observée forme un angle α < 10° à la direction vers un bateau, en fonction de la distance à ce bateau (km). Repris de (Collet et al. 2015)

V.2.3. Implications

A partir de ces deux estimateurs, on va pouvoir évaluer plus précisément les différentes décisions d'approvisionnement des albatros vis-à-vis des bateaux. Lorsque les oiseaux sont à plus de 30km des bateaux, rien n'indique statistiquement qu'ils soient capables de détecter le bateau et de s'en approcher directement. Ainsi on peut considérer qu'un albatros ne passant jamais à moins de 30km d'un bateau n'a pas « rencontré » de bateau. A l'inverse, à chaque fois qu'un albatros entre dans un rayon de 30km autour d'un bateau, on peut supposer qu'il peut potentiellement le détecter et donc décider d'exploiter l'opportunité ou non. L'exploitation sera définie comme une localisation présentant une vitesse < 10km/h à moins de 3km du bateau : un oiseau qui ne se pose jamais à moins d'une telle distance a peu de chances d'en obtenir de la nourriture.

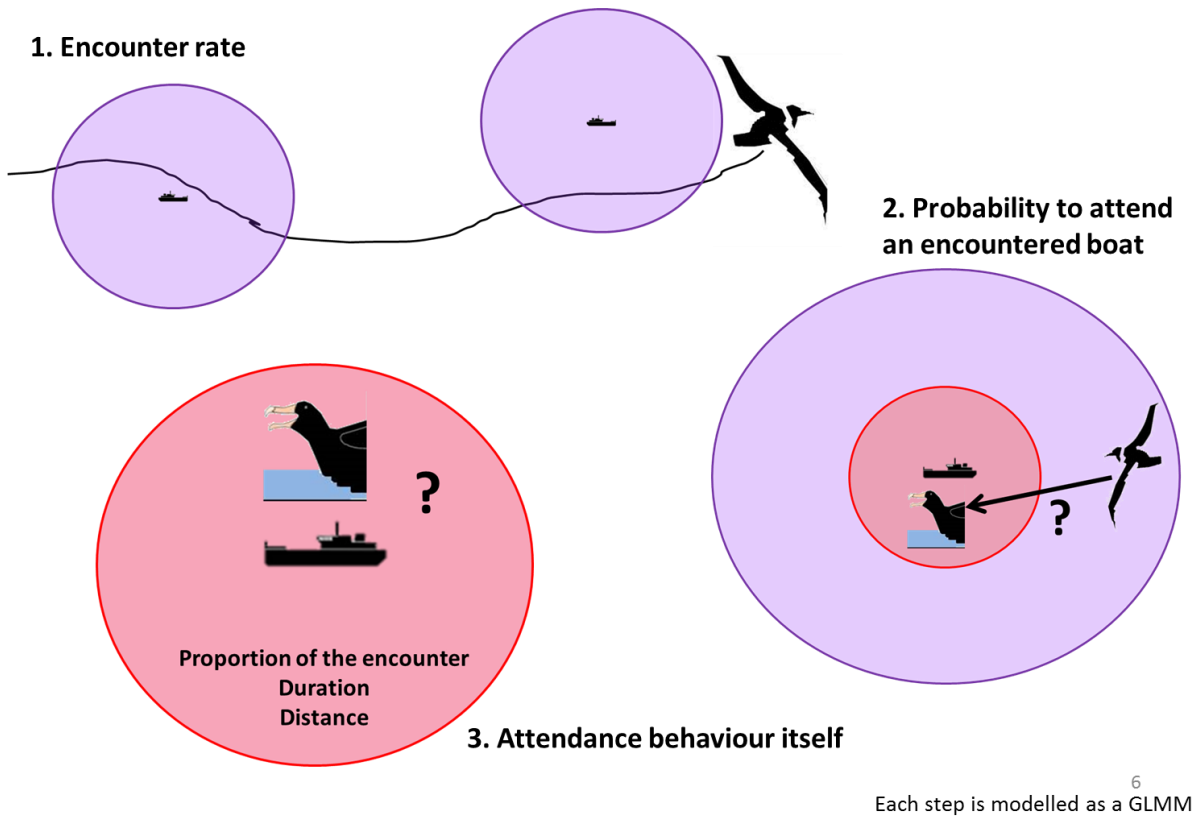


Figure V-10: Modélisation du comportement des albatros avec les bateaux: 1. le taux de rencontre est calculé comme le nombre de fois où l'oiseau entre dans un rayon de 30km d'un bateau (cercles violets), rapportée à la durée du trajet ; 2. à chaque rencontre ainsi définie on détermine si l'oiseau s'est posé à moins de 3km du bateau ou non (cercles rouges) ; 3. si l'oiseau s'est posé, on calcule la distance moyenne au bateau lorsqu'il est dans un rayon de 3km, le temps passé dans ce rayon de 3km (et le rapport entre ce temps passé à moins de 3km et le temps passé au total dans un rayon de 30km pendant cette rencontre). Chaque étape fait l'objet de modèles linéaires mixtes généralisés (distributions négative binomiale, binomiale et gaussienne ou négative binomiale, respectivement). Repris de (Collet et al. 2017b).

Ainsi on peut étudier (Figure V-10) le taux de rencontre comme le nombre de fois où l'oiseau entre dans un rayon de 30km autour d'un bateau, la probabilité d'attraction comme la proportion de ces rencontres qui contiennent des localisations posées à moins de 3km du bateau, et le comportement à 3km du bateau : temps passé par rencontre, distance moyenne au bateau, etc. Chacune de ces étapes peut faire l'objet d'un modèle linéaire généralisé mixte (généralisé pour pouvoir traiter des variables non gaussiennes comme des probabilités, mixtes pour prendre en compte des mesures répétées par individu et/ou par trajets). On peut avec ces modèles tester si les éventuelles différences entre espèces ou entre classes d'individus sont significatives statistiquement, et également tester si certains facteurs environnementaux comme l'activité du bateau influencent les réponses des oiseaux.

Notons que ces estimateurs ont été établis sur le grand albatros (et qu'ils ne varient pas entre les 3 années de suivi). En appliquant les mêmes méthodes aux albatros à sourcils noirs, on peut montrer que la distance d'attraction est la même pour l'albatros à sourcils noirs (Figure V-11), mais qu'en toute rigueur la distance d'exploitation devrait être légèrement plus réduite que

chez l'albatros hurleur (les albatros à sourcils noirs interagissent plus près du bateau, toutefois dans un souci de comparaison entre espèces nous avons utilisé la même valeur de 3km).

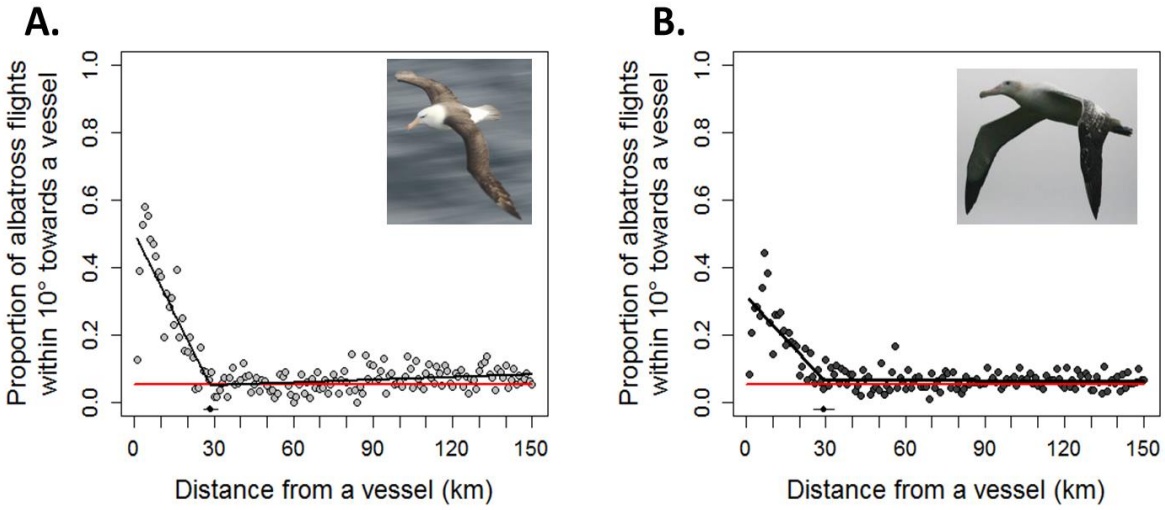


Figure V-11: Proportion de localisations d'albatros à sourcils noirs (gauche) et de grands albatros (droite) dont la direction observée forme un angle α < 10° à la direction vers un bateau, en fonction de la distance à ce bateau (km). Repris de (Collet et al. 2017a).

V.2.4. Limites et analyses de sensibilité

La décroissance avec la distance au bateau observée dans chacune de ces relations indique que le comportement d'agrégation et la probabilité de détection/attraction ne sont pas binaires mais progressifs. Utiliser des seuils fixes est donc une simplification de la réalité. Dans l'article sur les réponses des grands albatros, nous avons joint une analyse de sensitivité sur la définition du seuil de détection/attraction. En prenant des distances plus courtes et donc plus restrictives, on diminue évidemment le nombre de « rencontres », et on augmente la probabilité qu'une rencontre soit suivie d'exploitation. Il n'est pas possible de savoir quelle valeur reflète au mieux la réalité des processus. Toutefois nous montrons dans cette analyse de sensitivité que cela ne change rien aux résultats des comparaisons des réponses entre classes d'individus (Annexe 11).

L'analyse de sensitivité couvre également un autre paramètre : celui du seuil de durée que l'on utilise pour déterminer si deux « rencontres » très proches dans le temps vont être considérées comme une seule. J'ai pris dans cette thèse et dans les articles une valeur la plus faible possible qui tiennent tout de même compte des potentielles incertitudes de localisation. Ce choix évite de faire des hypothèses sur les capacités de mémorisation à court terme par les oiseaux de la présence d'un bateau très proche. Là encore les analyses de sensitivité révèlent une influence sur les valeurs absolues des réponses comportementales mais pas sur les valeurs relatives entre classes d'individus.

Un autre point sur lequel je ne m'attarde pas dans la présente thèse car purement technique est l'influence de la fréquence d'acquisition des points GPS sur les oiseaux et les

bateaux. Dans le cas des bateaux, cette fréquence est assez faible (en général une heure) et irrégulière ; ce qui m'a poussé à interpoler leur localisations toutes les 10min. Cela génère de l'incertitude sur leur localisation réelle. Dans une analyse jointe à l'article (Annexe 11) je quantifie précisément cette incertitude, et je montre que cela n'affecte en rien nos conclusions. Notons tout de même que chez les albatros à sourcils noirs, le jeu de données initial présentait des localisations toutes les 3min (contre 15min chez les grands albatros), et qu'en utilisant cette résolution, on obtient une estimation du seuil de détection/attraction légèrement plus faible (~ 25km). Il n'est pas possible de savoir si le même résultat aurait été obtenu avec les grands albatros.

En conclusion nous avons pu estimer que ces deux espèces d'albatros peuvent être attirés par les bateaux jusqu'à 30km de distance, ce qui nous permet d'estimer des taux de rencontres pendant le trajet. Nous avons également mis en évidence que les interactions se font majoritairement dans un rayon de 3km autour du bateau, la zone entre 3 et 30km étant plus difficile à définir. Cela nous permet de définir les limites de ce que nous considérerons comme la parcelle, pour calculer la probabilité de joindre une parcelle rencontrée, et le temps passé à l'exploiter. Il convient de se rappeler que c'est un exercice de modélisation qui facilite les analyses comparatives, mais qu'il ne faut pas forcément prendre les valeurs absolues au pied de la lettre.

V.3. Variations intra et interspécifiques de la réponse des albatros aux palangriers rencontrés

Dans cette section, nous allons examiner les variations de taux de rencontres et de réponses comportementales aux bateaux rencontrés chez différents albatros. Nous testons généralement l'hypothèse que les individus plus dominants (grands albatros > albatros à sourcils noirs, mâles > femelles chez le grand albatros) et/ou dont les proies sont très dispersées (grand albatros > albatros à sourcils noirs) sont plus attirés par les bateaux rencontrés.

Nous utilisons ici les deux seuils (3km moins de 10km/h et, 30km) pour définir les interactions et les rencontres des albatros avec les bateaux. Sur un total de 194 trajets de grands albatros, 91 ont interagi avec un palangrier autour de Crozet (46.9%). Ce taux monte même à 73% si on écarte l'année 2013 où beaucoup moins de bateaux étaient présents dans le secteur par rapport aux autres années. En moyenne ces interactions lorsqu'il y en avait, représentaient 11 +/- 1 heures, soit 3.9 +/- 0.6% de la durée du trajet des grands albatros (moyennes +/- s.e.m., nuits comprises). En comparaison, 33 des 189 trajets d'albatros à sourcils noirs ont interagi avec un palangrier à Kerguelen (17.5%), en moyenne pendant 10.6 +/- 1.2 h, soit environ 21.9 +/- 2.9% de la durée de leur trajet (en comptant les nuits). Selon les métriques utilisées, on peut donc avoir des conclusions opposées sur la comparaison des deux espèces (moins de chances d'interagir chez les sourcils noirs, mais pour une même durée moyenne que les grands albatros ce qui représente une part beaucoup plus importante de la durée du trajet d'un albatros à sourcil noir). Cela peut être dû à d'importantes différences dans les taux de rencontre, les probabilités d'attraction, et/ou les temps d'exploitation entre les deux espèces.

V.3.1. Variations inter-spécifiques

Les albatros à sourcils noirs rencontrent beaucoup moins souvent de bateaux (32% contre 60% des trajets, généralement 1-2 rencontre(s) par trajets chez les albatros à sourcils noirs, contre plusieurs chez les grands albatros), mais lorsque c'est le cas ils ont plus de chances d'être attirés (80% contre 60% de chances), et restent plus longtemps et plus près du bateau que les grands albatros (Figure V-12).

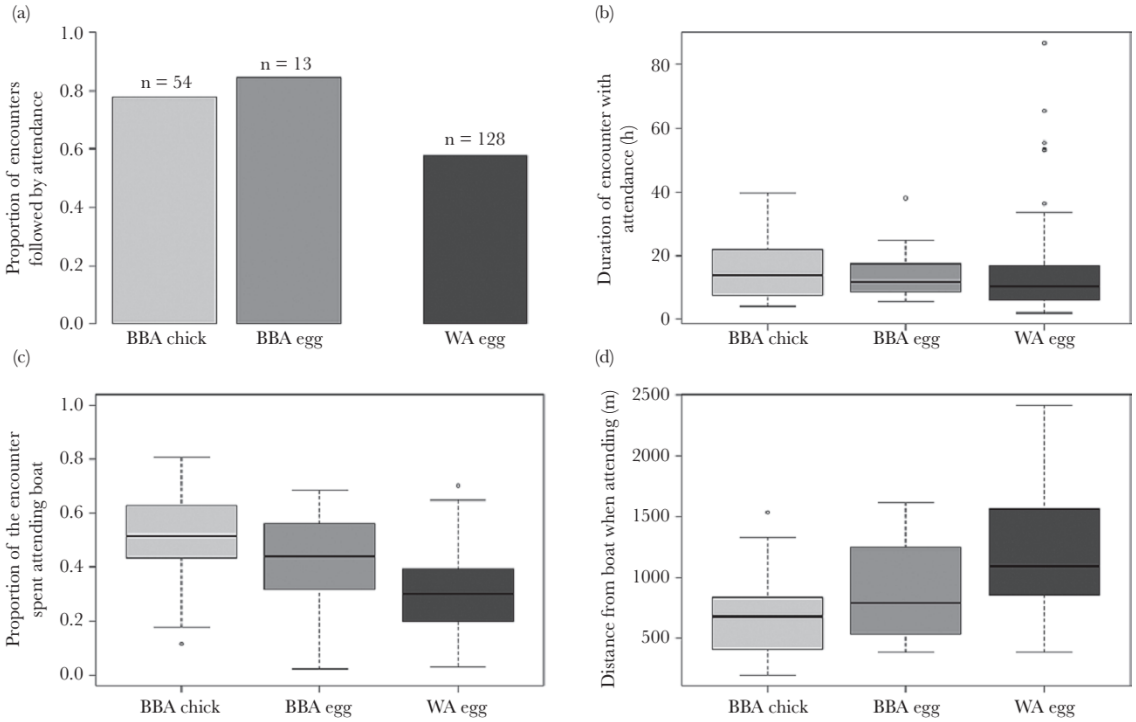


Figure V-12: Réponses aux bateaux rencontrés chez les albatros à sourcils noirs en incubation (BBA egg) ou en élevage de poussin (BBA chick) et chez les grands albatros en incubation (WA egg) : a. proportion de rencontres contenant une interaction, b. durée totale des rencontres (temps passé < 30km du bateau), c. proportion du la durée de la rencontre passée à moins de 3km du bateau, et distance moyenne lorsque posé < 3km d'un bateau. Repris de (Collet et al. 2017a).

Le plus faible taux de rencontres des albatros à sourcils noirs peut s'expliquer par deux facteurs. Les palangriers opèrent sur les bords des plateaux (pente du plateau), dans des eaux à profondeurs comprises entre 1000 et 2000m environ. A Kerguelen, la zone de pente de plateau est assez éloignée de la colonie d'albatros à sourcils noirs (généralement > 100 km), alors qu'à Crozet cette zone est beaucoup plus facilement atteinte par les oiseaux, qui parcourent des distances beaucoup plus grandes. A cela s'ajoute le fait que les grands albatros semblent naturellement exploiter de façon conséquente ces zones de pente de plateau lorsqu'ils ne sont pas à proximité de bateaux. Cela semble beaucoup moins le cas des albatros à sourcils noirs : lorsqu'ils sont effectivement dans ces zones, ils se posent assez rarement à la surface de l'eau (nécessaire pour se nourrir) hormis lorsqu'ils sont très proches des bateaux (Figure V-13).

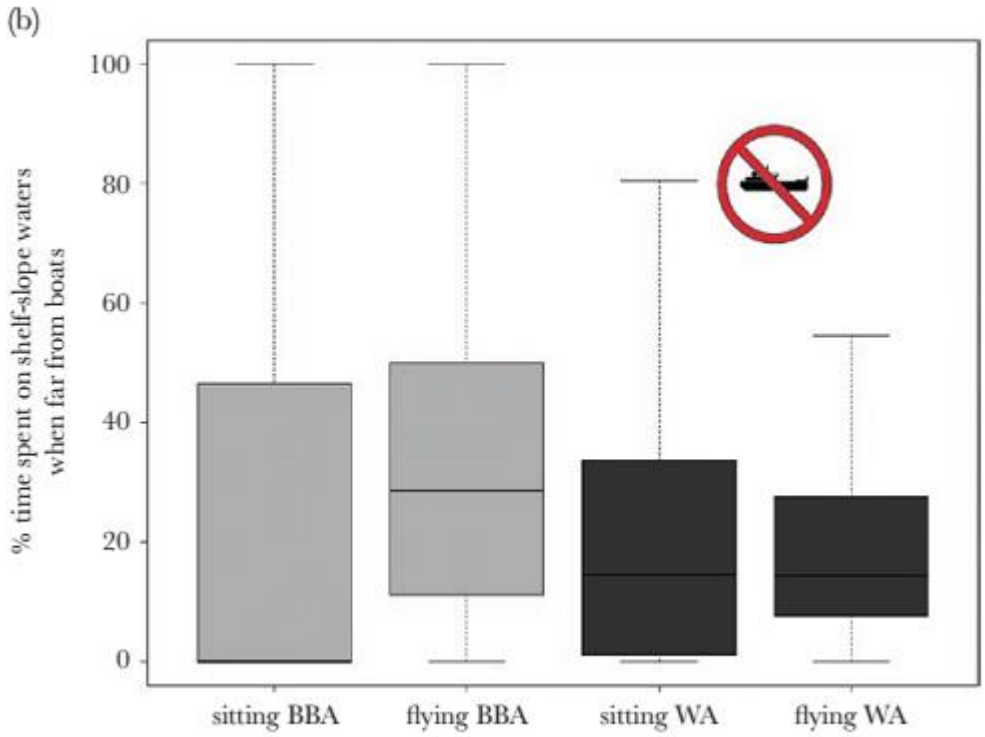


Figure V-13: Proportion des localisations classées comme posées sur l'eau (sitting) ou en vol (flying) qui sont observées dans les eaux de pente du plateau lorsqu'aucun bateau n'est à moins de 30km de l'oiseau, chez les albatros à sourcils noirs (BBA) les grands albatros (WA). Repris de (Collet et al. 2017a).

V.3.2. 3.3.2. Variations intra-spécifiques

Chez le grand albatros, le plus faible taux d'interaction en 2013 est bien dû à un taux de rencontre beaucoup plus faible (45% de trajets avec rencontre en 2013, 91% et 88% en 2011 et 2012), non compensé par la probabilité d'être attiré (similaire entre années), et accentué par une proportion de temps plus grande passée hors de la zone des 3km en 2013. Les modèles montrent que le sexe de l'individu et son âge ont très peu d'influence sur le taux de rencontre, la probabilité d'être attiré ou le comportement une fois attiré. Des analyses préliminaires chez l'albatros à sourcils noirs suggéraient également l'absence d'effets liés au sexe de l'individu. En revanche nous montrons que les albatros à sourcils noirs avec un poussin à nourrir ont un taux de rencontres inférieur à ceux dont l'œuf n'a pas encore éclos, probablement parce que leurs trajets sont plus courts, mais que les oiseaux avec un poussin restent pourtant plus longtemps à interagir avec les bateaux une fois attirés (Figure V-12).

Chez le grand albatros, « seules » 60% des rencontres sont suivies d'interactions avec le bateau. Une partie de cette variation est liée à l'activité du bateau au moment de la rencontre : les albatros croisant des bateaux en voyage entre deux opérations de remontées de ligne ont très peu de chances d'être attirés (Figure V-14).

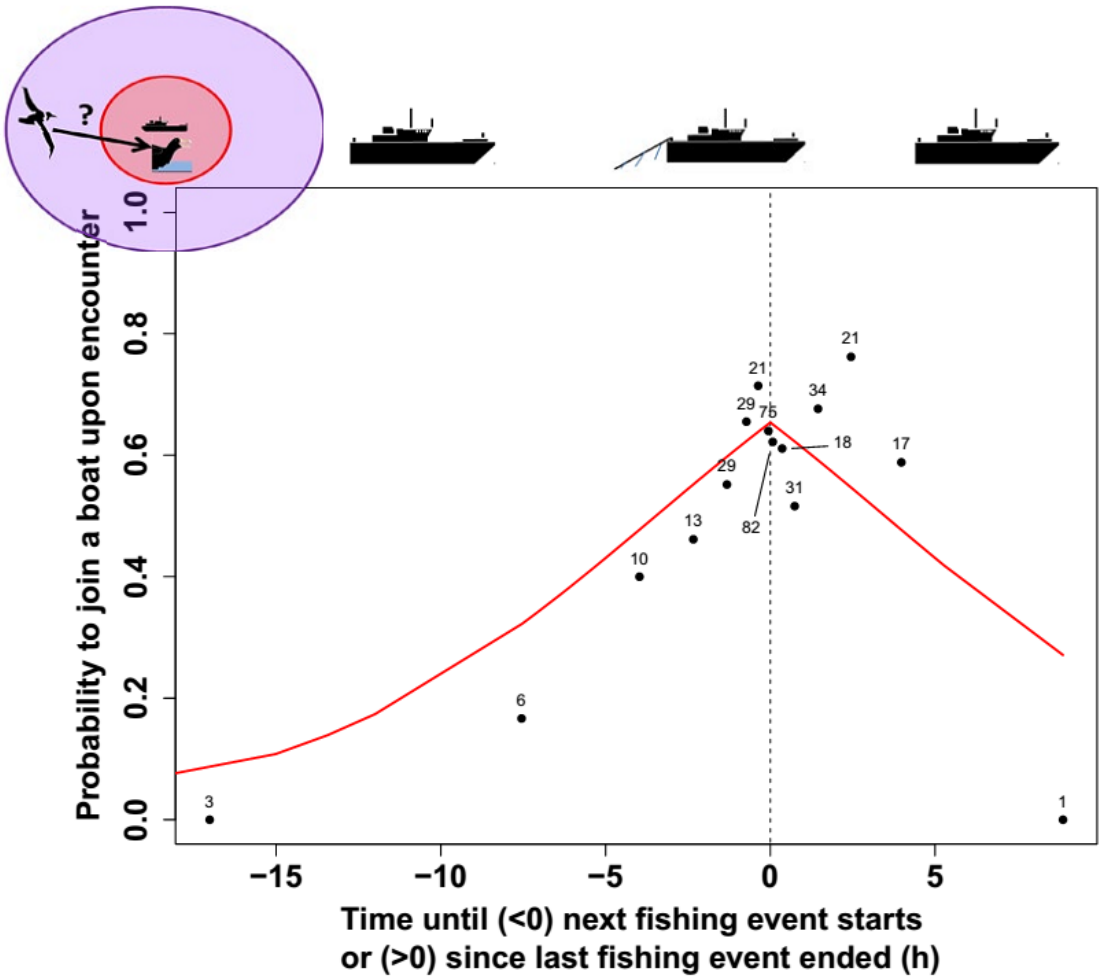


Figure V-14: Probabilité observée (points noirs, n indiqué) et modélisée par GLMM binomial (ligne rouge) qu'un grand albatros soit attiré par un bateau rencontré selon que le bateau soit plus ou moins proche dans le temps d'être en activité de pêche (virage ou filage, ligne pointillée verticale : en activité) au moment du début de la rencontre. Repris de (Collet et al. 2017b).

Toutefois même lorsque le bateau est croisé au moment où il est en opération de virage, il reste une probabilité non négligeable que l'albatros poursuive son trajet sans s'arrêter (Figure V-14). D'autre part la plus forte probabilité d'être attiré au moment du virage contraste avec ce que l'on sait des mesures de mitigation qui réduisent considérablement la nourriture disponible aux oiseaux. En effet 66% des localisations à moins de 3km d'un bateau sont pendant des opérations de virage, et 2.1% pendant des opérations de filage, le reste (31.5%) alors que le bateau n'opère pas sur les lignes de pêche (en transit, ce qui peut inclure occasionnellement des vidages de déchets comestibles). A titre de comparaison, lorsque l'oiseau est à moins de 30km mais à plus de 3km, le bateau est en opération de virage dans 56% du temps, en filage 9.6% du temps, et sans activité de pêche dans 34% du temps. Nous avons donc voulu savoir si cela pouvait être lié à la présence de cétacés déprédatant les lignes de pêche. Notons au passage que chez les albatros à sourcils noirs, la quasi-totalité des rencontres de bateaux a eu lieu alors qu'ils étaient en opération de virage (a priori c'est dû au hasard, d'après les résultats de tests de randomisation), et qu'il y a

beaucoup moins de déprédation à Kerguelen, ce qui explique que ces questions n'aient été posées que sur le grand albatros.

Nos résultats indiquent que dans la moitié des cas où un grand albatros a rencontré un bateau et s'en est approché pour interagir, aucun cétacé n'était présent à ce moment-là. A l'inverse, dans la moitié des cas où un grand albatros a croisé un bateau sans s'y arrêter, des cétacés étaient présents autour du bateau à ce moment-là. La présence d'orques et de cachalots semblent donc ne pas affecter la probabilité que les grands albatros soient attirés par les bateaux. En revanche, une fois attirés, les grands albatros ont tendance à rester plus longtemps lorsque des cétacés sont présents autour du bateau.

Enfin, nous avons également pu montrer que le gain de masse des grands albatros (différence de masse entre avant et après le trajet) n'est pas affecté par le taux d'interaction avec ces bateaux, et que cela ne dépend pas du sexe de l'individu (Figure V-15).

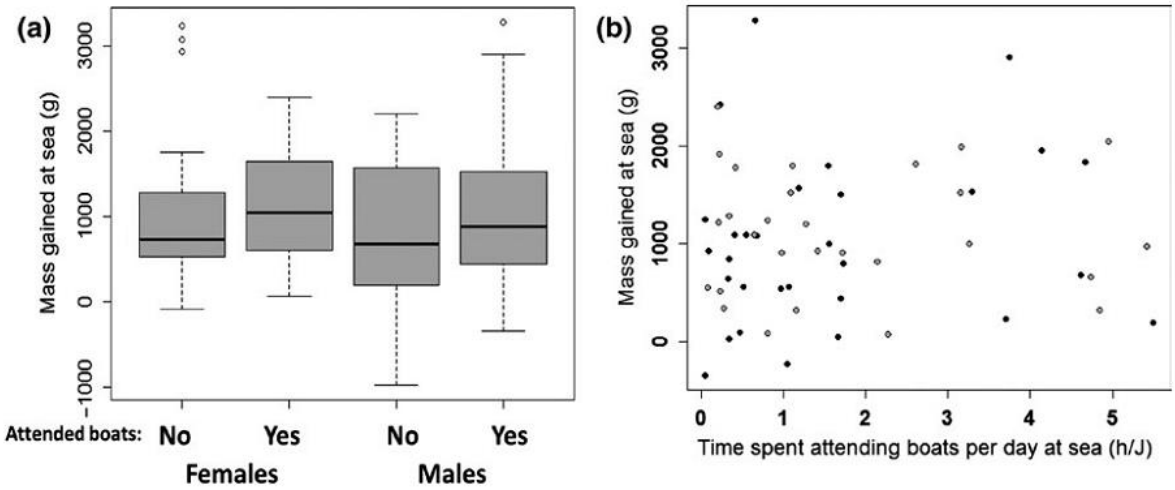


Figure V-15:Différence de masse entre le départ en mer et le retour au nid des grands albatros équipés de GPS, selon qu'ils ont ou non interagi avec un bateau (gauche), et selon le temps passé à moins de 3km d'un bateau par jour de trajets (droite) lorsque > 0 (mâles : noir, femelles : gris). Repris de (Collet et al. 2017b)

V.3.3. 3.3.4. Conclusions

Les résultats principaux de l'analyse comparative sont résumés dans la Figure V-16. Contrairement à nos prédictions les grands albatros ne semblent pas plus attirés par les bateaux de pêche rencontrés que les albatros à sourcils noirs, mais ils en rencontrent davantage. D'autre part, là encore contrairement à nos prédictions, chez les grands albatros les mâles potentiellement plus dominants ne sont pas plus attirés par les bateaux que les femelles.

Les variables contextuelles expliquent une partie de la variance observée dans les interactions avec les bateaux : le nombre de bateaux influence le taux de rencontre chez les grands albatros, l'activité de pêche du bateau influence fortement la probabilité d'attraction des albatros, et l'activité de pêche du bateau, la présence de cétacés et le stade reproducteur des oiseaux

influencent le comportement des oiseaux au sein des agrégations près des bateaux. Une part importante des rencontres de bateaux chez les grands albatros (~40%) n'est pas suivie d'interaction à plus fine échelle spatiale, même lorsque le bateau est en activité et/ou que des cétacés sont présents.

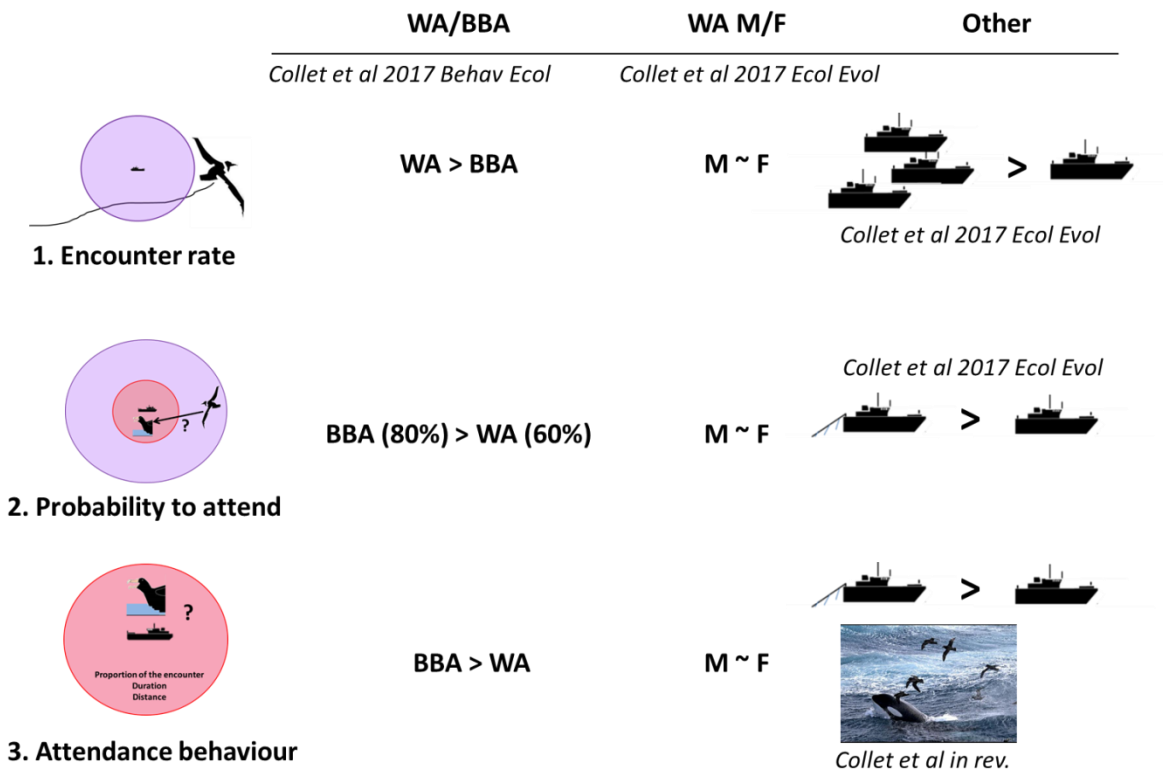


Figure V-16: Résumé des principaux résultats sur le taux de rencontre (1), la probabilité d'être attiré par un bateau rencontré (2), et le comportement une fois attiré (3 : durée de l'interaction, tendance à être proche du bateau). La 2e colonne indique la comparaison entre espèces, la deuxième colonne la comparaison entre sexe chez le grand albatros (WA, résultats similaires chez l'albatros à sourcils noirs – BBA), la troisième colonne récapitule les effets liés au contexte (nombre de bateaux présents, activité du bateau et présence d'orques).

V.5. Influence de la persistance spatiale des bateaux sur la fidélité spatiale des albatros : rencontres opportunistes ou provoquées ?

V.5.1. Objectif

Les albatros qui interagissent avec un bateau lors d'un trajet reviennent-ils sur la même zone lors de leur trajet suivant, et cela leur permettrait-il d'augmenter leurs chances de rencontrer des bateaux ? Nous examinons ici le cas des albatros à sourcils noirs. Le cas des grands albatros serait beaucoup plus complexe à traiter (plusieurs rencontres par trajets, trajets qui peuvent exploiter des zones et rencontrer des bateaux bien au-delà du plateau de Crozet, alternance de trajets longs et courts, etc.), et la quantité de données disponible est moindre sur des trajets successifs de grands albatros pour les années où les données de bateaux sont également disponibles.

Nous avons vu que les albatros à sourcils noirs sont très attirés par les bateaux rencontrés. On sait d'autre part qu'ils sont très enclins à revenir sur une même zone d'un trajet à l'autre, et que les bateaux de pêche ont souvent des déplacements assez prévisibles spatialement (Oro et al. 2013). Néanmoins la fidélité spatiale à long terme chez cette espèce pourrait impliquer des préférences spatiales plus fixes, et les expériences d'interactions récentes n'avoir que peu d'influence sur les décisions des albatros à sourcils noirs.

Nous testons ici l'hypothèse que la probabilité de revenir sur une même zone chez cette espèce est plus grande lorsqu'ils ont trouvé et interagi avec un bateau lors d'un premier trajet. Nous quantifions également la prévisibilité spatiale des bateaux à différentes échelles temporelles. Pour quantifier la fidélité spatiale des oiseaux, nous utilisons la méthode de la direction au point de prospection maximal (voir chapitre précédent). La prévisibilité spatiale des bateaux est mesurée à des échelles spatiales comparables.

V.5.2. Résultats

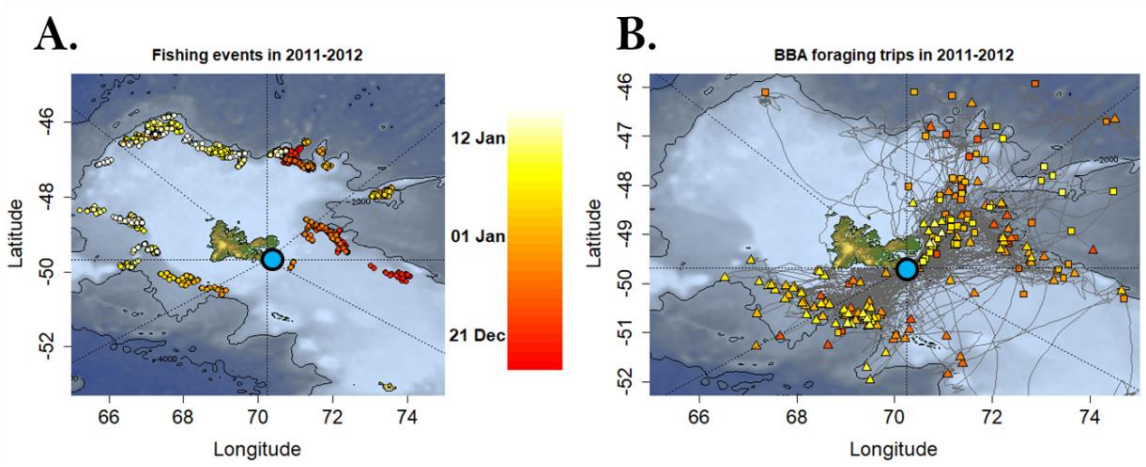


Figure V-17: A. Zones de pêche des bateaux (points de mise à l'eau des lignes) en décembre 2011 – janvier 2012 (date indiquée par la couleur). B. trajets des albatros à sourcils noirs (lignes grises) et points de prospection maximaux de chaque trajet (couleur indiquant la date, carré pour les femelles, triangles pour les mâles).

Les trajets des albatros à sourcils noirs sont relativement directifs (Figure V-17). En moyenne, par trajets 76.5 +/- 23.1% des localisations du trajet ont une direction depuis la colonie < 30° à la direction depuis la colonie au point du trajet le plus éloigné de la colonie (Figure V-18). Si l'on découpe le trajet en quatre zones de distance à la colonie 50.0 +/- 23.1% de la durée du trajet est passée dans la zone à une distance >3/4 de la distance maximale atteinte, et 88.9% des localisations dans ce dernier quart ont une direction <30° à celle au point le plus loin de la colonie. Ceci indique que la direction au point de prospection maximal du trajet est assez représentative de la direction générale du trajet (voir chapitre 1).

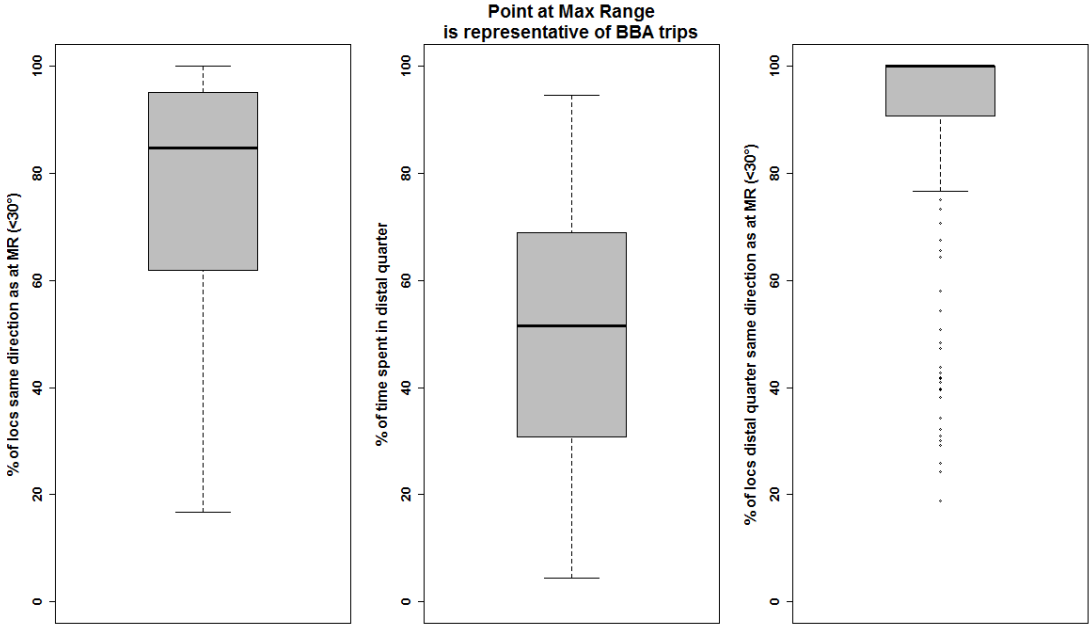


Figure V-18: gauche: pourcentage de localisation dont la direction depuis la colonie est < 30° à la direction depuis la colonie du point de prospection maximale du trajet. Milieu: pourcentage de localisations du trajet dans la partie distale du trajet (distance depuis la colonie > 75% de la distance atteinte au point de prospection maximal). Droite : Pourcentage de localisations de la partie distale du trajet dont la direction depuis la colonie est < 30° à la direction depuis la colonie du point de prospection maximale du trajet.

Nous avons vu précédemment que les zones de pêche des bateaux sont situées sur le pourtour du plateau de Kerguelen, et ce depuis le début de la pêche à la légine (Figure V-17). La distance à parcourir pour atteindre les zones de pêche depuis la colonie des albatros à sourcils noirs est donc non seulement assez grande, mais également relativement invariante année après année (Figure V-19, points noirs) et donc potentiellement très prévisible, du moins en fonction de la direction depuis la colonie. Un premier constat est que la majorité des trajets de plus de 24h des albatros à sourcils noirs (>= 88%) ont un rayon de prospection maximal (Figure V-19, points rouges) qui atteint ou dépasse cette zone de pêche (pourtour du plateau). Néanmoins ces points ne semblent pas particulièrement coïncider avec la localisation des bateaux cette année-là (Figure V-19, points jaunes : opérations de pêche entre le 15 décembre 2011 et le 21 janvier 2012). Les 42 trajets de moins de 24h n'atteignent pas ces zones, et ont des directions semblables.

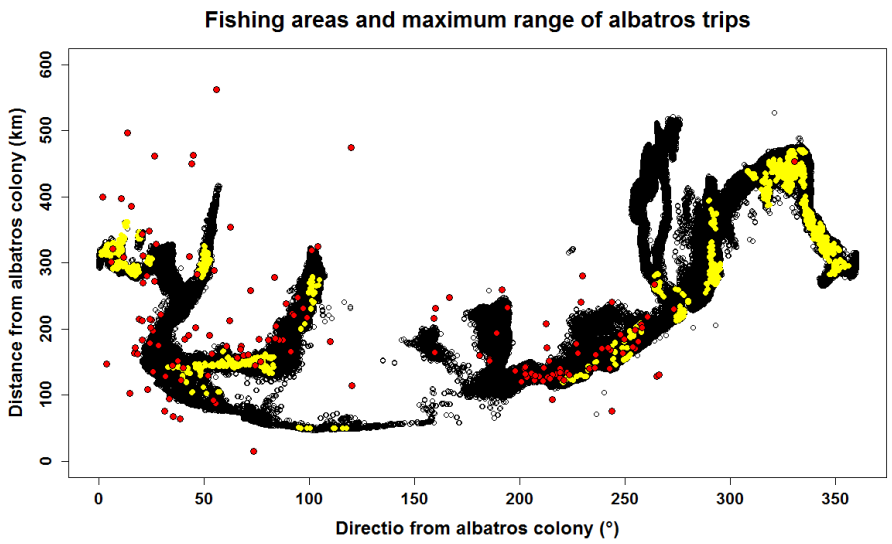


Figure V-19: Ensemble des lignes de pêche posées par les bateaux depuis 2002 (cercles noirs, coordonnées polaires depuis la colonie d'albatros à sourcils noirs). Les lignes de pêche déposées en décembre 2011 – janvier 2012 sont indiquées en jaune. La distance depuis la colonie des zones de pêche est très prévisible pour une direction donnée. Les points de prospection maximaux des trajets d'albatros à sourcils noirs > 24h sont indiqués en rouge. Les trajets de moins de 24h n'atteignent que très rarement la distance jusqu'au bord du plateau et ne sont pas représentés.

Les albatros à sourcils noirs exploitent des zones comprises dans les quarts sud-ouest ou nord-est autour de la colonie (très peu de localisations dans les quarts sud-est et nord-ouest). Cette distribution bimodale (Nord-Est ou Sud-Ouest) des directions de trajet est observée chaque année depuis 2002 dans cette population (voir section données et espèces étudiées).

Si l'on découpe la zone de Kerguelen en secteurs de 30° autour de la colonie des albatros à sourcils noirs, la probabilité moyenne de trouver un jour donné un bateau dans un secteur donné est d'environ 35%. Les bateaux en général exploitent tout le pourtour du plateau de Kerguelen et ne semblent pas montrer de secteurs de pêche privilégiés, si ce n'est qu'il y a peu de pêche au sud, sud-est car dans cette direction il n'y a pas de bordure de plateau dans les limites de la zone économique exclusive française (Figure V-20).

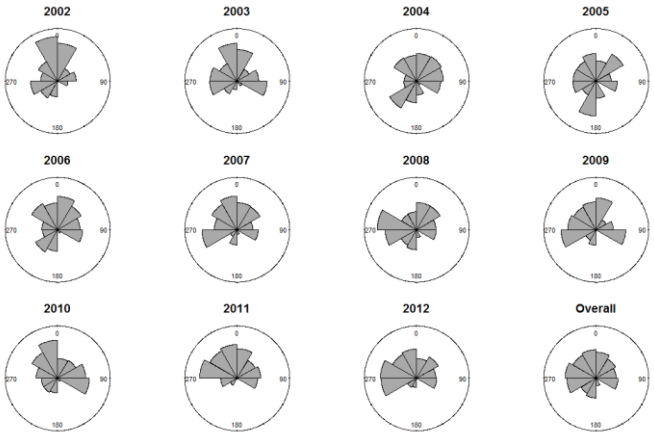


Figure V-20: Secteurs de pêches des palangrier sur la période Décembre-janvier, depuis 2002 : tous les secteurs hormis la zone sus-sud-est sont exploités tous les ans par les bateaux avec des probabilités comparables.

D'autre part, en observant leurs mouvements hebdomadaires entre décembre et janvier depuis 2002 (ex. Figure V-21), il n'y a pas de séquence répétable visible de l'ordre dans lequel ces différents secteurs sont majoritairement exploités. On constate toutefois une certaine « inertie spatiale » : les bateaux restent dans un secteur un certain temps avant d'en changer. Ainsi si l'on sait qu'un bateau était présent dans un secteur donné un jour donné, la probabilité qu'un bateau soit toujours présent dans ce secteur le lendemain est de plus de 80%, elle décroit avec le temps pour arriver proche de 40% au bout d'une quinzaine de jours (Figure V-22B). Cela est à mettre en relation à la durée moyenne d'environ 2 jours passés au nid entre deux trajets successifs d'un même albatros à sourcils noirs (Figure V-22B).

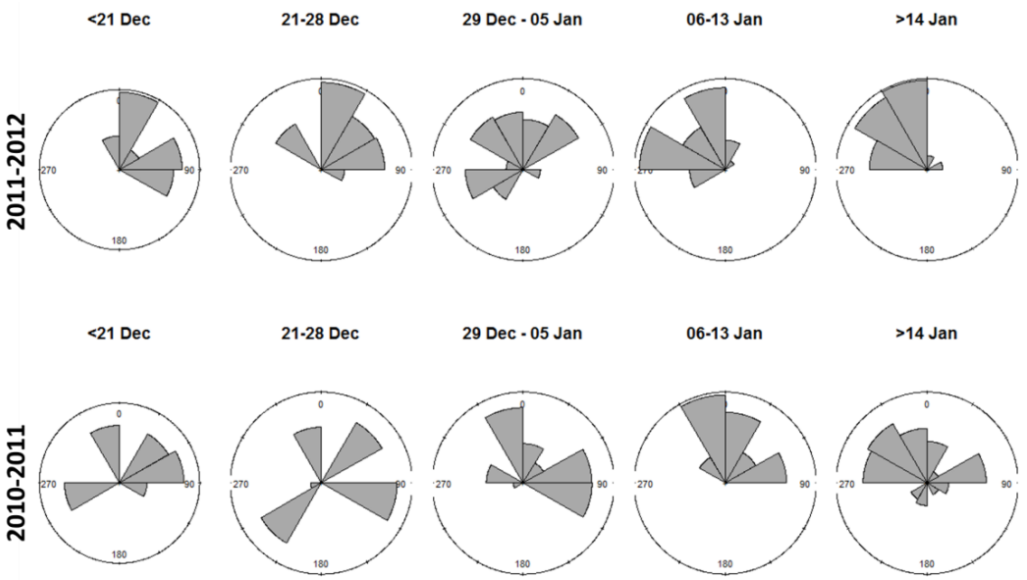


Figure V-21: Exemple des dynamiques hebdomadaires des zones de pêche de la pêcherie à la légine en 2011-2012 et en 2010-2011, entre décembre et janvier. Selon les années, à la même date, les bateaux peuvent être dans des secteurs différents.

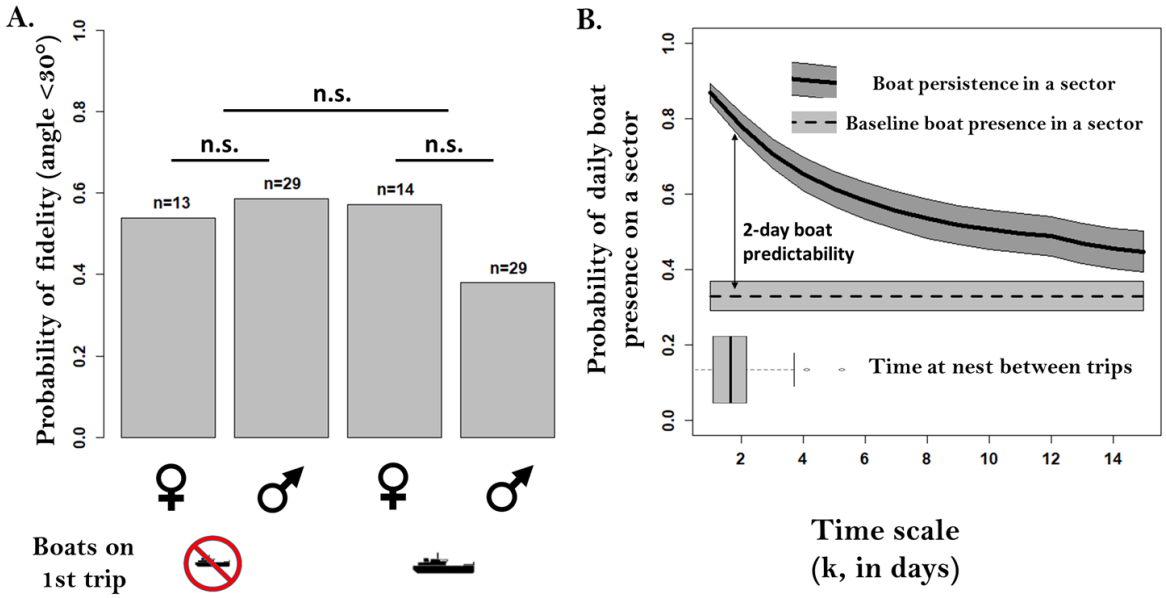


Figure V-22: A. Probabilité qu'un trajet d'albatros à sourcils noirs retourne dans une direction similaire au trajet précédent, selon le sexe de l'individu et son interaction ou non avec un bateau lors du trajet précédent. B. Probabilité de présence d'un bateau dans un secteur angulaire donné de 30° (coordonnées polaires depuis la colonie), non conditionnelles (tirets) ou sachant qu'un bateau était présent dans ce même secteur k-jours avant (ligne continue). Déviation standards indiquées calculées à partir des variations entre secteurs et entre années. La distribution des durées au nid entre trajets successifs d'un albatros à sourcils noirs est donnée pour indiquer l'échelle temporelle (médiane, interquartiles et 95% CI).

Malgré cette forte « prévisibilité spatiale » à relativement court terme, la probabilité qu'un albatros à sourcils noirs fasse un trajet dans une direction <30° à la direction de son trajet précédent n'est pas différente que l'albatros ait interagi avec un bateau lors de son premier trajet ou non et est de ~50%. La probabilité qu'ils rencontrent un bateau lors de leur 2e trajet n'est pas plus grande lorsqu'ils retournent dans la direction (<30°) de leur trajet précédent que lorsqu'ils changent de direction (Figure V-22). Ce résultat est le même que l'on conserve ou que l'on écarte les trajets de moins de 24h pour déterminer les trajets successifs.

V.5.3. Conclusions

Il semble ainsi que les albatros à sourcils noirs ne tiennent pas compte de leurs interactions avec les bateaux pour décider de leur secteur d'approvisionnement au trajet suivant, même si cette information pourrait en moyenne largement augmenter leurs chances de rencontres d'un bateau. A plus large échelle temporelle, les bateaux semblent moins prévisibles dans leurs dynamiques autour du plateau de Kerguelen, tandis que les albatros à sourcils noirs sont très constants dans leurs préférences pour les quarts sud-ouest et nord-est. Toutefois on note que la plupart des trajets des albatros de plus de 24h atteignent les bords du plateau, seul secteur où les bateaux opèrent. De manière générale, il semble que les échelles temporelles de prévisibilité spatiale des bateaux n'ont qu'une faible influence sur le comportement des albatros à sourcils noirs.

V.6. Discussion des résultats du chapitre

V.6.1. Des attractions à grande distance

Un des premiers résultats marquants est la distance à laquelle on observe des vols statistiquement biaisés vers les bateaux, estimée à 30km. Les précédents estimateurs (Skov & Durinck 2001, voir revue dans Assali 2017), obtenus par d'autres méthodes en mer du Nord, suggéraient une attraction très locale (<10km). Nous montrons que chez deux espèces l'attraction peut se faire à bien plus grande distance. Une étude très récente avec une méthode très proche de la nôtre (Pirotta et al. 2018) a montré en mer du Nord chez les fulmars boréaux une distance maximale d'attraction aux bateaux très similaire (~35km). L'analyse des imageries obtenues par les radars embarqués sur des bateaux pêchant le thon en mer tropicale a également montré très récemment des oiseaux avec un vol dirigé vers le bateau depuis des distances supérieures à 10km (Assali 2017). D'autre part, chez les fous du Cap en Afrique du Sud, il a été montré que les individus pouvaient s'approcher d'agrégations de conspécifiques depuis des distances de parfois 40km (Thiebault, Mullers, Pistorius, & Tremblay 2014), bien que la majorité des distances de réaction semblent se situer autour de 10km.

Ces distances coïncident à peu près avec la distance à laquelle un bateau passerait sous l'horizon pour un oiseau en vol (cela peut être confirmé par des calculs de trigonométrie simples, et par une fonction R dédiée). Les fous du Cap peuvent voler à plus haute altitude que les albatros, qui restent essentiellement à 10-15m au-dessus de la surface de l'eau (Spear & Ainley 1997, Tickell 2000). Un palangrier a une hauteur d'environ 15m. D'autre part, l'étude chez les fous du Cap a

montré que la distance d'attraction est beaucoup plus faible lorsque les conspécifiques en agrégations sont essentiellement posés à la surface de l'eau que lorsqu'ils sont en vol (Thiebault, Mullers, Pistorius, & Tremblay 2014). Cela suggère donc que ces attractions sont principalement déclenchées par la détection visuelle du bateau ou de l'activité d'oiseaux autour du bateau.

Les procellariiformes, dont les albatros, sont connus pour faire usage de leur olfaction (Bang 1966, Nevitt 2008). Beaucoup d'espèces de pétrels sont attirés par la mise à l'eau expérimentale de composés odorants (DMS pour diméthyl-sulfide) naturellement émis par le plancton (Nevitt et al. 1995). Chez le grand albatros, une étude de trajectométrie suggère des approches de proies ponctuelles liées à l'olfaction (Nevitt et al. 2008), mais à des distances bien plus faibles (<10km). Le grand albatros par ailleurs ne répond pas au DMS (Nevitt et al. 2004). Anecdotiquement, la visualisation dynamique des trajets de grands albatros révèle parfois des demi-tours qui permettent à l'oiseau de s'approcher d'un bateau depuis des distances de ~50km. Il est possible que l'approche soit moins directe que dans le cas d'une détection visuelle, d'autre part l'utilisation de l'olfaction doit fortement dépendre des propriétés du vent. Ainsi notre méthode pourrait ne pas être très sensible au cas d'approches à plus grande distance. Une méthode basée sur la probabilité de réduire la distance d'une localisation à l'autre, sans passer par des directions de vol, pourrait permettre de gagner en sensibilité, mais pose la difficulté du modèle nul attendu pour des mouvements indépendants de la présence du bateau (chapitre 1).

Notre méthode ne permet pas non plus de distinguer la détection d'un bateau de la décision de l'approcher. Par exemple, il est incertain que l'œil des albatros ait une acuité suffisante pour distinguer un bateau à 30km (M. Mitkus, *pers. comm.*), bien que nos résultats suggèrent que ce soit probablement le cas. Le fait que la présence de cétacés n'influe pas sur la probabilité d'attraction alors qu'elle influe sur le temps passé en interaction rapprochée suggère bien la limite de détection visuelle (un cétacé est beaucoup moins visible de loin qu'un bateau). D'autre part, les conditions météorologiques vont souvent rendre impossible de voir jusqu'à l'horizon. Nous n'avions pas accès à des données précises sur les conditions de précipitations et de visibilité auprès des bateaux. La réponse décroissante de la probabilité d'attraction avec la distance au bateau reflète probablement cette probabilité grandissante que la visibilité ne soit pas suffisamment bonne pour détecter le bateau. Le vol des albatros étant énergétiquement peu couteux (Weimerskirch et al. 2000), il me semble plus plausible que la limite de 30km reflète principalement une limite de détection qu'un coût au détour. Toutefois, l'incorporation de variables liées à la détectabilité dans les modèles statistiques pourrait grandement améliorer notre compréhension de ce comportement.

V.6.2. Des interactions plutôt opportunistes

Nos résultats montrent qu'à l'échelle de la population, chez les deux espèces, le temps total passé à interagir avec les bateaux semble dépendre fortement du taux de rencontre des bateaux. Il est très difficile d'estimer un modèle nul du taux de rencontre attendu sous des déplacements aléatoires des albatros (voir chapitre 1). Toutefois chez les grands albatros, le plus faible nombre de bateaux en 2013 n'a apparemment pas modifié le comportement général des oiseaux, le temps passé au-

dessus du plateau de Crozet ou la probabilité d'attraction, ce qu'on aurait pu attendre si les oiseaux recherchent spécifiquement les bateaux. De nombreux oiseaux partent s'approvisionner en dehors du plateau de Crozet après avoir rencontré (et éventuellement interagi avec) des palangriers à la légine, inversement d'autres rencontres et interactions ont lieu à leur retour sur le plateau de Crozet (probabilité d'attraction identique).

Chez les albatros à sourcils noirs, nous avons montré que le choix de la direction du trajet ne dépend pas des interactions avec des bateaux lors du trajet précédent, quand bien même un tel comportement permettrait en moyenne d'augmenter considérablement les chances de rencontres avec les bateaux. Les albatros à sourcils noirs ont des zones d'approvisionnement qui semblent assez peu invariantes au fil des années (distribution bimodale des directions générales), au contraire des bateaux. Enfin de nombreux trajets chez les albatros à sourcils noirs ont des durées et des rayons de prospection maximaux qui sont trop courts pour atteindre les bords de plateaux où pêchent invariablement les bateaux. Ces résultats vont dans le sens de l'hypothèse du chapitre 2 que les albatros à sourcils noirs choisissent leur direction générale de trajet sur la base de préférences qui ne tiennent pas compte des expériences récentes lors du trajet précédent (du moins celles avec les bateaux), et qu'ils sont ensuite opportunistes vis-à-vis des proies détectées en route. Davantage de données sont néanmoins nécessaires pour savoir si cette hypothèse dépend des individus, puisqu'il semble y avoir une importante hétérogénéité individuelle dans la fidélité spatiale.

Ces résultats suggèrent donc que les albatros n'adoptent pas des stratégies spécifiques pour augmenter leurs chances de rencontres de cette flotte de bateaux. Chez les grands albatros qui s'aventurent au-delà des plateaux de Crozet et Kerguelen, les individus peuvent interagir avec d'autres flottes de bateaux. Cela est particulièrement vrai pour les femelles partant au nord vers les zones subtropicales où la pêche au thon est importante. L'utilisation de GPS couplés à des détecteurs d'émissions radars a effectivement montré qu'environ 80% des trajets s'approchent à moins de 5km d'un bateau (Weimerskirch H. et al. 2017). Les résultats d'un stage que j'ai co-encadré suggèrent que ces interactions ont surtout lieu dans des zones de plateaux océaniques, mais que les albatros passent beaucoup de leur temps de recherche en zone restreinte au-dessus des plateaux océaniques sans interagir avec des bateaux (Fontenille 2016). Cela semble donc généraliser nos résultats sur cette espèce à d'autres habitats et régions, et suggère que les rencontres et interactions avec les bateaux sont opportunistes et favorisées par l'exploitation de zones communes par les oiseaux et les bateaux.

V.6.3. Sélection de proies : les bateaux, une ressource parmi d'autres ?

Chez le grand albatros, une large part des rencontres n'ont pas été suivies d'attraction (même lorsque le bateau est en activité de virage). Une importante proportion du temps passé à portée d'attraction potentielle est passée loin du bateau (entre 3 et 30km) sur une zone naturellement exploitée par l'espèce en l'absence de bateaux. De nombreux oiseaux quittent les bateaux et continuent leur approvisionnement au-delà du plateau de Crozet, alors même que les bateaux poursuivent leur activité. Enfin, les gains de masse des oiseaux n'étaient pas dépendants du temps

passé à interagir avec cette flotte de bateaux. Tout cela suggère que chez cette espèce, les palangriers autour de Crozet ne constituent qu'une ressource parmi d'autres, et que dans une certaine mesure les individus peuvent se permette « d'ignorer » des opportunités d'interagir avec des bateaux, c'est-à-dire d'opérer des processus de sélection de ressources. Cela suggère qu'ils puissent anticiper dans une certaine mesure la présence d'autres ressources dans l'environnement.

Ces résultats sont cohérents avec les données sur les variations de régime alimentaire chez cette espèce (Cherel et al. 2017). La population de grands albatros à Crozet consomme beaucoup de calmars, d'une grande variété d'espèces et de tailles ; ainsi que de nombreuses espèces de poisson. Leur régime alimentaire semble donc relativement flexible et varié, et beaucoup de leurs proies ne font pas partie des cibles des pêcheurs humains et des rejets produits. Le développement de l'activité de pêche à Crozet et Kerguelen dans les années 1990 et 2000 n'a que peu modifié le régime alimentaire des grands albatros quantitativement (la légine n'étant présente qu'à hauteur de 17% de la masse ingérée identifiée depuis le début de la pêche (Cherel et al. 2017)). Dans d'autres populations, le régime alimentaire semble également varié mais plus souvent dominé par des poissons que par des calmars (Cherel et al. 2017). Cela souligne la flexibilité alimentaire de l'espèce.

Chez les albatros à sourcils noirs, les résultats sont plus ambigus. Les individus ne semblent pas rechercher spécifiquement les bateaux, mais la probabilité d'attraction aux bateaux rencontrés est très forte. Les individus ne semblent pas privilégier les zones de pente de plateau pour leur approvisionnement « naturel », mais atteignent souvent ces zones éloignées lors de leur trajet. Rappelons toutefois que de nombreux trajets de 24h ou moins sont effectués et restent très éloignés des zones de pêche. Des études sur la personnalité des individus suggèrent que les individus plus « timides » et moins agressifs vont se nourrir plus loin en moyenne que les autres individus (Patrick & Weimerskirch 2014a). Cela pourrait représenter des individus moins compétitifs qui seraient « forcés » à visiter des zones plus éloignées et moins profitables. Ainsi chez cette espèce nous ne pouvons pas écarter que les stratégies de recherche et/ou d'exploitation en lien avec les bateaux de pêche diffèrent selon les individus, mais cette hypothèse est difficile à tester. D'un autre côté, les quelques trajets enregistrés pendant la phase d'incubation des albatros à sourcils noirs suggèrent que les oiseaux sont alors un peu moins dépendants des bateaux.

V.6.4. Prédire les réponses aux bateaux : disponibilité de ressources alternatives plutôt que dominance ?

Aucun de nos résultats ne corrobore l'hypothèse que les individus subordonnés évitent la compétition imposée autour des bateaux de pêche, comme suggéré par les modèles théoriques de producteurs-chapardeurs (Lee et al. 2016). Les albatros à sourcils noirs ont une probabilité d'être attiré plus forte que les grands albatros bien plus gros et dominants. Les albatros à sourcils noirs restent plus longtemps en moyenne, et plus près du bateau que les grands albatros. A l'échelle intra-spécifique, chez les grands albatros on ne décèle aucune différence notable de comportement entre mâles et femelles, malgré un important dimorphisme de taille. A large

échelle spatiale, les femelles de grands albatros ont tendance à partir vers le nord et les eaux subtropicales, et les mâles vers le sud et les eaux antarctiques ou subantarctiques (Weimerskirch et al. 2014). Le plateau de Crozet est toutefois exploité et/ou traversé par les deux sexes. Naturellement, les femelles pourraient privilégier les bords externes des plateaux océaniques, tandis que les mâles privilégieraient les zones du début de la pente du plateau (Weimerskirch et al. 1993, Pereira et al. 2018). Malgré ces différences, qui suggèrent une forme d'exclusion compétitive par des mâles plus gros, les deux sexes interagissent de façon très comparable avec les palangriers de Crozet, et aux mêmes endroits (voir carte dans Collet et al. 2017b).

Ainsi la prise en compte des relations de dominance (avérées ou potentielles) ne semble pas du tout éclairer les variations de réponses aux bateaux. Les bateaux apparaissent comme une ressource parmi d'autres pour ces espèces (voire sections précédentes). Les grands albatros en incubation ont un rayon de prospection bien plus large que les albatros à sourcils noirs, et sont moins fortement attirés malgré de plus fréquentes rencontres avec des bateaux. Les albatros à sourcils noirs en élevage de poussin, c'est-à-dire beaucoup plus contraints sur leur efficacité à trouver rapidement de la nourriture, semblent plus fortement attirés par les bateaux rencontrés. Ces éléments suggèrent que la disponibilité de ressources alternatives et les besoins énergétiques des individus pourraient être de bien meilleurs prédicteurs des interactions avec les bateaux que les questions de dominance. Une façon de tester cette hypothèse serait de regarder le comportement d'attraction des individus non-reproducteurs qui sont a priori encore moins contraints (spatialement et énergétiquement) dans leur recherche de ressources. On peut prédire qu'ils seraient moins attirés par les bateaux rencontrés que les individus reproducteurs.

V.6.5. Effets d'apprentissages ?

Dans le précédent chapitre nous avons abordé les effets de l'expérience et de la mémoire sur les stratégies de fidélité. Dans le cas de la réponse aux bateaux à fine échelle spatiale, les données disponibles n'ont pas permis de mener des analyses précises sur la question. A très fine échelle temporelle, chez le grand albatros, j'avais regardé si le temps déjà passé à interagir avec des bateaux lors du trajet influençait la réponse lors des rencontres de bateaux suivantes (au cours du même trajet), sans résultats particuliers (non montré). Cela pointe vers une des limites de notre modélisation conceptuelle des « rencontres ». J'ai supposé que deux rencontres espacées de plus d'une heure passée à plus de 30km d'un bateau étaient indépendantes, pour ne faire aucune hypothèse sur l'influence de la mémoire spatiale. Néanmoins cette hypothèse me parait peu réaliste. Comme déjà discuté, des analyses de sensibilité ont montré que cela n'affectait pas les conclusions comparatives. Toutefois il pourrait être intéressant d'explorer cette piste plus en détail dans de futures analyses.

D'un trajet à l'autre nous avons montré chez l'albatros à sourcils noirs que les interactions n'ont pas d'effet sur le choix de la direction du trajet suivant. Très peu d'individus ayant interagi avec un bateau une première fois ont ré-interagi lors d'un autre trajet (chez les deux espèces). Chez le grand albatros, j'ai tenté de faire rééquiper de GPS des individus qui avaient beaucoup interagi avec des bateaux au cours de leur trajet (plus que la normale), ou au contraire qui avait

rencontré un grand nombre de bateaux sans s'en approcher, pour tenter de déterminer si cela dénote des spécialisations individuelles. Malheureusement très peu de ces individus ont pu être retrouvés dans les colonies au moment du déploiement de GPS, et les données de localisations VMS de bateaux sont difficiles à obtenir. De futures études pourront peut-être répondre à cette question.

Un argument important à mettre en avant est la faible influence de l'âge des individus sur la réponse aux bateaux chez les grands albatros. Les âges des individus (reproducteurs) s'échelonnaient de moins d'une dizaine d'années à plus de 40 ans, mais le taux de rencontre, la probabilité d'attraction ou le comportement une fois attiré ne variait pas suivant l'âge. A l'échelle du trajet toutefois, un résultat notable était que tous les mâles de plus de 30 ans ont détecté au moins un bateau lors de leur trajet, et interagi lors d'au moins une de ces rencontres. Les vieux mâles sont connus pour présenter des signes de sénescence dans leur comportement alimentaire (peut-être davantage de trajets très longs proches du continent antarctique), leurs sécrétions hormonales (davantage d'hormones de stress), et leurs succès reproducteurs (réduit) (Lecomte et al. 2010, Pardo, Barbraud, & Weimerskirch 2013). Cela suggère l'hypothèse d'une perte d'efficacité d'approvisionnement, ce qui pourrait potentiellement amener des compensations avec les bateaux. Toutefois nos résultats montrent que de tels effets seraient subtils. Plus généralement, notre étude sur les effets de l'âge n'étant pas longitudinale, on ne peut pas écarter que les plus vieux individus ont été sélectionnés dans leur comportement vis-à-vis des bateaux. En effet ils ont traversé une époque où la population a souffert de forts taux de mortalité liés aux palangriers, et des modélisations de dynamique de populations suggèrent que cela aurait pu entrainer une contre-sélection des individus les plus susceptibles de se faire accidentellement capturer (Barbraud et al. 2013). L'étude du comportement des juvéniles d'albatros vis-à-vis des bateaux pourrait permettre de déterminer dans quelle mesure ce comportement d'attraction aux bateaux est inné chez cette espèce.

Enfin, un dernier point que j'aurais aimé explorer est la réaction des albatros aux bouées présentes à chacune des extrémités des palangres. De manière générale, il semble que les albatros soient attirés par les objets flottants. Cela est visible depuis le Marion Dufresne, un bateau scientifique et logistique qui n'a aucune activité de pêche mais qui est utilisé pour la mise à l'eau de bouées océanographiques, qui suscitent souvent de la curiosité ou de l'intérêt auprès des oiseaux marins qui suivent le sillage du bateau. Gaétan Richard, un doctorant qui a embarqué à bord des palangriers, a pu également observer que des oiseaux semblaient déjà présents autour des bouées lorsque les palangriers arrivaient pour remonter les lignes. Il n'est pas impossible que les albatros aient fini par associer la présence de bouées avec la présence de bateaux.

V.6.6. Implications pour la conservation de ces populations?

Un premier point à rappeler est que la flotte étudiée pose peu de problèmes de conservations vis-à-vis des deux espèces d'albatros étudiées (Delord et al. 2005). Les captures accidentelles d'albatros par cette flotte sont exceptionnelles. Beaucoup de mesures mises en place par cette flotte ne sont pas appliquées par les flottes qui posent le plus de risques de mortalité aux

albatros. Il me parait donc superflu de tenter de discuter les implications de nos résultats sur les risques de capture accidentelle.

Un point qui me questionne beaucoup et que je discute souvent dans les articles est la quantité de nourriture que les oiseaux peuvent réellement obtenir de cette flotte de bateaux. La plupart des interactions ont lieu pendant le virage, ou aucun rejet n'est généré, et seuls les poissons qui se détachent des lignes avant d'être remontés sont disponibles, soit par accident, soit par l'action de déprédateurs. Les quelques photos et vidéos ramenés du bord par Gaétan Richard et Anaïs Janc (*comm. pers.*) montrent que ces évènements ont effectivement lieu et que certains individus, en particulier les grands albatros, trouvent à se nourrir pendant les opérations de virage. Les nombreux pétrels géants et albatros à sourcils noirs semblent plus en peine, puisque les poissons sont souvent entiers et trop gros pour être avalés. D'autre part, ces documents ne permettent pas de quantifier la quantité de nourriture disponible relative au nombre d'individus attirés. Ce ratio semble toutefois très faible, avant même de tenir compte des asymétries d'accès à la nourriture liées à la dominance de certaines espèces et/ou de certains individus. Le temps moyen passé à attendre avant d'arriver à se nourrir doit donc être relativement long pour un individu donné, mais je n'ai pas pu déterminer comment il comparait au temps moyen passé à interagir à chaque rencontre.

Il n'est donc pas évident de savoir dans quelle mesure ces bateaux pourraient agir à la manière d'un piège écologique, un super-stimulus qui attirerait les albatros pour peu de récompense énergétique. Ce point pourrait être surtout problématique pour des individus en reproduction et en particulier en élevage de jeune poussin, chez qui le budget temps passé en approvisionnement est plus contraint. Le fait que les grands albatros semblent capables de distinguer les différentes activités du bateau semble toutefois indiquer qu'ils gardent une certaine flexibilité face aux bateaux. Les données sur les dates et les zones de rejets des cuves de déchets, non disponibles pour cette thèse, pourraient permettre de davantage comprendre et préciser ces résultats. La forte attraction des albatros à sourcils noirs, en particulier lorsqu'ils élèvent un poussin, soulève la question de la disponibilité de ressources alternatives. C'est ce qui m'a motivé à analyser l'importance des déprédateurs dans la réponse des albatros aux bateaux.

La déprédation pose un sérieux problème socio-économique ainsi que des questionnements sur la gestion du stock de légine (Tixier 2012, Guinet et al. 2015). Des solutions sont recherchées activement pour limiter voire faire disparaitre ce comportement chez les cétacés (Janc et al. 2018). Nos résultats suggèrent que de telles mesures auraient a priori un impact assez limité sur les oiseaux, qui semblent attirés même en absence de cétacés. L'apparent faible effet de l'expérience et de l'apprentissage sur la réponse aux bateaux (voir section précédente) suggère que les oiseaux pourraient être lents à réagir à de telles modifications des pratiques de pêche, bien qu'il soit mentionné dans Tickell et al (2000) le cas d'usines de baleiniers qui ont cessé d'attirer les grands albatros quelques années après leur fermeture.

V.6.7. Généralisation à d'autres flottes de pêche

Le comportement général d'interactions avec les bateaux décrit ici pourrait bien se généraliser à d'autres oiseaux marins interagissant avec d'autres flottes de pêche. L'utilisation des GPS couplés à des détecteurs de radar sur les grands albatros a montré des cas de rencontres de bateau très courtes, où l'oiseau ne s'est semble-t-il pas arrêté malgré qu'il se soit approché très près pour capter le signal radar (Weimerskirch H. et al. 2017). L'observation des images radars dans l'océan tropical montre des exemples d'oiseaux (d'espèce non identifiée) volant initialement vers le bateau puis s'en détournant avant d'avoir atteint la zone d'agrégation dense autour du bateau (Assali 2017). Dans les eaux européennes, les fous de Bassan adaptent leur réponse au type de bateau (chalutier, etc.) et à son activité de pêche (Bodey et al. 2014). Enfin, sur la côte Ouest de l'Afrique du Sud, les fous du Cap sont également très sélectifs du type de bateaux de pêche (Tew Kai et al. 2013). Nous avons pu déployer des GPS couplés à des détecteurs de radar à l'automne 2017, qui révèlent de façon surprenante un assez faible nombre de rencontres pour une zone de fort trafic maritime et d'intense activité de pêche (Grémillet et al, *soumis*). Ces rencontres étaient pour la plupart extrêmement brèves et pourraient même ne pas constituer des tentatives de nourrissage. De plus les régurgitâts des oiseaux à la colonie montraient l'omniprésence d'une espèce de poisson non commerciale (le saury, *Scombersox saurus*) assez rarement consommée par les oiseaux habituellement car peu présente dans leurs zones de pêche. Cela suggère là aussi que les fous du Cap puissent privilégier certaines proies naturelles, même assez inhabituelles, à des interactions avec des bateaux de pêche.

V.7. Conclusions du chapitre

Les différences d'interactions avec les bateaux de manière générale sont fortement liées aux taux de rencontre des bateaux. Toutefois on note d'importantes variations dans les réactions d'albatros aux bateaux rencontrés. Contrairement à nos prédictions, le grand albatros aux ressources naturelles très dispersées et au comportement dominant dans les agrégations d'oiseaux marins ne semble pas plus attiré par les bateaux de pêche que l'albatros à sourcils noirs. Les niveaux de flexibilité dans les réponses aux bateaux ne sont pas claires, et semblent dépendre à la fois des espèces et des comportements mesurés (fidélité, attraction, temps de résidence, etc.). Des données plus précises sur les quantités de nourriture disponibles aux oiseaux sont nécessaires pour mieux comprendre leur comportement. Nos résultats suggèrent néanmoins que ces interactions pourraient être influencées par la disponibilité de ressources alternatives à l'échelle du rayon de prospection des individus.

VI. Discussion Générale

Fou de Bassan à l'atterrissage

J'ai cherché au cours de cette thèse à mieux comprendre quelles informations les oiseaux marins semblent utiliser pour orienter leurs décisions d'approvisionnement à différentes échelles, et quelles contraintes majeures pourraient limiter leurs stratégies d'acquisition de ressources.

Cette thèse fait la synthèse d'approches diverses en termes de méthodes, d'échelles d'analyses et de données empiriques utilisées. J'ai essayé de tirer profit de cette diversité pour dégager des principes généraux communs, simples et opérationnels à partir desquels analyser les stratégies de recherche des oiseaux marins. J'ai proposé en particulier au cours des chapitres une approche hiérarchique des processus de recherche des oiseaux marins, dont les échelles spatiales caractéristiques se mesurent à l'aide de deux paramètres fondamentaux : le rayon de prospection et le rayon de perception. Ils définissent respectivement les limites supérieures et inférieures des échelles spatiales impliquées dans les stratégies de recherche de l'individu. Leur association permet de déterminer assez simplement si l'approvisionnement des oiseaux marins est plutôt gouverné par des processus de sélection de ressources ou par des processus de recherche, et de mieux déterminer quelles informations sont utilisées à quelles échelles.

Je commence cette discussion en synthétisant ce que l'on sait des stratégies d'approvisionnement des oiseaux marins à ces deux échelles, les apports de cette thèse à ces questions, et les pistes de recherche future qui me semblent intéressantes et réalistes pour améliorer nos connaissances sur la question. Nous reviendrons ensuite sur le cadre théorique de l'écologie cognitive qui pourrait fournir des pistes de recherche alternatives à celles basées sur les données de mouvement, qui restent fondamentalement limitées par le manque de données précises sur les ressources et l'environnement. Je continuerai cet élargissement des perspectives en proposant des comparaisons avec les stratégies d'approvisionnement d'autres organismes, et je conclurai la discussion par une réflexion sur les implications de cette thèse en matière de conservation des oiseaux marins.

VI.1. Stratégies d'approvisionnement des oiseaux marins à l'échelle du rayon de prospection

VI.1.1. Taux de rencontre et processus de sélections de ressources au cours d'un trajet

VI.1.1.a. Rayon de prospection et limite de la dispersion des ressources

La première limite potentielle sur l'approvisionnement d'un individu est le taux de rencontre des ressources (Schoener 1971). Quelle que soit la stratégie de recherche de l'individu, ce taux de rencontre est d'abord largement déterminé par l'abondance et la dispersion des ressources : même en anticipant parfaitement la localisation des ressources, il faut dépenser du temps et/ou de l'énergie pour les atteindre. Dans les simulations théoriques de marche aléatoire, il est bien connu que l'efficacité du taux de rencontre dépend souvent plus de la richesse de l'environnement que des stratégies de recherche employées (Humphries & Sims 2014). Par exemple dans l'étude présentée au chapitre 1, les « meilleures stratégies » observées dans l'environnement « pauvre » ont une efficacité systématiquement inférieure d'un facteur 5 ou plus aux « meilleures stratégies » dans l'environnement riche. Nous avons en effet montré que les taux de rencontre des bateaux de pêche étaient largement influencés par l'éloignement des bateaux à la colonie (cas des albatros à sourcils noirs de Kerguelen

avec des taux de rencontres inférieurs à ceux des grands albatros à Crozet) et par leur abondance (en particulier pour les grands albatros à Crozet).

Quelle que soit la stratégie qu'un oiseau marin utilise pour ses déplacements d'approvisionnement, plus les ressources qu'il recherche sont rares et dispersées, plus son rayon de prospection depuis la colonie sera grand, sous peine de ne pas en trouver. Le rayon de prospection des différents oiseaux marins, qui peut varier de façon extrême entre espèces, populations et individus (Schreiber & Burger 2001, Weimerskirch 2007, Mendez 2017) est donc probablement largement lié à la dispersion de leurs ressources. La dispersion des ressources peut elle-même varier selon leur abondance et par exemple des effets d'épuisement généralisé des stocks à proximité des colonies très nombreuses d'oiseaux marins ou à cause de la surpêche (Ashmole 1963, Birt et al. 1987, Bertrand et al. 2012), mais elle peut également être liée à l'hétérogénéité de la distribution des proies, avec des zones pauvres plus ou moins vastes entre des parcelles plus ou moins denses (Charnov 1976), déterminées par des processus bottom-up de forçages océanographiques et/ou d'hétérogénéité de la productivité biologique (Barbraud et al. 2018) et/ou par des processus top-down à travers une pression locale hétérogène des prédateurs (Buckley 1997, Bertrand et al. 2012, Barbraud et al. 2018).

Les régimes alimentaires souvent assez diversifiés (Ridoux 1994, Cherel & Klages 1998, Schreiber & Burger 2001) et flexibles (Hamer et al. 2007) de ces prédateurs supérieurs suggèrent qu'ils sont effectivement opportunistes, c'est-à-dire qu'ils consomment ce qu'ils arrivent à rencontrer.

VI.1.1.b. Les processus de sélection de ressources sont-ils négligeables ?

Il faut néanmoins nuancer l'idée que les oiseaux marins sont « limités » dans leur approvisionnement par la dispersion des ressources, dans le sens où les individus lors d'un trajet semblent prospecter parfois plus loin qu'il ne serait nécessaire pour acquérir suffisamment de ressources. Nous avons montré que beaucoup de grands albatros ont apparemment négligé des rencontres de bateau, en particulier (mais pas seulement) lorsque ces bateaux ne sont pas en activité de pêche. Le même type de comportement vis-à-vis des bateaux a été observé occasionnellement chez des oiseaux marins tropicaux (Assali 2017).

Il est difficile de savoir si ce même comportement de sélection de ressource peut s'appliquer à des proies plus naturelles. Dans le cas des grands albatros, la quantité de nourriture disponible au bateau n'est pas claire, et sa qualité nutritionnelle non plus, bien que les légines entières parfois vue avalées dans les vidéos représentent sûrement un excellent apport énergétique (Collins et al. 2010). Chez les mouettes tridactyles, il avait été montré que les individus négligent souvent des agrégations de congénères en route pour continuer leur prospection plus loin (Irons 1998). Les frégates et les fous à pieds rouges se reproduisant au même endroit se nourrissent de proies similaires (Cherel et al. 2008), mais ont des rayons de prospection très différents, et il n'est pas certain que cela s'explique uniquement par l'hypothèse que les fous ont accès à des proies inaccessibles aux frégates par leurs plongées (Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al. 2005). Ignorer des zones de proies rencontrées proches de la colonie pourrait permettre aux frégates d'éviter les coûts de compétition en atteignant des zones moins exploitées et plus riches plus loin (Gaston et al. 2007), voire plus

persistante, leur évitant de devoir mettre à jour leurs informations sur leur localisation à large échelle aussi souvent que les fous. D'autre part de nombreux oiseaux marins en phase d'élevage de poussin alternent des trajets d'approvisionnement longs et courts qui leur permettent de contrôler l'allocation de l'énergie entre leur survie et celle du poussin (Chaurand & Weimerskirch 1994, Weimerskirch et al. 1994, e.g. Weimerskirch 1998), et il est possible que lors des longs trajets ils négligent des opportunités proches de la colonie pour privilégier des ressources plus profitables plus loin.

En d'autres termes, des processus de sélection de ressources peuvent intervenir au sein d'un trajet d'approvisionnement et influencer son rayon de prospection maximal. En l'absence de données fournies sur les diverses ressources, il est impossible de déterminer dans quelle mesure ces processus sont influents quantitativement (voir chapitre 3), mais il est probable que cela varie beaucoup selon les contextes d'abondance de ressources, de compétition, et de contraintes de reproduction (les jeunes poussins nécessitant des retours plus fréquents de leurs parents). D'autre part il est évident que lorsque le rayon de prospection est plus court que le rayon de perception, aucun processus de recherche n'est impliqué (Schoener 1971). Au vu des larges rayons de perception possibles au moins pour les détections d'agrégations d'oiseaux (Thiebault, Mullers, Pistorius, & Tremblay 2014), ou d'objets tels que des bateaux qui dépassent largement de la surface de l'eau (chapitre 3; Pirotta et al. 2018), ces cas sont probablement fréquents, notamment chez les espèces d'oiseaux plus côtières.

De manière générale, le rayon de prospection maximal donne l'ordre de grandeur de la limite supérieure des échelles spatiales impliquées dans les stratégies de recherche de l'individu. Le rayon de prospection est limité dans sa borne inférieure par la dispersion et l'abondance des ressources nécessaires à la survie et à la reproduction de l'individu autour de la colonie, et dans sa borne supérieure par les capacités de locomotion de l'individu (Jouventin & Weimerskirch 1990, Weimerskirch et al. 2004) et son budget temps-énergie alloué à un aller-retour depuis la place centrale (Weimerskirch et al. 1994, Weimerskirch, Mougey, et al. 1997, Weimerskirch & Lys 2000, Cornioley et al. 2016). Quels que soient les mécanismes de recherche impliqués, l'augmentation du rayon de prospection pose trois contraintes majeures : des retours au nid moins fréquents qui imposent une certaine contrainte sur le succès de reproduction (Hamer et al. 2007, Bost et al. 2015, Cornioley et al. 2016) ; le risque de faire face à des environnements marins peu prévisibles à fine échelle spatiale du fait de la règle générale de co-variance entre dynamiques temporelles et spatiales (Wiens 1989, Weimerskirch 2007, Wakefield et al. 2009); et enfin la nécessité d'avoir des mécanismes de navigation efficaces pour pouvoir rentrer au nid (Bonadonna et al. 2003).

VI.1.2. Navigation à large échelle chez les oiseaux marins

Prospecter loin de son nid impose de savoir au moins naviguer pour le retour au nid. Que sait-on de la navigation vers le nid et est-ce que les informations sur les capacités de navigation peuvent nous aider à comprendre comment les oiseaux marins cherchent leurs ressources ?

VI.1.2.a. Indices utilisés pour la navigation

La capacité des oiseaux marins à rentrer au nid directement à partir de centaines ou de milliers de km, à chaque trajet d'approvisionnement, ou à chaque retour de saison d'hivernage au début de la phase de

reproduction, et les comportements migratoires de nombreuses espèces suggèrent fortement que ces oiseaux ont d'excellentes capacités de navigation (revue des mécanismes possibles dans Bonadonna et al. 2003). Au milieu du XXe siècle des oiseaux ont été passivement déplacés à bord de bateaux et relâchés au loin, et les observateurs ont pu constater que les individus étaient rapidement de retour à leur nid (Griffin 1940). Quels indices peuvent-ils utiliser pour naviguer ?

La question a surtout été étudiée chez les procellariiformes, qui sont connus pour utiliser l'olfaction pour leur navigation à large échelle : plusieurs expériences ont clairement montré que des individus privés artificiellement de leur sens de l'olfaction ont plus de difficultés à rentrer à leur nid (e.g. Gagliardo et al. 2013, Pollonara et al. 2015, Padget et al. 2017). L'hypothèse la plus souvent avancée dans ce cadre est celle de la navigation par carte olfactive et compas quelconque (Bonadonna et al. 2003). Les structures océanographiques relativement persistantes, et/ou les zones terrestres peuvent être associées à des odeurs caractéristiques (par exemple issues de la présence et de l'activité des organismes à la surface de l'eau) qui peuvent être déportées par le vent et les courants, créant des gradients d'odeur depuis leurs sources d'émission plus ou moins statiques. Il pourrait en résulter des combinaisons de valeurs de différentes odeurs uniques et relativement stables dans le temps en chaque point de la surface de l'océan (Nevitt 2008, Brönmark & Hansson 2012). La familiarité avec ces gradients et la perception des valeurs locales pourrait permettre aux oiseaux marins d'estimer leur localisation sur cette « carte » et d'en déterminer la direction, et éventuellement la distance (Hamer et al. 2007) vis-à-vis du nid.

Pour déterminer leur direction à suivre à partir d'un point sur une carte, les oiseaux peuvent ensuite utiliser un compas interne. Un tel compas interne peut se baser sur la position du soleil calibrée en rapport à une horloge interne (Padget et al. 2018), ou éventuellement sur d'autres indices stellaires du même type (Foster et al. 2018), ou peut être basé sur la perception du champ magnétique terrestre, qui est répandu chez les oiseaux mais ne semble pas strictement nécessaire à la navigation chez les procellariiformes (Bonadonna et al. 2005, Mouritsen 2015, Pollonara et al. 2015).

Il n'est pas du tout connu si les oiseaux marins non-procellariiformes, qui ont a priori des bulbes olfactifs beaucoup moins développés (Bang 1966, B. G. Bang & Cobb 1968), peuvent se servir de telles cartes olfactives pour leur navigation, et il est possible qu'ils utilisent d'autres types de cartes. Théoriquement, le champ magnétique terrestre peut offrir un système où chaque point de la surface terrestre est associé à une combinaison unique de paramètres magnétiques, dont la reconnaissance pourrait permettre aux individus de se localiser, mais dans les faits il existe des régions comme l'Océan Austral où les distorsions du champ magnétique rendent ces cartes difficilement opérantes (Åkesson & Alerstam 1998, Boström et al. 2012). Une autre hypothèse (Bonadonna et al. 2003) est que les infrasons créés par les vagues pourraient former également une telle carte (jamais prouvé). Les oiseaux pourraient également naviguer sans une telle carte « absolue » leur permettant de savoir à n'importe quel moment où ils se trouvent (Bonadonna et al. 2003).

Trois types d'hypothèses peuvent être avancées en l'absence de cartes « absolues » (Bonadonna et al. 2003): l'utilisation de points de repères topographiques le long des côtes, qui est également bien documentée chez les Procellariiformes (Pollonara et al. 2015, Padget et

al. 2017), mais évidemment impossible à mettre en œuvre au milieu de l'océan ; l'utilisation d'un système de « navigation à l'estime » c'est-à-dire d'intégration le long de son parcours de la distance et de l'orientation de chacun de mouvements qui permet d'estimer la distance et la direction de retour vers le nid, un mécanisme par exemple bien connu chez des fourmis désertiques évoluant dans un environnement sans point de repères (Cheng et al. 2014) ; et enfin éventuellement l'utilisation au moins sur de relatives courtes distances de l'observations des directions de vol d'oiseaux quittant la colonie visée, ce qui n'a jamais été testé à ma connaissance, bien que ce mécanisme ait été documenté pour orienter les directions des fous du Cap quittant la colonie pour aller vers leur première zone de pêche (Thiebault, Mullers, Pistorius, Meza-Torres, et al. 2014).

VI.1.2.b. Modèle hiérarchique de la navigation et imprécision de la direction

Dans tous les cas la navigation loin des côtes dans ces modèles relève de l'estimation par l'oiseau d'une direction à suivre pour atteindre son but, à partir soit de la direction des congénères dans l'hypothèse de la navigation sociale, soit d'un compas interne cognitif (Benhamou et al. 1990, Bonadonna et al. 2003). Cette estimation au compas a forcément une limite de précision sur l'angle, qui implique que plus l'oiseau est loin de sa « cible » (par exemple son nid), moins il aura de chances d'avoir visé précisément le nid (Benhamou et al. 1990). Si l'oiseau ne corrige pas sa direction, il n'atteindra donc pas le nid : il passera à côté, plus ou moins loin. Ce défi implique que la navigation à l'estime est probablement peu plausible pour expliquer seule la navigation à large échelle, car l'intégration à mesure du trajet fait accumuler des erreurs potentielles sur l'estimation de la direction à suivre (Benhamou et al. 1990, Cheng et al. 2014).

L'hypothèse prévalant est donc que la navigation depuis de longues distances en milieu océanique fonctionne de façon hiérarchique (Bonadonna et al. 2003): certains indices comme les gradients d'odeurs, éventuellement le champ magnétique, permettent à l'oiseau d'adopter une direction générale qui le rapproche du nid, direction qu'ils mesurent avec une précision forcément limitée grâce à des compas. A mesure qu'ils se rapprochent, la détection de nouveaux indices de localisation (« carte ») leur permet de remettre à jour leur direction à partir d'une nouvelle mesure au compas, et ainsi d'affiner leur vol vers le nid. On ne sait pas exactement à quelle fréquence ils font ces corrections, sur quels indices elles sont basées exactement, si elles sont liées à des points de repères précis dans l'océan, etc. De façon ultime, à beaucoup plus fine échelle spatiale (quelques mètres), le nid peut être reconnu sur la base d'indices visuels et auditifs (reconnaissance du partenaire par exemple), ou chez les procellariiformes au moins nocturnes, sur l'olfaction (Aubin & Jouventin 2002, Bonadonna & Bretagnolle 2002, Dell'Ariccia et al. 2015).

VI.1.2.c. Comparaison à la phase aller

La navigation vers le nid n'est donc encore pas bien comprise, et l'on sait encore moins quels mécanismes sont impliqués lors de la phase aller depuis le nid vers les zones d'approvisionnement. Lorsque les oiseaux marins s'approvisionnent dans des environnements stochastiques, la faible probabilité de persistance des zones de proies à fine échelle spatiale (Weimerskirch 2007) rend très peu probable l'utilisation de mécanismes de navigation précis, et plus plausible l'idée qu'ils cherchent en se basant sur la perception d'indices en temps réel. Si des zones très localisées et productives sont

persistantes loin de la colonie, comme par exemple le cas des bords de plateaux situés à des milliers de kilomètres de la colonie de grands albatros de Crozet (Weimerskirch et al. 1993, Weimerskirch 2007), il n'est pas clair si les oiseaux marins ont la possibilité de mémoriser leur emplacement aussi bien que pour le nid, voire d'en mémoriser plusieurs pour éventuellement naviguer entre eux à la manière des stratégies de trap-lining des abeilles (Saleh & Chittka 2007). Nos résultats sur les directions au point de prospection maximal suggèrent toutefois que les directions moyennes suivies par les oiseaux marins lors de leurs recherches de ressources ne sont généralement pas choisies au hasard.

VI.1.3. Recherche orientée et limite de la prévisibilité des ressources

L'utilisation d'information sur la distribution des ressources, même imprécise, peut largement augmenter les chances de rencontres de proies (Benhamou et al. 1990, Benhamou 1992, 1994). On a vu au chapitre 1 en effet que de subtiles nuances dans les stratégies d'utilisation d'information pour la recherche pouvaient mener à de grandes variations d'efficacité. D'autre part, ces gains sont sans doute d'autant plus décisifs lorsque les ressources sont rares, dispersées et ou hétérogènes : les meilleures stratégies dans l'environnement pauvre sont peut-être 5 fois moins efficaces que les meilleures stratégies dans l'environnement riche, mais pourtant l'environnement pauvre était 40 fois plus pauvre que l'environnement riche. Une deuxième contrainte potentiellement importante au taux de rencontre est ainsi la prévisibilité des ressources, c'est-à-dire la possibilité d'utiliser de l'information pour anticiper efficacement leur localisation.

Nos résultats inattendu de l'utilisation de mémoire dans l'orientation de la recherche à large échelle par un grand nombre de populations d'oiseaux marins tropicaux, alors même que leurs ressources sont dynamiques et disponibles localement seulement de façon éphémère (Au & Pitman 1988, Ballance & Pitman 1999, Weimerskirch 2007) suggère qu'à l'échelle spatiale du rayon de prospection des populations, la plupart des oiseaux marins ont la possibilité et la capacité d'utiliser de la mémoire pour orienter leur recherche. Nos différents résultats sur les variations de persistance de la fidélité en sympatrie ou entre espèces et milieux différents, et le fait résultats que les rencontres de bateaux ne modifient pas les stratégies de recherche à large échelle des albatros à sourcils noirs lors du trajet suivant suggèrent que les oiseaux marins diffèrent surtout sur la relative importance qu'ils donnent aux informations mémorisées récemment par rapport à l'information publique perçue en temps réel (Kendal et al. 2005, Dunlap et al. 2016, Evans et al. 2016) ou à des informations mémorisées plus anciennement par l'individu (Dall et al. 2005, Wakefield et al. 2015, Carroll et al. 2018). Nos résultats sur les frégates suggèrent que ces stratégies de « fréquence de mise à jour de la mémoire » forment un continuum et non une dichotomie entre une spécialisation innée ou acquise très tôt dans la vie de l'individu (Switzer 1993, Wakefield et al. 2015), et des stratégies de constante mise à jour de la mémoire à chaque trajet (Switzer 1993, Carroll et al. 2018).

En d'autres termes, se demander si l'approvisionnement des oiseaux marins est limité par l'imprévisibilité des ressources parait stérile. La vraie question semble : quelles sources d'informations peuvent-ils utiliser pour orienter leurs recherches ? Ce changement de point de vue a été amorcé récemment (Irons 1998, Weimerskirch 2007), nous l'étendons aux oiseaux marins tropicaux et nous montrons ici que l'on est très loin de savoir répondre à cette question : beaucoup de nos prédictions ne

sont pas vérifiées, certains résultats comme par exemple la fidélité directionnelle plus persistante des frégates par rapport aux fous à pieds rouges sont non seulement inattendus mais très difficiles à expliquer en l'état actuel de nos connaissances. Quelles pistes pourraient être explorées pour mieux comprendre ces variations de stratégies d'utilisation d'information?

VI.1.4. Stratégies de recherche à l'échelle du rayon de prospection : réflexions

VI.1.4.a. Approche comparative

Il me semble que la première chose à faire, et a priori la plus simple, est d'élargir notre comparaison à d'autres espèces et populations. Nos conclusions sur les mécanismes adaptatifs et les grandes tendances de variations dans les stratégies sont ici limitées en partie par le fait que nous n'avons étudié qu'une poignée d'espèces. Toutefois un point intrigant est la possibilité d'une persistance de fidélité plus espèce-dépendante qu'environnement dépendante. Il serait également très intéressant de tester les stratégies chez des non-reproducteurs qui ne sont pas restés à la colonie, car dans de nombreux cas, il semble que les individus qui ont moins de contraintes sur l'efficacité de prospection au sein de la population font preuve de moins de fidélité (juvéniles qui se font nourrir le soir, mâles en fin d'élevage de poussin chez les frégates à Europa, non-reproducteurs chez les fous de Bassan). Elargir la comparaison à d'autres espèces et populations d'oiseaux marins dans des contextes écologiques plus variés permettrait d'obtenir une image plus claire des schémas de variation dans les stratégies de fidélité et de recherche orientée à l'échelle du rayon de prospection.

Il y a désormais un grand nombre de populations et d'espèces d'oiseaux marins pour lesquels plusieurs trajets successifs par individus sont disponibles (Ceia & Ramos 2015, e.g. revues dans Phillips et al. 2017), bien que les données sur de nombreux trajets d'individus partant simultanément soient sans doute plus rares (Berlincourt & Arnould 2014, Jones et al. 2018). Les méthodes développées ici sur les directions au point de prospection maximal sont extrêmement simples à mener et ne demandent que peu de temps de calcul. Le plus coûteux dans cette approche semble être de rassembler et d'homogénéiser les données. Les développements de bases de données centralisées sur les mouvements d'animaux devraient faciliter ce type d'analyses comparatives dans un futur proche (e.g. Wikelski & Kays 2014). Ces méthodes générales simples pourraient en principe également être transposées à d'autres animaux qui font de l'approvisionnement à place centrale (voir section plus loin).

VI.1.4.b. Tester l'influence directe de la prévisibilité des habitats ou des proies

Lorsque l'on connait les dynamiques des proies ou d'un habitat à relativement fine échelle spatiale, on peut évaluer son autocorrélation dans le temps et dans l'espace : dans quelle mesure la valeur à un endroit et à un moment reflète cette valeur plus loin et/ou plus tard (Bradshaw et al. 2004, Scales et al. 2014, Courbin et al. 2018). C'est par exemple ce que j'ai fait dans le cas des mouvements à large échelle des bateaux de pêche sur le pourtour du Plateau de Kerguelen. On peut donc non seulement examiner des stratégies de type « gagne-reste, perd-change » (est-ce que la rencontre avec les proies/l'habitat influence la probabilité d'y revenir), et la répétabilité d'un individu dans les habitats qu'il utilise (Patrick et al 2014, Carroll et al 2018), mais également évaluer dans quelle mesure une telle stratégie

serait efficace en moyenne (Bradshaw et al. 2004): est-ce qu'en moyenne les proies persistent effectivement dans un secteur d'un trajet à l'autre, et dans quelle mesure quantitative est-ce que cela correspond à la persistance de la fidélité ?

En d'autres termes, on peut examiner dans quelle mesure les oiseaux marins « suivent » de façon rapprochée les mouvements de ces proies, c'est-à-dire à quelle fréquence ils mettent à jour leurs informations sur ces mouvements de proie (Dall et al. 2005, Valone 2006, Courbin et al. 2018). Si les proies sont en moyenne persistantes dans un secteur un certain temps, mais finissent par changer de secteur, alors on s'attend à ce qu'un oiseau qui se serve de sa mémoire plutôt que d'informations « en temps réel » sur les mouvements de ces proies fasse de temps en temps des « erreurs » (Bradshaw et al. 2004, Dall et al. 2005, Valone 2006): qu'il retourne aux zones de proies ou d'habitat où il les a trouvé dans le passé (trajet précédent ou plus anciens), alors qu'elles n'y sont plus à ce moment-là. Mesurer le décalage temporel de ces « erreurs » peut nous informer sur les processus de mémorisation utilisés pour chercher ces ressources (Dall et al. 2005, Valone 2006).

Ainsi, on a vu que les albatros à sourcils noirs ne tiennent pas compte de leur expérience récente avec des bateaux de pêche pour choisir leurs zones d'approvisionnement *alors que* ceux-ci sont assez prévisibles à ces échelles spatiales d'un trajet à l'autre. C'est cette observation du décalage qui permet de conclure de façon plus robuste que les oiseaux n'ont pas adopté une stratégie « optimale » pour chercher les bateaux à large échelle.

Comparer directement et quantitativement la probabilité de fidélité à un secteur sachant qu'une rencontre y a ou non précédemment eu lieu, à la probabilité *attendue* (au vu du comportement moyen des proies) de retrouver effectivement une ressource dans le même secteur deux fois de suite, fait écho aux concepts de décisions statistiques et d'approvisionnement bayésien, recommandés pour l'étude de l'écologie de l'information mais plus rarement appliqué (Dall et al. 2005, Valone 2006), en particulier en conditions naturelles non contrôlées. Nous montrons ici comment cela peut être appliqué à un cas concret, et à ma connaissance c'est la première fois que l'on montre que des oiseaux marins *ne suivent pas* finement les variations spatio-temporelles de ressources (Bradshaw et al. 2004, Scales et al. 2014, Courbin et al. 2018) avec lesquelles on sait par ailleurs qu'ils peuvent fortement s'associer (Cherel et al. 1996).

VI.1.4.c. Stratégie gagne-reste, perd-change et généralisation

L'hypothèse la plus souvent évoquée pour expliquer les stratégies de fidélité à court terme est celle du succès de pêche et de la tactique du gagne-reste, perd-change (Switzer 1993, Wakefield et al. 2015, Carroll et al. 2018): si un individu a capturé beaucoup de proies il retourne dans le même secteur, sinon il change. En comparant entre trajets avec ou sans fidélité le succès de pêche lors du trajet précédent, il est possible de tester cette hypothèse (Carroll et al. 2018). Ces données sont toutefois très difficiles à obtenir, surtout si l'on veut limiter le dérangement trop fréquent des individus.

En effet les données de trajets successifs sont simples à obtenir, il suffit de laisser les GPS attachés sur l'oiseau assez longtemps avant de les récupérer. Par contre obtenir des informations sur le succès de pêche est très compliqué à obtenir : il faut soit mesurer les captures de proies par télémétrie

(e.g. Weimerskirch et al. 2007), ce qui n'a pu être que rarement fait pour des raisons techniques et éthiques, soit mesurer à chaque retour au nid le gain de masse ainsi que la quantité de nourriture donnée au poussin, ce qui est très lourd par rapport aux animaux, et compliqué. Des balances automatiques peuvent être installées sous les nids pour enregistrer les variations de masse à distance, mais le processus est là encore assez coûteux et ne permet pas en général de mesurer la masse de l'adulte. La méthode utilisée par (Carroll et al. 2018) basée sur des mesures d'accélérométrie est probablement la moins invasive relativement aux autres, mais nécessite des années de développement et de validation d'outils statistiques (Carroll et al. 2014, Chessa et al. 2017), qui ne sont pas forcément transférables à d'autres espèces. Dans tous les cas, avec ces différentes méthodes, on ne connait pas la valeur énergétique du repas ou le type de proies ingérées.

D'autre part, nous avons vu que cette hypothèse n'est qu'une explication possible parmi beaucoup d'autres. Elle a récemment été validée statistiquement sur les manchots pygmées, mais même là n'explique qu'une partie de la variance observée dans la fidélité (Carroll et al. 2018). Chez les espèces tropicales étudiées, il n'est pas certain que la stratégie de retour aux zones de capture de proies soit efficace, au vu de leur nature éphémère (Ballance & Pitman 1999). Elle n'est pas valide dans le cas des albatros à sourcils noirs interagissant avec les bateaux, alors même que dans certains cas cela semble constituer une proportion importante du temps de trajet. Plus généralement lorsque la fidélité semble très persistante, il est peu probable que le succès de pêche au cours d'un trajet ait une influence majeure sur l'orientation du trajet suivant (Switzer 1993, Bradshaw et al. 2004, Patrick et al. 2014, Wakefield et al. 2015).

D'autres approches moins coûteuses peuvent quand même être menée, pour essayer notamment de tester l'hypothèse générale de la familiarité (et éventuellement la dissocier de l'hypothèse de la spécialisation individuelle). De manière générale, on peut chercher à déceler des effets de familiarité en examinant des mesures d'efficacité plus grande en cas de fidélité qu'en cas de non-fidélité. Cette efficacité pourrait se mesurer avec les paramètres de vol des oiseaux (rectitude, vitesse moyenne, dépense énergétique estimé par accélérométrie, etc.). Nos études en ce sens sur les oiseaux à Europa n'ont rien révélé de pleinement convaincant.

Enfin lorsque l'on identifie des individus avec des stratégies différentes de fidélité au cours d'une saison, on peut se demander s'ils diffèrent sur leur succès reproducteur et leur fitness en général (Bradshaw et al. 2004, Patrick & Weimerskirch 2014b), pour peu que ces mesures soit disponible, ce qui est là encore assez rare en dehors des colonies suivies à long terme (Weimerskirch 2018).

VI.1.5. Orientations à plus fine échelle : réflexions

L'observation de fidélité dans la direction de trajets successifs suggère l'utilisation d'une forme de mémoire, mais n'indique pas ce qui est mémorisé, ni à quel moment cette information mémorisée est mise à profit au cours du trajet (voir la section sur les processus de navigation plus haut). Il se peut que l'individu ait mémorisée une direction, qu'il commence à suivre au départ d'un trajet, avant de se laisser guider par les opportunités perçues (Benhamou et al. 1990). A l'inverse, l'individu pourrait avoir mémorisé les coordonnées d'un site précis ver lequel il navigue activement, en ajustant sa route à

mesure qu'il s'en approche (Bonadonna et al. 2003). Est-il possible de préciser quel processus est employé ? Clairement, cette compréhension restera fondamentalement limitée en l'absence de données plus précises sur l'environnement et les proies, et sur les processus de navigation impliqués dans les mouvements à large échelle des oiseaux. Toutefois une analyse plus fine des propriétés des trajectoires pourrait peut-être nous aider à préciser un peu ces questions.

VI.1.5.a. La fidélité à large échelle comme modèle nul

Pour une population d'oiseaux marins donnée, en contrôlant par la fidélité à large échelle (celle du rayon de prospection donc), on peut commencer à déterminer si de la fidélité à plus fine échelle intervient plus que par chance sous le modèle nul que l'oiseau n'est fidèle qu'à une direction générale. Une façon de faire est de comparer les sites visités à fine échelle au cours d'une série de trajets successifs qui font preuve de fidélité à large échelle. A ma connaissance de telles analyses hiérarchiques n'ont jamais été publiées.

Chez les fous de Bassan à Bass Rock dont on a vu que les trajets successifs ont des directions à large échelle relativement fixes, il est ainsi possible de voir que les individus ont plus de chances de repasser au-dessus d'une des zones de recherche restreinte du trajet précédent (~20% de chances) que de celles de trajets plus anciens du même individu (décroissant avec les trajets successifs, résultats de mon Master 2). Cela ne nous renseigne pas sur le mécanisme impliqué, mais suggère que des indices utilisés dans la recherche persistent plus ou moins longtemps d'un trajet à l'autre à fine échelle (mémoire individuelle, ou bien odeurs perçues persistantes, etc.).

Chez les frégates à Europa, leur fidélité à large échelle implique qu'elles repassent parfois à moins de 30km d'une zone où elles ont précédemment tenté de pêcher (vol à faible altitude), et cette probabilité décroit avec le temps. Cela peut facilement s'expliquer par nos résultats, car on a vu que la fidélité à large échelle a une persistance limitée chez cette espèce. Cette probabilité de repasser à moins de 30km d'une « zone de pêche » passée dépend également de la distance à la colonie, ce qui semble également logique si la fidélité est avant tout une fidélité à large échelle, peu précise en termes de destination comme on l'a vu. Toutefois, lorsque l'on constate que l'individu repasse effectivement à moins de 30km d'une « zone de pêche » passée, potentiellement juste « par chance », on peut examiner la probabilité qu'il pêche à nouveau, et même la probabilité qu'il pêche à nouveau à moins de 10km de la zone passée, à moins de 5km, etc. Il se trouve que ces probabilités sont non nulles, et qu'elles ne dépendent plus ni de la distance à la colonie, ni du temps passé depuis la dernière « tentative de pêche » dans la zone (probabilité identique si c'était 1j avant ou 30j avant). Cela suggère que les zones de proies à fine échelle spatiale apparaissent de façon complètement stochastique : de temps en temps au même endroit qu'avant, simplement par hasard. Le résultat semble en tout cas différent de ce que l'on observe chez les fous de Bassan.

Le problème ici est que l'on est obligé de faire des décisions complètement arbitraire sur les échelles spatiales que l'on regarde : pourquoi contrôler par la fidélité à 30km, et pas à 10km, ou à 50km chez les frégates? Est-ce valable pour une autre espèce ? Il y a une multitude de choix possibles, il est difficile de les départager, et les analyses demandent de longs calculs ce qui ne facilite pas les

analyses de sensibilité aux choix de paramètres. Enfin on se heurte au manque de procédure standardisée pour comparer les zones d'intensification de la recherche ou de nourrissage entre espèces différentes (Edelhoff et al. 2016, Torres et al. 2017). Il me semble toutefois que cette piste pourrait être intéressante à explorer davantage.

VI.1.5.b. Identifier des changements de direction au sein des trajets

Une autre piste complètement indépendante de la fidélité est d'identifier des changements de direction au sein du trajet. On a vu dans la section sur les processus de navigation à large échelle que l'oiseau fait nécessairement des « corrections » de sa direction lorsqu'il navigue vers un but précis (Benhamou et al. 1990, Bonadonna et al. 2003), mais qu'on ne sait pas à quelle fréquence ces corrections sont menées, à quel point l'oiseau est précis dans ces réorientations vers le nid, et si cela varie selon des « points de repères » localisés dans l'océan. On pourrait par exemple s'attendre à ce que les albatros se réorientent plus souvent et peut-être plus précisément lorsqu'ils détectent olfactivement qu'ils sont sur un bord de plateau. Si l'on peut détecter statistiquement des changements de direction au sein d'un trajet, on peut tester cette hypothèse en regardant si ces changements de direction sont plus souvent associés aux bords de plateaux que par chance (Byrne et al. 2009). On peut même essayer de regarder à quel point les « nouvelles directions » après un changement sont précises par rapport à la direction du nid. Cette même méthode pourrait être utilisée pour observer les réorientations pendant la phase aller. Sont-elles comparables à la phase retour, les changements de direction sont-ils moins « focalisés » vers un but précis ? Chez les frégates, on pourrait imaginer que les montées en altitude sont plus propices à la détection de zone de pêche, et s'accompagnent de changements de direction plus fréquents.

Sans rentrer dans les détails techniques, les méthodes qui existent pour détecter ces changements de direction significatifs ont été développées pour des mouvements à assez faible distance (Byrne et al. 2009, Thiebault & Tremblay 2013). Ils donnent des résultats très difficiles à interpréter dans le cas des mouvements à longue distance des oiseaux marins, en particulier lorsqu'ils alternent des phases sinueuses et lentes avec des phases plus directives (données de mon stage de M2). J'ai développé pendant mon Master 2 une variante d'une des méthodes statistiques existantes (Byrne et al. 2009) qui surmonte certaines de ces difficultés. Elle donne toutefois elle aussi des résultats difficiles à interpréter dans le cas de mouvements curvilignes comme ceux des grands albatros. Enfin, son application aux frégates semble infirmer l'hypothèse qu'elles changent de direction plus souvent lorsqu'elles montent en altitude que lorsqu'elles se laissent planer, et je n'ai pas poussé plus loin les développements. Plus généralement, la limite pour identifier des changements de direction semble donc avant tout technique, et il sera peut-être possible dans un futur proche d'avoir des réponses plus précises à ces questions.

VI.2. Rayon de perception et approvisionnement des oiseaux marins

Le rayon de perception des organismes est depuis longtemps identifié comme une caractéristique fondamentale pour lier l'écologie du comportement à l'écologie du paysage (Lima & Zollner 1996). En dessous du rayon de perception, les décisions relèvent de stratégies de sélection de ressources et de leur exploitation (Schoener 1971). Au-dessus de ce rayon de perception, les

mouvements relèvent de stratégies de recherche, et des biais directionnels à ces échelles spatiales indiquent l'utilisation d'information mémorisée et/ou héritée sur la potentielle distribution des ressources, et posent la question des mécanismes de navigation (Benhamou et al. 1990).

Pourtant les estimations empiriques de ce rayon de perception sont très rares. Chez les primates par exemple il est souvent supposé que le rayon de perception des ressources fruitières est limité par les obstacles visuels devant l'horizon (végétation, relief, etc.), sans que soient discutés d'autres modalités sensorielles comme l'odorat ou l'acuité visuelle (Byrne et al. 2009, Asensio et al. 2011, Hirsch et al. 2013).

VI.2.1. Estimer le rayon de perception en milieu naturel: méthodes et limites

Estimer empiriquement les distances de perception nécessite d'avoir des données précises sur la localisation des objets à percevoir en même temps que des données sur les mouvements de l'organisme. Le fait qu'il soit rare d'avoir ce type de données est probablement la cause principale du manque d'estimateurs empiriques.

Lorsque ces données sont disponibles, les méthodes reviennent toujours à estimer la distance à partir de laquelle on observe un biais dans la direction du mouvement de l'animal vers l'objet (Byrne et al. 2009, Thiebault, Mullers, Pistorius, Meza-Torres, et al. 2014, Pirotta et al. 2018). Cette approche peut être étendue à divers « objets » potentiellement attractifs. Par exemple, lorsque suffisamment d'individus d'une colonie sont suivis par GPS simultanément (Jones et al. 2018), l'identification de leurs zones de tentatives de capture de proies ou de recherche en zone restreinte peut permettre d'établir une carte dynamique des zones de nourrissage, et d'observer dans quelle mesure les individus passant à proximité sont attirés ou ignorent cette information selon la distance.

En fonction des distances impliquées, et du contexte de l'observation (altitude des objets au-dessus de la surface, direction du vent, etc.) on peut tenter d'évaluer le canal sensoriel utilisé. Notamment, lorsque la limite maximale semble coïncider avec la distance à l'horizon (Aben et al. 2018), il est tentant de conclure que la vision est principalement en cause, tandis que des observations au-delà des distances à l'horizon (encore jamais reporté) écarteraient clairement une perception visuelle directe.

Cette approche a donc deux limites intrinsèques quand il s'agit d'interpréter des mouvements au sein d'un trajet en particulier. La première est que l'on ne peut pas faire la part des choses entre distance de perception et attraction : lorsque les individus ne sont pas attirés, il est difficile de savoir s'ils ont perçu l'objet. La deuxième limite est qu'il est difficile de déterminer une limite nette entre ce qui relève de perception directe de ce qui relève de mouvements orientés de navigation depuis de plus grandes distances par l'utilisation de mémoire, pour deux raisons. La première raison est qu'il est difficile d'estimer à quelle distance l'olfaction peut permettre de discriminer la localisation d'une ressource, la deuxième raison est que si les objets ont une localisation relativement fixe mémorisée par l'animal, ses mouvements pourraient ne pas montrer de ruptures claires dans leur direction. Le problème de la ressource fixe peut être résolu justement en observant les biais directionnels vers des objets mouvants dont on connait les mouvements (Pirotta et al. 2018), comme c'est le cas des bateaux.

La portée de l'olfaction reste un problème potentiel, et nous allons maintenant discuter de la limite sensorielle à la détection directe des proies.

VI.2.2. 2 2 Distances de perception olfactive et visuelle chez les oiseaux marins

Nous avons vu que de nombreux estimateurs de distances maximales de réactions d'oiseaux marins à des objets au-dessus de la surface de l'eau (bateaux, agrégations d'oiseaux) coïncident avec les limites de l'horizon défini par la courbure de la Terre, ce qui suggère une limite visuelle et non olfactive à leur détection. Dans quelle mesure peut-on généraliser ce résultat et quelles sont les échelles de perception de proies qui ne dépassent pas de la surface de l'eau ?

VI.2.2.a. Données sur les Procellariiformes (albatros, pétrels, puffins et océanites)

Les expériences d'épandage d'odeurs de proie (huile de poisson, composés émis par le krill) depuis des bateaux suivi d'un comptage des oiseaux attirés par rapport à une situation témoin (revue dans Dell'Ariccia et al. 2014) montrent que les odeurs attirent en mer surtout des petits procellariiformes, notamment des océanites, et que les espèces attirées dépendent aussi des composés odorants utilisés. Les durées de l'expérience (comptage des oiseaux au bout de 6, 12 ou 30min) suggèrent que l'attraction de ces oiseaux se fait à des échelles de l'ordre de quelques kilomètres au maximum (les premiers oiseaux arrivent dans les premières minutes après l'épandage (Nevitt et al. 1995, 2004, Dell'Ariccia et al. 2014)). Néanmoins il est difficile de savoir si ces distances d'attraction reflètent celles dans les conditions naturelles d'émission par les proies, du fait des concentrations artificielles potentiellement beaucoup plus fortes, de la faible durée d'émission, de la sensibilité aux conditions de vent (Brönmark & Hansson 2012), et de l'utilisation de composés odorants précis ne reflétant pas forcément la niche trophique de toutes les espèces du secteur (Nevitt et al. 2004, Dell'Ariccia et al. 2014). D'autre part il est difficile dans ces expériences de faire la part du nombre d'oiseaux qui ont initialement été attiré par odeur de ceux qui ont utilisé des indices sociaux visuels après que les premiers individus aient convergé vers les sources d'odeur (Grünbaum & Veit 2003, Nevitt et al. 2004).

Chez le grand albatros, une analyse de la structure fine des trajectoires (<10km) à l'approche de capture de proies reportent que les approches contre le vent précédant les captures commencent à environ 2.5km, tandis que celles qui ne semblent pas remonter d'odeur par le vent interviennent à environ 1.5km, avec dans le cas des maximums observés vers 5km (Nevitt et al. 2008). Les auteurs se sont arbitrairement limités à une échelle <10km qui leur paraissait plus plausible, mais évoquent un cas anecdotique suggérant une approche par olfaction depuis une distance de 20km. Les auteurs discutent également dans cette étude que les quelques données existantes sur la structure des yeux des albatros suggèrent une vision adaptée à la détection de mouvements à l'horizon (Nevitt et al. 2008). Une étude récente a comparé la structure oculaire d'océanites (taille d'une hirondelle) avec celles de fulmars boréaux (taille d'un pigeon), qui répondent peu aux odeurs, et conclut que les océanites auraient un rayon de perception d'objets d'une taille donnée 6 fois inférieure à celui des fulmars (Mitkus et al. 2016). Les fulmars peuvent être attirés par des bateaux jusqu'à 30km (Pirotta et al. 2018), ce qui suggère donc que les océanites pourraient potentiellement discerner les mêmes bateaux à

5-6 kilomètres, mais des agrégations d'oiseaux de leur taille pourraient être très difficile à détecter visuellement à de telles distances pour eux.

Dans une étude récente des puffins de Scopoli en reproduction dont les capacités olfactives avaient été temporairement inactivées ont été équipés de GPS et laissés se comporter « naturellement » (Padget et al. 2017). Leurs trajets d'approvisionnement montrent que leurs phases de retour au nid sont plus longues et moins rectilignes que les oiseaux témoins, et qu'ils semblent essentiellement se baser sur de la navigation à l'estime pour atteindre des côtes qu'ils suivent ensuite jusqu'à leur colonie. En revanche, leurs trajets à l'aller ont les mêmes caractéristiques que les oiseaux témoins, leurs comportement de recherche en zone restreinte est indifférentiable de celui des oiseaux témoins, et leur succès de pêche similaire. Cela indique que ces oiseaux peuvent, et ont probablement l'habitude de localiser leurs zones de proies sans l'aide de l'olfaction (Padget et al. 2017).

VI.2.2.b. Généralisation aux oiseaux marins

Les procellariiformes ont un bulbe olfactif beaucoup plus développé que les autres oiseaux marins (Bang 1966, B. G. Bang & Cobb 1968). Cet attribut pourrait tout aussi bien leur servir à la navigation à large échelle, à la reconnaissance du partenaire qu'à l'éventuelle détection de proies à fine échelle spatiale (Nevitt 2008). Toutefois ce sont les seuls oiseaux marins (volants) à avoir été observé répondre aux expériences d'épandage d'odeurs (Dell'Ariccia et al. 2014). Ces résultats dans l'ensemble suggèrent donc qu'une grande majorité d'oiseaux marins pourraient avoir un rayon de perception des ressources essentiellement limité en distance par leur vision. Il serait toutefois intéressant de faire des expériences d'épandage à proximité de colonies de procellariiformes équipés de GPS pour avoir un premier test plus rigoureux des distances d'attraction olfactive chez différentes espèces. Il pourrait également être intéressant d'observer le comportement des pétrels à menton blanc vis-à-vis des bateaux de pêche, car on sait qu'ils continuent à prospecter de nuit, répondent aux odeurs et sont très attirés par les bateaux de pêche (Cherel et al. 1996).

La détection directe de proies à la surface ne peut en tout cas probablement pas se faire à plus de quelques kilomètres chez les espèces se nourrissant de petites proies isolées, en revanche les indices sociaux pourraient largement augmenter ce rayon de perception d'un facteur 10 pour les espèces se nourrissant sur des regroupements de proies (Nevitt et al. 2008, Thiebault, Mullers, Pistorius, & Tremblay 2014, Pirotta et al. 2018).

Enfin, le cas des frégates qui volent à plusieurs centaines de mètres d'altitude (Weimerskirch et al. 2016) pose également la question de leur acuité. Il a été montré que différentes espèces de rapaces aux stratégies de recherche contrastées (vol à haute altitude chez les aigles, plus basses chez les faucons ou depuis le sol chez le caracara) peuvent avoir des acuités très différentes (Potier et al. 2016, 2018), mais qu'elles restent largement supérieures chez le caracara qui se nourrit au sol à celle de corneilles qui ont un comportement alimentaire similaire (Potier et al. 2016), suggérant une certaine inertie phylogénétique. A ma connaissance on ne sait rien de l'acuité des frégates.

VI.2.3. Perception d'indices indirects

VI.2.3.a. Stratégies de recherche en réseau

Au-delà de la détection d'agrégations d'oiseaux en train de se nourrir, dont la portée de perception peut dépendre de la taille de l'agrégation (Irons 1998, Thiebault, Mullers, Pistorius, & Tremblay 2014), les oiseaux marins pourraient également utiliser une stratégie de recherche en réseau où des individus solitaires ou en petits groupes prospectent à portée visuelle de leurs voisins et peuvent ainsi détecter leurs éventuels brusques changements de direction (Wittenberger & Hunt 1985, Deygout et al. 2010). L'hypothèse est ancienne, et a récemment commencé à être décrite dans certains cas de manière assez convaincante chez les fous du Cap, où la stratégie semble employée au moins dans les premiers kilomètres du trajet d'approvisionnement (Thiebault, Mullers, Pistorius, Meza-Torres, et al. 2014), et chez des oiseaux marins tropicaux dont le vol en formation lâche coordonnée a été visualisé par les radars des bateaux (Assali 2017).

Ce type de comportement social est évidemment conditionné par la densité locale des oiseaux (Deygout et al. 2010), et pourrait être renforcé par le départ en petits groupes de la colonie connu chez les fous du Cap par exemple (Nelson 2005). Chez ces espèces, la capture de proies peut être facilitée par la présence de congénères, dont les plongées successives désorganisent et désorientent les bancs de poisson (Lett et al. 2014, Thiebault et al. 2016), mais il est possible que ces petits groupes permettent également d'augmenter la surface effective de prospection par effet de réseau. Il est difficile de savoir si ce type de stratégie est possible chez les oiseaux marins pélagiques comme les albatros (et en particulier les grands albatros) qui ont un très grand rayon de prospection et qui semblent toujours quitter seuls la colonie (Tickell 2000), même si ceux-ci sont connus pour être attirés par des agrégations de prédateurs sur les grands bancs de krill (Grünbaum & Veit 2003), ou pour suivre des cétacés en mer avant même que ces cétacés ne se nourrissent (Sakamoto et al. 2009).

VI.2.3.b. Recherche en zone restreinte

Comme nous l'avons vu au chapitre 1 et en introduction, la stratégie de recherche en zone restreinte (« ARS ») peut souvent permettre d'augmenter ses taux de rencontres en particulier lorsque ces recherches restreintes sont démarrés après la détection d'indices de présence de proies (Benhamou 1992, 2007). Chez les fous de Bassan, une importante proportion des proies sont effectivement capturées pendant les ARS (Hamer et al. 2009).

Néanmoins, il n'est pas clair dans quelle mesure c'est la détection de proies qui déclenchent les ARS chez différentes espèces d'oiseaux marins, ou la détection d'indices d'habitat (Nakamuta 1985, Hills et al. 2004, Weimerskirch et al. 2007). La seule espèce d'oiseau marin pour laquelle la question a été posée est le grand albatros, et il semble que les captures de proies ne sont pas particulièrement suivies d'ARS (Weimerskirch et al. 2007). Chez cette espèce un grand nombre de proies semblent capturées de façon isolée, et ne pas former d'agrégation (Weimerskirch, Gault, et al. 2005) ce qui ne prédit en effet pas des comportements d'ARS en réponse à la détection de proies (chapitre 1). Le comportement d'ARS chez cette espèce est sans doute lié à la reconnaissance d'habitats favorables à l'émergence de proies, et il a été suggéré que les zones de pentes de plateau où ils concentrent souvent

leurs efforts de recherche pourraient générer des odeurs spécifiques qui leur permettent d'identifier ces zones (Nevitt 2008). Nous avons en tout cas montré dans le cadre d'un Master que j'ai co-encadré (Fontenille 2016) que beaucoup de ces ARS ne sont pas liées, voire ne contiennent aucune interaction avec des bateaux et sont donc a priori liées à la détection d'indices « naturels ».

Les ARS à large échelle chez de nombreux albatros et pétrels sont effectivement probablement souvent liées à des stratégies de recherches dans des habitats spécifiques (Pinaud & Weimerskirch 2007). Les ARS à beaucoup plus fine échelle détectées chez beaucoup d'autres espèces (e.g. Mendez, Borsa, et al. 2017) pourraient davantage représenter des comportements d'exploitation des ressources que de recherche (Bennison et al. 2018), malgré le terme générique de « ARS ». Néanmoins là encore le manque de données sur les proies, ou même sur les tentatives de capture de proies, incite à la prudence dans les conclusions (Bennison et al. 2018).

VI.3. Le cadre de l'écologie cognitive

J'ai essayé dans cette thèse de faire le lien entre les dynamiques supposées de l'environnement et les niveaux de flexibilité des comportements d'approvisionnement de différents oiseaux marins, à travers le cadre théorique de l'écologie cognitive (Dukas 1998). L'application de cette approche à l'étude comparative des stratégies d'approvisionnement des oiseaux marins s'est révélée limitée par le manque de compréhension et de données sur la distribution et la dynamique des ressources. J'ai proposé de revoir et nuancer en particulier la dichotomie tropical/non-tropical dans les stratégies d'approvisionnement des oiseaux marins (Weimerskirch 2007), et de plutôt raisonner au cas par cas en fonction du comportement des proies (Cecere et al. 2013, e.g. voir Courbin et al. 2018). Le raisonnement est circulaire tant que l'on n'a pas de données sur la distribution et l'abondance des proies en mer, ce qui restera le cas encore longtemps probablement.

Toutefois si on accepte l'idée que les oiseaux marins différent dans leurs stratégies d'approvisionnement essentiellement sur les informations qu'ils utilisent pour chercher leurs proies, ce que je pense avoir illustré assez clairement maintenant, alors le cadre de l'écologie cognitive peut permettre de faire d'autres prédictions, sur les structures cérébrales et sur les traits d'histoire de vie des différentes espèces.

VI.3.1. Variations des structures neurosensorielles des oiseaux marins

Nous avons déjà évoqué les apparentes variations dans les systèmes olfactifs de différentes familles, avec les narines modifiées et les importants bulbes olfactifs des Procellariiformes (Bang 1966, B. G. Bang & Cobb 1968). Nous avons discuté de quelques-unes des variations dans les structures oculaires (Mitkus et al. 2016). On peut ajouter à ces observations l'adaptation de la structure oculaire aux changements air/eau chez les espèces plongeuses, qui impose certaines contraintes (Martin 1998).

Il apparait clair que les oiseaux marins présentent des adaptations neurales et sensorielles à leur écologie alimentaire. Il pourrait être intéressant de généraliser davantage ces comparaisons. A ma connaissance, depuis les études de Bang dans les années 60 sur les bulbes olfactifs de Procellariiformes, il n'y a pas eu d'examen approfondis des structures cérébrales chez les oiseaux

marins. En particulier, il pourrait être assez révélateur de comparer l'hippocampe, la zone du cerveau habituellement dédiée à la mémoire spatiale chez les vertébrés (O'keefe & Nadel 1978). Les oiseaux qui cachent leur nourriture et doivent se rappeler à un instant donné de multiples caches, ont généralement des hippocampes plus développés que la moyenne (Healy et al. 2005). On pourrait étendre ce raisonnement aux oiseaux marins et prédire que les espèces d'oiseaux marins qui mémorisent des zones profitables précises de l'océan pourraient avoir des hippocampes plus développés que les oiseaux qui se basent sur des stratégies opportunistes de glanage d'information, ou que les oiseaux marins qui sont dans des environnements si prévisibles que des stratégies fixes de préférence de direction sont suffisamment efficaces.

Plus « simplement », de nombreuses études comparent les tailles de cerveau entre différents groupes et espèces d'oiseau, ou d'animaux en général (Healy & Rowe 2007). L'idée est que cette mesure est relativement facile à faire puisqu'elle ne nécessite que de mesurer le volume de la boite crânienne (Iwaniuk & Nelson 2002), et qu'on peut faire l'hypothèse qu'un cerveau plus gros est plus couteux (Isler & van Schaik 2006) en terme de développement, d'entretien en particulier énergétique, de masse supplémentaire pour le vol, etc. L'argument d'optimalité suggère donc que les gros cerveaux représentent une adaptation particulière, et certaines études suggèrent que cela puisse refléter une certaine flexibilité comportementale, au moins lorsque l'on ne compare pas des organismes trop éloignés (Healy & Rowe 2007, Sol 2009, Chittka & Niven 2009). Il existe déjà des données sur la taille de cerveau de différents oiseaux marins, qui ont été intégrées à des analyses comparatives plus larges sur les oiseaux en général (e.g. Iwaniuk & Nelson 2003), mais à ma connaissance aucune étude n'a discuté ou cherché à détailler les co-variations de volume cérébral des oiseaux marins à leurs stratégies d'approvisionnement.

VI.3.2. Variations des traits d'histoire de vie

L'hypothèse originale de la pauvreté, de l'imprévisibilité du milieu marin venait de l'observation que les oiseaux marins ont des stratégies d'histoire de vie extrêmes (Lack 1968, Ricklefs 1990, Dobson & Jouventin 2007), avec de très longues durées de vie, des nichées peu fréquentes et très réduites, un temps à maturité long, etc. On a vu que cette limite de l'imprévisibilité notamment n'était pas très utile pour comprendre les variations de stratégies d'approvisionnement des oiseaux marins. Il semblerait qu'ils se soient au contraire adaptés dans une certaine mesure à exploiter l'information disponible pour s'approvisionner (Dukas 1998, Evans et al. 2016). Néanmoins ces adaptations comportementales, et les évidentes adaptations morphologiques des oiseaux marins (capacités de locomotion etc.) ont pu elles-mêmes contraindre les traits d'histoire de vie vers des stratégies assez extrêmes. Les oiseaux marins ont en commun des stratégies d'histoire de vie extrêmes, mais au sein des oiseaux marins, il existe quand même d'importantes variations dans les traits d'histoire de vie (Dobson & Jouventin 2007). Sont-elles corrélées aux stratégies d'approvisionnement, comme le prédisait Lack sur la base de d'observations préliminaires (Lack 1968)?

La seule étude factuelle sur le sujet à ma connaissance (Dobson & Jouventin 2007) a étudié le lien entre rayon de prospection et des paramètres sur le taux de reproduction (fréquence annuelle ou biannuelle de reproduction, durée de l'incubation, de l'élevage du jeune) et sur le développement

(nombre d'œufs, masse de l'œuf) chez 43 espèces d'albatros et de pétrels. Il apparait en effet que les espèces à plus grand rayon de prospection ont des taux de reproduction et des développements plus lents, même en contrôlant par la masse et la phylogénie (Dobson & Jouventin 2007). Aucune étude n'a cherché à étendre ce résultat à d'autres oiseaux marins.

L'examen rapide des caractéristiques des espèces d'oiseaux marins données en appendice de (Schreiber & Burger 2001) indique que beaucoup des familles d'oiseaux marins qui se nourrissent essentiellement loin des côtes (albatros, fous, frégates, de nombreux genres de pétrels et de puffins, alcidés) n'élèvent qu'un seul poussin. A l'inverse les familles d'oiseaux marins volant qui élèvent plusieurs poussins à la fois (cormorans, pélicans, skuas, mouettes et sternes) s'approvisionnent généralement près des côtes (Schreiber & Burger 2001). Sans avoir mené d'analyses statistiques poussées, il semble que cette corrélation résiste à l'hypothèse d'une inertie phylogénétique (les cormorans et les pélicans sont apparentés aux fous et frégates, les alcidés aux mouettes et sternes), à l'ordre de grandeur des masses corporelles (les albatros et les pélicans font partie des plus gros oiseaux volants de la planète, les alcidés, de nombreux pétrels sont souvent plus petits que de nombreux laridés), ou encore aux variations de latitudes dans les distributions (les sternes, les mouettes, les albatros, les pétrels se rencontrent par exemple sous toutes les latitudes). Il semble donc effectivement que le rayon de prospection des espèces, qui on l'a vu résulte en grande partie de la dispersion des ressources consommées par l'espèce, soit lié à de fortes contraintes sur les taux de reproduction.

Se peut-il que certaines des variations dans les traits d'histoire de vie des oiseaux marins reflètent également leurs différentes capacités à utiliser de l'information pour leurs stratégies d'approvisionnement ? Il est souvent supposé que le délai à maturité souvent assez long chez les oiseaux marins représente une phase d'apprentissage des techniques d'approvisionnement (Hazen et al. 2012, Jeudi de Grissac 2016, Orgeret et al. 2016). Les variations dans ce délai à maturité sont-elles liées à des stratégies de recherche plus ou moins complexes cognitivement, qui demandent en particulier souvent un temps long pour le développement complet du cerveau ? Il est assez remarquable que les fous tropicaux et les frégates, dont on a vu la flexibilité dans les décisions d'approvisionnement à large échelle, et qui sont connus pour leur grande plasticité comportementale (Mendez 2017, Gilmour et al 2018), que ces espèces aient des durées de soins parentaux post-envol aussi longs, extrêmes parmi les oiseaux marins, et parmi les pélécaniformes également (Schreiber & Burger 2001, Nelson 2005). Chez de nombreux ordres d'oiseaux, les faibles taux de croissance sont corrélés à une augmentation de la taille du cerveau (Iwaniuk & Nelson 2003). En particulier chez les Pélécaniformes (10 espèces étudiées, non précisées lesquelles), la taille du cerveau corrèle positivement avec la durée de soins post-envol (Iwaniuk & Nelson 2003).

Aucune étude à ma connaissance n'a cherché à lier à la fois les traits d'histoire de vie, l'écologie des espèces, et leurs structures neurosensorielles (Iwaniuk & Nelson 2003, Dobson & Jouventin 2007, Healy & Rowe 2007, Sibly et al. 2012). De manière générale pourtant, de nombreuses études suggèrent que les observations classiques que les traits d'histoire de vie ne co-varient pas entre eux de façon indépendante (i.e. les espèces longévives ont des taux de reproduction faibles, et inversement) s'étendent à des « syndromes » plus larges. Les espèces longévives ayant a priori plus de chances

d'avoir des environnements changeant au cours de leur vie, il ne serait pas surprenant qu'elles se basent sur des stratégies de mémorisation pour s'adapter plus vite à ces changements que par sélection naturelle (hypothèse du « tampon cognitif » : Sol et al 2007).

Il me semble que ces pistes sur les liens entre écologie alimentaire d'un côté et les traits d'histoire de vie et les structures neurosensorielles de l'autre, mériteraient d'être creusées davantage chez les oiseaux marins. Elles pourraient aider à mieux comprendre quelles informations semblent importantes dans les stratégies d'approvisionnement des oiseaux marins, et éventuellement à mieux mettre à jour la limite des plasticités cognitives au niveau des ordres, familles, espèces ou populations d'oiseaux marins.

VI.4. Comparaison aux stratégies d'autres organismes

Il pourrait être intéressant de comparer les stratégies d'approvisionnement des oiseaux marins avec d'autres organismes non apparentés qui font face à des contraintes comparables. Je propose ici trois pistes de comparaison qui me semblent intrigantes.

VI.4.1. Prédateurs sous-marins

Par rapport aux oiseaux marins étudiés ici, les prédateurs sous-marins ne peuvent pas compter sur d'importants rayons de perception visuels pour rechercher leurs proies, ou détecter des agrégations de conspécifiques. Différentes stratégies peuvent permettre de s'adapter à cette contrainte : augmenter son rayon de perception par d'autres sens (par exemple l'ouïe et l'écholocation chez les cétacés (Tyack 2000)), être capable d'endurer d'importantes phases de jeûne (de nombreux requins (Wetherbee et al. 2004)), ou bien encore adopter un comportement résidentiel dans des habitats favorables (Chilvers et al. 2003), etc. L'écologie d'approvisionnement et en particulier de recherche de nombreuses espèces marines est difficile à étudier car on ne peut pas suivre les individus, comme dans le cas des oiseaux marins. Il est toutefois possible d'étudier les phoques, otaries et manchots qui élèvent des jeunes à terre et vont se nourrir en mer.

Chez ces espèces, la détection par l'odeur apparait possible (Kowalewsky et al. 2006, Wright et al. 2011, Amo et al. 2013), mais là encore les rares données suggèrent des attractions de l'ordre de 2km maximum, quand les trajets font souvent plusieurs dizaines de kilomètres. Il est remarquable de constater que ces espèces sous-marines qui font de l'approvisionnement à place centrale sont présentes quasiment uniquement dans des régions de hautes latitudes, où l'océanographie génère des zones d'agrégation de proies a priori plus prévisibles à fine échelle spatiale qu'en milieu tropical par exemple. Même dans le cas des quelques espèces trouvées à des latitudes plus tropicales (ex : phoque moine d'Hawaï, otaries et manchot aux Galápagos), il semble que les individus soient dans des régions où l'océanographie génère des eaux plus froides qui ne peuvent pas être considérées tropicales dans leurs processus de productivité primaire et/ou qu'elles se nourrissent sur les récifs et les monts sous-marins dont la localisation est prévisible (e.g. Parrish et al. 2000).

Selon cette hypothèse d'une forte contrainte sur le rayon de perception, on pourrait donc s'attendre à des associations beaucoup plus fortes et à beaucoup plus fine échelle entre les prédateurs

sous-marins et des structures océanographiques prévisibles dans lesquels concentrer la recherche, que pour les oiseaux marins volants aux rayons de perception plus larges. Je ne crois pas qu'il y ait d'étude comparative directe testant cette hypothèse, mais de nombreuses études indépendantes existent sur les associations d'espèces différentes avec des mêmes structures océaniques (e.g. Bost et al. 2009). Tester quantitativement cette hypothèse serait intéressant : si contrairement à la prédiction les oiseaux marins ont des associations aussi fines que les prédateurs sous-marins, cela pourrait suggérer que les associations des proies avec ces structures sont effectivement très fortes.

VI.4.2. Vautours

Les vautours par de nombreux aspects partagent des contraintes communes avec les oiseaux marins en termes d'approvisionnement. Notamment, il est très souvent proposé qu'ils se nourrissent de ressources (charognes) dont la distribution est *a priori* imprévisible au moins à fine échelle spatiale (e.g. Cortés-Avizanda et al. 2012). Ils ont adopté des caractéristiques morphologiques qui leur permettent de couvrir de vastes distances de recherche à faible coût énergétique (Wilson et al. 2013, Duriez et al. 2014), ils se reproduisent généralement en colonies, ils sont connus pour se nourrir en groupes (Cortés-Avizanda et al. 2012, Duriez et al. 2012) et être capables de faire de « l'approvisionnement en réseau » où ils détectent les changements de comportement des voisins à portée de vue (Deygout et al. 2010). Dans de nombreuses régions, différentes espèces cohabitent en sympatrie, partagent en grande partie les mêmes charognes, mais peuvent différer de façon fine sur leurs stratégies de recherche (Cortés-Avizanda et al. 2012). Comme les oiseaux marins tropicaux, on pourrait s'attendre théoriquement à ce qu'ils ne fassent pas particulièrement preuve de fidélité spatiale individuelle (Switzer 1993, Buckley 1996, 1997, Harel et al. 2017).

Les vautours par leur taille ont permis de nombreuses études de suivi par GPS et autres appareils de bio-logging (Wilson et al. 2013, e.g. Monsarrat et al. 2013, Harel et al. 2017). Dans de nombreux cas les mouvements d'individus en particulier sont suivis depuis la colonie pendant de longues périodes (e.g. Monsarrat et al. 2013). Malgré ça et la ressemblance avec les oiseaux marins il est assez amusant de constater que ces études n'utilisent pas du tout les mêmes outils d'analyse que celles sur les oiseaux marins, et se basent beaucoup sur la définition de domaines vitaux individuels pour caractériser l'utilisation de l'espace à large échelle spatiale (Carrete & Donázar 2005, e.g. Monsarrat et al. 2013). Les comparaisons directes sont donc difficiles. Néanmoins il me semble que dans de nombreux cas, les domaines vitaux individuels ainsi calculés ne sont pas centrés autour de la colonie mais présentent des biais directionnels, qui varient d'un individu à l'autre, et qui suggèrent que les stratégies individuelles sont effectivement influencées par des effets de familiarité (Monsarrat et al. 2013). Il serait intéressant de comparer leurs stratégies de fidélité spatiale (persistance notamment) à celles des oiseaux marins, tropicaux ou non, mais notamment à celles des frégates.

VI.4.3. 43 Abeilles et guêpes coloniales

Les ouvrières d'hyménoptères qui partent s'approvisionner dans l'environnement pour la ruche font face à une contrainte majeure par rapport aux oiseaux marins : elles ont une durée de vie beaucoup plus courte (Chittka & Niven 2009, Osborne et al. 2013). Depuis peu, il existe des données sur la succession de tous les trajets d'approvisionnement d'une ouvrière au cours de sa vie (Capaldi et al.

2000, Osborne et al. 2013) depuis les premiers vols d'orientation autour de la ruche (l'ouvrière reste très près de la ruche, et « l'observe » depuis plusieurs angles différents pour apprendre des points de repère). Ces données révèlent que la plupart des ouvrières établissent très rapidement après quelques vols d'orientation courts une stratégie de fidélité où elles font des allers retours à un site distant de ressources pendant une longue série de trajets, avant éventuellement de changer pour répéter la même stratégie sur un deuxième site, et mourir au bout de quelques jours (Osborne et al. 2013). Leur efficacité de navigation au retour vers la colonie augmente très rapidement (Mandal et al. 2017, 2018).

Ce comportement des ouvrières d'abeille contraste fortement avec ce qu'on observe de l'ontogénie des stratégies de vol autour de la colonie chez les jeunes oiseaux marins tropicaux. Ceux-ci s'éloignent de la colonie seulement très progressivement à mesure de leurs vols successifs (Mendez, Prudor, et al. 2017), il n'y a aucune progression apparente dans leurs capacités de retour au nid à mesure des trajets successifs (résultats non montrés, plus faible que les parents, sans que l'on sache si c'est lié aux capacités de vol, d'orientation ou à des effets de motivation) et pas d'indices clairs qu'ils utilisent une stratégie de vols d'orientation, et enfin ils font montre de très peu de fidélité, même comparé à leurs parents. Tout cela suggère une différence fondamentale chez ces oiseaux marins tropicaux, qui ont « plus le temps » d'apprendre : les jeunes continuent à être nourris par leurs parents pendant cette phase (Nelson 2005), tandis que la fitness de la ruche est fortement conditionnée par le succès d'approvisionnement et la rapide capacité d'apprentissage de ses ouvrières (Raine & Chittka 2008). Il serait intéressant de voir comment les ouvrières d'hyménoptères réagissent naturellement dans des environnements où les ressources sont moins persistantes à l'échelle de leurs trajets successifs, ou mieux, à des environnements où les ressources auraient des localisations variables à fine échelle spatiale mais persistantes à l'échelle du rayon de prospection des ouvrières, et de déterminer à quel niveau elles font preuve de plasticité dans leurs stratégies de fidélité face à ces variations.

VI.5. Conclusions et réflexions sur la conservation

Cette thèse s'est attachée à décrire la flexibilité dans les décisions d'approvisionnement des oiseaux marins à des échelles diverses. Nos résultats suggèrent que les oiseaux marins traversent au cours de leur vie des phases de flexibilité variables dans leurs stratégies d'approvisionnement, dont les schémas sont complexes et encore difficilement explicables. Un point néanmoins revient souvent dans mes interprétations de ces différents phénomènes: les classes d'individus qui semblent moins contraintes dans leur efficacité à s'approvisionner dans une population (juvéniles nourris par leurs parents ou non, parents avec soins parentaux ou non, grands albatros dominants dans les agrégations aux bateaux) explorent davantage. Cette vision serait celle d'organismes peu enclins à la prise de risque : lorsque les conditions sont plus difficiles ils se basent sur l'exploitation de l'information disponible (Hills et al. 2015). Mes recherches bibliographiques sur les réactions de la faune sauvage aux ressources anthropiques me donnent une impression similaire.

VI.5.1. Réponses de la faune sauvage aux ressources anthropiques

Les bateaux de pêche ne sont qu'une des nombreuses sources de nourriture rendue accessibles à la faune sauvage par des activités humaines (Oro et al. 2013). Ces ressources, comme les mangeoires pour oiseau des jardins, les appâts utilisés pour l'écotourisme (shark-feeding, supplémentation dans

les parcs), les restaurants-charniers pour la conservation des vautours, les décharges à ciel ouvert, etc. ont en commun de généralement créer des agrégations d'individus de différentes espèces, telles qu'on en croise rarement dans des conditions plus « naturelles ». Cela génère le même type d'impressions intuitives que les animaux autour sont irrésistiblement attirés par cette nourriture facile, et qu'ils pourraient en devenir dépendants (Oro et al. 2013). La qualité nutritionnelle de ces ressources est aussi souvent pointée du doigt (Jones & James Reynolds 2008, Grémillet et al. 2008), et leur forte prévisibilité supposée (potentiellement relativement aux proies naturelles, par exemple dans le cas des vautours) souvent mise en avant pour expliquer ces fortes agrégations malgré les éventuels désavantages à les utiliser.

Pourtant il semble que dans la majorité des cas, à l'échelle des populations voire des individus, ces ressources, comme les bateaux, ne constitueraient qu'une source de nourriture parmi d'autres (Jones & James Reynolds 2008). Des études de photo-identification sur des requins dans les zones d'appâts suggèrent que de nombreux individus sont des utilisateurs occasionnels et non des piliers de comptoir (Begue 2017). Chez les oiseaux des jardins, l'utilisation de mangeoire a donné lieu à un débat sociétal sur les risques de dépendance notamment. Une revue de la littérature a montré que la part des graines et autres suppléments anthropiques apportés dans les mangeoires était assez faible dans le régime alimentaire des populations, qui continuaient de se nourrir largement de proies naturelles, en plus des apports humains (Jones & James Reynolds 2008, Galbraith et al. 2017). Chez les vautours dans les Causses Françaises, les individus semblaient privilégier les proies « naturelles » aux charniers artificiels lorsqu'elles étaient disponibles (Monsarrat et al. 2013), et l'apparente prévisibilité spatio-temporelle des charniers n'affecte que peu leurs routines de vol (Fluhr et al. 2017). L'utilisation de GPS sur des cigognes vivant à proximité de décharges montre que leurs efforts pour utiliser les décharges augmentent surtout pendant l'élevage du poussin (Gilbert et al. 2016). Dans beaucoup de cas, il n'est pas possible de suivre les mouvements des individus et donc de différencier la part de chances de rencontre de la part de force d'attraction. De manière générale, il semble tout de même que l'attractivité de ce type de ressources anthropiques soit à relativiser. Leur attractivité apparente serait-elle en fait un indicateur de la faible disponibilité de ressources alternatives pour la faune sauvage ?

VI.5.2. Réponses de la faune sauvage aux changements climatiques

Les changements climatiques vont très certainement modifier la distribution des proies des oiseaux marins (Parmesan 2006, Doney et al. 2012) : faire disparaitre certaines zones riches en proies, en faire apparaitre d'autres ailleurs, ou déplacer les habitats favorables (Péron et al. 2012, Weimerskirch et al. 2012, Krüger et al. 2018). Par exemple, dans l'océan austral les projections climatiques prédisent que le front polaire va progressivement se déplacer vers le sud (Péron et al. 2012). Les manchots royaux adultes qui se reproduisent à Crozet se dirigent quasi invariablement vers ce front pour s'approvisionner, et semblent augmenter leur rayon de prospection lorsque le front est plus loin de la colonie (Bost et al. 2015). Néanmoins on a vu que le rayon de prospection n'est pas extensible à l'infini. Dans le cas des manchots royaux à Crozet, il y a fort à craindre que leur reproduction ne sera bientôt plus possible dans l'archipel (Péron et al. 2012, Bost et al. 2015).

Plus généralement il est souvent supposé que la plasticité comportementale peut permettre aux organismes de faire face aux changements environnementaux (Williams et al. 2008, Sih et al. 2011). La plasticité comportementale a néanmoins ses limites, et les comprendre est indispensable pour mieux prédire si, et comment les organismes pourront faire face à ces changements (Mery & Burns 2010, Snell-Rood 2013). Parmi mes résultats, ceux qui me semblent le plus intéressant pour illustrer les difficultés actuelles à comprendre les limites de la plasticité comportementale sont ceux obtenus sur les juvéniles de fous à pieds rouges et de frégates à Europa.

Nos résultats sur les juvéniles à Europa montrent qu'ils sont très flexibles : ils font preuve de peu de fidélité spatiale, et différents juvéniles partant en même temps ont de bonnes chances de partir dans des directions différentes. Cela semble aller à l'opposé de ce qui est observé chez les oiseaux marins sans phases de soins parentaux post-envol, où les juvéniles quittant leur nid ont souvent des mouvements initiaux assez stéréotypés et partent tous dans la même direction passer leurs premiers mois très loin de la colonie, qui suggère un fort déterminisme génétique (Weimerskirch et al. 2006, Jeudi de Grissac 2016). Notons que chez les manchots du Cap (Sherley et al. 2017), ce type de comportement pousse les juvéniles à se rendre dans des zones qui abritaient historiquement d'importants stocks de proies qui ont disparu du fait des changements climatiques et/ou de la surpêche. Les adultes de manchots du Cap quant à eux ont suivi les mouvements de leurs proies et ont changé leurs zones d'alimentation (Sherley et al. 2017). Il en résulte une population vieillissante qui se reproduit peu et est vouée à disparaitre. Peut-on en conclure que les juvéniles à Europa, par leur plus grande flexibilité, pourraient mieux faire face à des changements de leur environnement ? Ce n'est pas aussi simple. Dans le cas des frégates, ce déterminisme juvénile dans la direction des mouvements s'exprime, mais seulement après la phase de soins post-envol (Weimerskirch et al. 2016).

Nos résultats montrent aussi que la rapidité avec laquelle les juvéniles adoptent des comportements similaires aux parents dépend largement des comportements mesurés. Chez les fous à pieds rouges, les jeunes augmentent progressivement leur rayon de prospection à mesure de leurs vols successifs (Mendez, Prudor, et al. 2017). Au bout de plusieurs semaines ils sont encore très loin d'atteindre celui de leurs parents. Chez une espèce proche il a été montré en revanche qu'au bout de quelques semaines, les profondeurs de plongée des juvéniles sont comparables à celles des parents (Mellink et al. 2014). Nous montrons ici qu'en terme de propension à partir dans la même direction que les autres individus de la colonie, les juvéniles ont dès leurs premiers vols un comportement similaire à leur parents, et en revanche, non seulement leur fidélité spatiale d'un trajet à l'autre est plus faible que celle des parents, mais elle ne montre aucun signe de progression au cours des semaines. On fait souvent l'hypothèse naïve que les juvéniles, par leur plus grande flexibilité, sont plus à mêmes de faire face aux changements que les adultes. Tous les résultats qui s'accumulent sur le comportement des jeunes oiseaux marins montre que l'histoire est infiniment plus complexe. Cela signifie que selon les changements environnementaux particuliers que l'on redoute, on ne va pas prédire les mêmes réactions pour les différents individus, selon leur âge exact, leur espèce, etc.

Ce raisonnement au cas par cas peut sembler décourageant. Il est impossible d'étudier avec ce niveau de détail toutes les espèces d'oiseaux marins. C'est pour cela que des généralisations théoriques

par exemple via les théories de l'évolution, de l'approvisionnement optimal ou de l'écologie cognitive telle que nous l'avons proposé conservent tout leur intérêt (Mery & Burns 2010, Snell-Rood 2013). Au-delà des arguments de sélection et d'optimisation, des modélisations de dynamique des populations intégrant les possibilités d'apprentissage pourraient également aider à mieux quantifier dans quelle mesure ces processus cognitifs sont importants face aux mécanismes d'adaptation par sélection naturelle, pour ces espèces au temps de génération long et à la longue espérance de vie. (ex : intégrer la possibilité d'apprentissage dans le modèle de Barbraud et al 2013, plutôt que la « simple » sélection naturelle par mortalité ?). Toujours est-il qu'en l'absence de meilleure information empirique, les prédictions théoriques sont les plus rationnelles, sans être forcément les plus exactes. J'espère avoir illustré au lecteur, par cette thèse, que la science est un aller-retour incessant entre développements théoriques, observations empiriques et questionnements appliqués, qui se nourrissent mutuellement.

Littérature citée

Aben J, Pellikka P, Travis JM (2018) A call for viewshed ecology: Advancing our understanding of the ecology of information through viewshed analysis. Methods Ecol Evol 9:624–633

Åkesson S, Alerstam T (1998) Oceanic navigation: are there any feasible geomagnetic bi-coordinate combinations for albatrosses? J Avian Biol:618–625

Alpern S, Fokkink R, Gasieniec L, Lindelauf R, Subrahmanian VS (2013) Search theory, 1st edn. Springer, New York

Alpern S, Fokkink R, Timmer M, Casas J (2011) Ambush frequency should increase over time during optimal predator search for prey. J R Soc Interface 8:1665–1672

Amélineau F, Péron C, Lescroël A, Authier M, Provost P, Grémillet D (2014) Windscape and tortuosity shape the flight costs of northern gannets. J Exp Biol 217:876–885

Amo L, Rodríguez-Gironés MÁ, Barbosa A (2013) Olfactory detection of dimethyl sulphide in a krill-eating Antarctic penguin. Mar Ecol Prog Ser 474:277–285

Anderson OR, Small CJ, Croxall JP, Dunn EK, Sullivan BJ, Yates O, Black A (2011) Global seabird bycatch in longline fisheries. Endanger Species Res 14:91–106

Angelier F, Clément-Chastel C, Gabrielsen GW, Chastel O (2007) Corticosterone and time–activity budget: an experiment with black-legged kittiwakes. Horm Behav 52:482–491

Araújo MS, Bolnick DI, Layman CA (2011) The ecological causes of individual specialisation. Ecol Lett 14:948–958

Araya-Ajoy YG, Mathot KJ, Dingemanse NJ (2015) An approach to estimate short-term, long-term and reaction norm repeatability. Methods Ecol Evol 6:1462–1473

Asensio N, Brockelman WY, Malaivijitnond S, Reichard UH (2011) Gibbon travel paths are goal oriented. Anim Cogn 14:395–405

Ashford JR, Croxall JP, Rubilar PS, Moreno CA (1995) Seabird interactions with longlining operations for Dissostichus eleginoides around South Georgia, April to May 1994. CCAMLR Sci 2:111–121

Ashmole NP (1963) The regulation of numbers of tropical oceanic birds. Ibis 103:458–473

Assali C (2017) Contribution des radars embarqués à l'étude des stratégies collectives de recherche alimentaire chez les oiseaux marins. Université Montpellier

Asseid BS, Drapeau L, Crawford RJM, Dyer BM, Hija A, Mwinyi AA, Shinula P, Upfold L (2006) The food of three seabirds at Latham Island, Tanzania, with observations on foraging by masked boobies Sula dactylatra. Afr J Mar Sci 28:109–114

Au DW, Pitman RL (1988) Seabird relationships with tropical tunas and dolphins. Seab Mar Vertebr Columbia Univ Press N Y:174–212

Aubin T, Jouventin P (2002) How to vocally identify kin in a crowd: the penguin model. Adv Study Behav 31:243–278

Auger-Méthé M, Derocher AE, DeMars CA, Plank MJ, Codling EA, Lewis MA (2016) Evaluating random search strategies in three mammals from distinct feeding guilds. J Anim Ecol 85:1411–1421

Avgar T, Horvitz N, Broitman L, Nathan R (2008) How movement properties affect prey encounter rates of ambush versus active predators: a comment on Scharf et al. Am Nat 172:593–595

B. G. Bang, Cobb S (1968) The Size of the Olfactory Bulb in 108 Species of Birds. The Auk 85:55–61

Baker RR (1993) The function of post-fledging exploration: a pilot study of three species of passerines ringed in Britain. Ornis Scand:71–79

Balda RP, Kamil AC, Bednekoff PA (1996) Predicting cognitive capacity from natural history. In: Current ornithology. Springer, Boston, MA, p 33–66

Ballance LT (1995) Flight energetics of free-ranging red-footed boobies (Sula sula). Physiol Zool 68:887–914

Ballance LT, Pitman RL (1999) Foraging ecology of tropical seabirds. In: Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress, Durban. BirdLife South Africa, Johannesburg.p 2057–2071

Bang BG (1966) The olfactory apparatus of tubenosed birds (Procellariiformes). Cells Tissues Organs 65:391–415

Barbraud C, Bertrand A, Bouchón M, Chaigneau A, Delord K, Demarcq H, Gimenez O, Torero MG, Gutiérrez D, Oliveros-Ramos R (2018) Density dependence, prey accessibility and prey depletion by fisheries drive Peruvian seabird population dynamics. Ecography 41:1092–1102

Barbraud C, Tuck GN, Thomson R, Delord K, Weimerskirch H (2013) Fisheries Bycatch as an Inadvertent Human-Induced Evolutionary Mechanism. PLoS ONE 8

Barbraud C, Weimerskirch H (2012) Assessing the effect of satellite transmitters on the demography of the Wandering Albatross Diomedea exulans. J Ornithol 153:375–383

Bartumeus F (2007) Lévy processes in animal movement: an evolutionary hypothesis. Fractals 15:151–162

Bartumeus F, Campos D, Ryu WS, Lloret-Cabot R, Méndez V, Catalan J (2016) Foraging success under uncertainty: search tradeoffs and optimal space use. Ecol Lett 19:1299–1313

Bartumeus F, Catalan J (2009) Optimal search behavior and classic foraging theory. J Phys Math Theor 42:434002

Bartumeus F, Catalan J, Fulco UL, Lyra ML, Viswanathan GM (2002) Optimizing the encounter rate in biological interactions: Lévy versus Brownian strategies. Phys Rev Lett 88:097901

Bartumeus F, Levin SA (2008) Fractal reorientation clocks: Linking animal behavior to statistical patterns of search. Proc Natl Acad Sci 105:19072–19077

Bartumeus F, Luz MGE da, Viswanathan GM, Catalan J (2005) Animal Search Strategies: a quantitative random-walk analysis. Ecology 86:3078–3087

Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. J Stat Softw 67:1–48

Begue M (2017) Photo-identification et évaluation de la fidélité du requin tigre (Galeocerdo cuvier) à un site de nourrissage artificiel à Tahiti (Polynésie française).

Bell WJ (2012) Searching behaviour: the behavioural ecology of finding resources. Springer Science & Business Media

Bell AM, Hankison SJ, Laskowski KL (2009) The repeatability of behaviour: a meta-analysis. Anim Behav 77:771–783

Benhamou S (1992) Efficiency of area-concentrated searching behaviour in a continuous patchy environment. J Theor Biol 159:67–81

Benhamou S (1994) Spatial memory and searching efficiency. Anim Behav 47:1423–1433

Benhamou S (2004a) On the expected net displacement of animals' random movements. Ecol Model 171:207–208

Benhamou S (2004b) How to reliably estimate the tortuosity of an animal's path:: straightness, sinuosity, or fractal dimension? J Theor Biol 229:209–220

Benhamou S (2007) How many animals really do the Levy walk? Ecology 88:1962–1969

Benhamou S (2014) Of scales and stationarity in animal movements. Ecol Lett 17:261–272

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. J Theor Biol 387:221–227

Benhamou S, Sauvé J-P, Bovet P (1990) Spatial memory in large scale movements: efficiency and limitation of the egocentric coding process. J Theor Biol 145:1–12

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. Ecol Evol

Berlincourt M, Arnould JP (2014) At-sea associations in foraging little penguins. PLoS One 9:e105065

Bertrand S, Burgos JM, Gerlotto F, Atiquipa J (2005) Lévy trajectories of Peruvian purse-seiners as an indicator of the spatial distribution of anchovy (Engraulis ringens). ICES J Mar Sci 62:477–482

Bertrand S, Joo R, Arbulu Smet C, Tremblay Y, Barbraud C, Weimerskirch H (2012) Local depletion by a fishery can affect seabird foraging. J Appl Ecol 49:1168–1177

Bertrand S, Joo R, Fablet R (2015) Generalized Pareto for Pattern-Oriented Random Walk Modelling of Organisms' Movements. PLOS ONE 10:e0132231

Bicknell AWJ, Oro D, Camphuysen K (C. J., Votier SC (2013) Potential consequences of discard reform for seabird communities. J Appl Ecol 50:649–658

Birt VL, Birt TP, Goulet D, Cairns DK, Montevecchi WA (1987) Ashmole's halo: direct evidence for prey depletion by a seabird. Mar Ecol Prog Ser:205–208

Bodey TW, Jessopp MJ, Votier SC, Gerritsen HD, Cleasby IR, Hamer KC, Patrick SC, Wakefield ED, Bearhop S (2014) Seabird movement reveals the ecological footprint of fishing vessels. Curr Biol 24:R514–R515

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. Am Nat 161:1–28

Bonadonna F, Bajzak C, Benhamou S, Igloi K, Jouventin P, Lipp H., Dell'Omo G (2005) Orientation in the wandering albatross: interfering with magnetic perception does not affect orientation performance. Proc R Soc B Biol Sci 272:489–495

Bonadonna F, Benhamou S, Jouventin P (2003) Orientation in "featureless" environments: the extreme case of pelagic birds. In: Avian migration. Springer, Berlin Heidelberg, p 367–377

Bonadonna F, Bretagnolle V (2002) Smelling home: a good solution for burrow-finding in nocturnal petrels? J Exp Biol 205:2519–2523

Bond AB (1980) Optimal foraging in a uniform habitat: The search mechanism of the green lacewing. Anim Behav 28:10–19

Börger L, Dalziel BD, Fryxell JM (2008) Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. Ecol Lett 11:637–650

Bost C-A, Cotté C, Bailleul F, Cherel Y, Charrassin J-B, Guinet C, Ainley DG, Weimerskirch H (2009) The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. J Mar Syst 78:363–376

Bost CA, Cotté C, Terray P, Barbraud C, Bon C, Delord K, Gimenez O, Handrich Y, Naito Y, Guinet C (2015) Large-scale climatic anomalies affect marine predator foraging behaviour and demography. Nat Commun 6:8220

Boström JE, Åkesson S, Alerstam T (2012) Where on earth can animals use a geomagnetic bi-coordinate map for navigation? Ecography 35:1039–1047

Bovet P, Benhamou S (1991) Optimal sinuosity in central place foraging movements. Anim Behav 42:57–62

Bowler DE, Benton TG (2005) Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. Biol Rev 80:205–225

Boyd C, Grünbaum D, Hunt GL, Punt AE, Weimerskirch H, Bertrand S (2016) Effectiveness of social information used by seabirds searching for unpredictable and ephemeral prey. Behav Ecol

Boyer D, Ramos-Fernández G, Miramontes O, Mateos JL, Cocho G, Larralde H, Ramos H, Rojas F (2006) Scale-free foraging by primates emerges from their interaction with a complex environment. Proc R Soc B Biol Sci 273:1743–1750

Bradshaw CJ, Hindell MA, Sumner MD, Michael KJ (2004) Loyalty pays: potential life history consequences of fidelity to marine foraging regions by southern elephant seals. Anim Behav 68:1349–1360

Brönmark C, Hansson L-A (2012) Chemical ecology in aquatic systems. Oxford University Press

Buckley NJ (1996) Food finding and the influence of information, local enhancement, and communal roosting on foraging success of North American vultures. The Auk:473–488

Buckley NJ (1997) Spatial-Concentration Effects and the Importance of Local Enhancement in the Evolution of Colonial Breeding in Seabirds. Am Nat 149:1091–1112

Burns JG, Foucaud J, Mery F (2010) Costs of memory: lessons from 'mini'brains. Proc R Soc B Biol Sci:rspb20102488

Byrne RW, Bates LA (2011) Cognition in the wild: exploring animal minds with observational evidence. Biol Lett 7:619–622

Byrne RW, Noser R, Bates LA, Jupp PE (2009) How did they get here from there? Detecting changes of direction in terrestrial ranging. Anim Behav 77:619–631

Calenge C (2006) The package "adehabitat" for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. Ecol Model 197:516–519

Capaldi EA, Smith AD, Osborne JL, Fahrbach SE, Farris SM, Reynolds DR, Edwards AS, Martin A, Robinson GE, Poppy GM (2000) Ontogeny of orientation flight in the honeybee revealed by harmonic radar. Nature 403:537

Carneiro AP, Bonnet-Lebrun A-S, Manica A, Staniland IJ, Phillips RA (2017) Methods for detecting and quantifying individual specialisation in movement and foraging strategies of marine predators. Mar Ecol Prog Ser 578:151–166

Carrete M, Donázar JA (2005) Application of central-place foraging theory shows the importance of Mediterranean dehesas for the conservation of the cinereous vulture, Aegypius monachus. Biol Conserv 126:582–590

Carroll G, Harcourt R, Pitcher BJ, Slip D, Jonsen I (2018) Recent prey capture experience and dynamic habitat quality mediate short-term foraging site fidelity in a seabird. Proc R Soc B 285:20180788

Carroll G, Slip D, Jonsen I, Harcourt R (2014) Supervised accelerometry analysis can identify prey capture by penguins at sea. J Exp Biol:jeb. 113076

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, Ramos JA (2015) Individual specialization in the foraging and feeding strategies of seabirds: a review. Mar Biol 162:1923–1938

Charnov EL (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. Theor Popul Biol 9:129–136

Chaurand T, Weimerskirch H (1994) The regular alternation of short and long foraging trips in the blue petrel Halobaena caerulea: a previously undescribed strategy of food provisioning in a pelagic seabird. J Anim Ecol:275–282

Cheng K, Schultheiss P, Schwarz S, Wystrach A, Wehner R (2014) Beginnings of a synthetic approach to desert ant navigation. Behav Processes 102:51–61

Cherel Y, Klages N (1998) A review of the food of albatrosses. In: Albatross biology and conservation. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, p 113–136

Cherel Y, Le Corre M, Jaquemet S, Menard F, Richard P, Weimerskirch H (2008) Resource partitioning within a tropical seabird community: new information from stable isotopes. Mar Ecol Prog Ser 366:281–291

Cherel Y, Weimerskirch H, Duhamel G (1996) Interactions between longline vessels and seabirds in Kerguelen waters and a method to reduce seabird mortality. Biol Conserv 75:63–70

Cherel Y, Weimerskirch H, Trouvé C (2000) Food and feeding ecology of the neritic-slope forager black-browed albatross and its relationships with commercial fisheries in Kerguelen waters. Mar Ecol Prog Ser 207:183–199

Cherel Y, Weimerskirch H, Trouvé C (2002) Dietary evidence for spatial foraging segregation in sympatric albatrosses (Diomedea spp.) rearing chicks at Iles Nuageuses, Kerguelen. Mar Biol 141:1117–1129

Cherel Y, Xavier JC, De Grissac S, Trouvé C, Weimerskirch H (2017) Feeding ecology, isotopic niche, and ingestion of fishery-related items of the wandering albatross Diomedea exulans at Kerguelen and Crozet Islands. Mar Ecol Prog Ser 565:197–215

Chessa S, Micheli A, Pucci R, Hunter J, Carroll G, Harcourt R (2017) A comparative analysis of SVM and IDNN for identifying penguin activities. Appl Artif Intell 31:453–471

Chilvers BL, Corkeron PJ, Puotinen ML (2003) Influence of trawling on the behaviour and spatial distribution of Indo-Pacific bottlenose dolphins (Tursiops aduncus) in Moreton Bay, Australia. Can J Zool 81:1947–1955

Chittka L, Niven J (2009) Are Bigger Brains Better? Curr Biol 19:R995–R1008

Clarke MR, Croxall JP, Prince PA (1981) Cephalopod remains in regurgitations of the wandering albatross Diomedea exulans L. at South Georgia. BAS Bull 54:9–21

Cleasby IR, Wakefield ED, Bodey TW, Davies RD, Patrick SC, Newton J, Votier SC, Bearhop S, Hamer KC (2015) Sexual segregation in a wide-ranging marine predator is a consequence of habitat selection. Mar Ecol Prog Ser 518:1–12

Codling EA, Plank MJ (2011) Turn designation, sampling rate and the misidentification of power laws in movement path data using maximum likelihood estimates. Theor Ecol 4:397–406

Codling EA, Plank MJ, Benhamou S (2008) Random walk models in biology. J R Soc Interface 5:813–834

Collet J, Patrick SC, Weimerskirch H (2015) Albatrosses redirect flight towards vessels at the limit of their visual range. Mar Ecol Prog Ser 526:199–205

Collet J, Patrick SC, Weimerskirch H (2017a) A comparative analysis of the behavioral response to fishing boats in two albatross species. Behav Ecol 28:1337–1347

Collet J, Patrick SC, Weimerskirch H (2017b) Behavioral responses to encounter of fishing boats in wandering albatrosses. Ecol Evol 7:3335–3347

Collins MA, Brickle P, Brown J, Belchier M (2010) The Patagonian toothfish: biology, ecology and fishery. In: Advances in marine biology. Elsevier, p 227–300

Cornioley T, Börger L, Ozgul A, Weimerskirch H (2016) Impact of changing wind conditions on foraging and incubation success in male and female wandering albatrosses. J Anim Ecol 85:1318–1327

Cortés-Avizanda A, Jovani R, Carrete M, Donázar JA (2012) Resource unpredictability promotes species diversity and coexistence in an avian scavenger guild: a field experiment. Ecology 93:2570–2579

Courbin N, Besnard A, Péron C, Saraux C, Fort J, Perret S, Tornos J, Grémillet D (2018) Short-term prey field lability constrains individual specialisation in resource selection and foraging site fidelity in a marine predator. Ecol Lett 21:1043–1054

Cox SL, Embling CB, Hosegood PJ, Votier SC, Ingram SN (2018) Oceanographic drivers of marine mammal and seabird habitat-use across shelf-seas: A guide to key features and recommendations for future research and conservation management. Estuar Coast Shelf Sci 212:294–310

Cox WA, Thompson FR, Cox AS, Faaborg J (2014) Post-fledging survival in passerine birds and the value of post-fledging studies to conservation. J Wildl Manag 78:183–193

Creignou A, Duplouy B (2017) La pêche australe à La Réunion en 2014. Insee, La Réunion

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 Conserv Int 22:1–34

Croxall JP, Prince PA (1994) Dead or alive, night or day: how do albatrosses catch squid? Antarct Sci 6:155–162

Croxall J, Small C, Sullivan B, Wanless R, Frere E, Lascelles B, Ramirez I, Sato M, Yates O (2013) Appropriate scales and data to manage seabird-fishery interactions: Comment on Torres et al. (2013). Mar Ecol Prog Ser 493:297–300

Cunningham E, Janson C (2013) Effect of Fruit Scarcity on Use of Spatial Memory in a Seed Predator, White-faced Saki (Pithecia pithecia). Int J Primatol 34:808–822

Dall SR, Giraldeau L-A, Olsson O, McNamara JM, Stephens DW (2005) Information and its use by animals in evolutionary ecology. Trends Ecol Evol 20:187–193

Danchin É, Giraldeau L-A, Cézilly F (2005) Écologie comportementale: cours et questions de réflexion. Dunod, Paris

Daunt F, Afanasyev V, Adam A, Croxall JP, Wanless S (2007) From cradle to early grave: juvenile mortality in European shags Phalacrocorax aristotelis results from inadequate development of foraging proficiency. Biol Lett 3:371–374

Davoren GK, Montevecchi WA, Anderson JT (2003) Search strategies of a pursuit-diving marine bird and the persistence of prey patches. Ecol Monogr 73:463–481

De Grissac S, Bartumeus F, Cox SL, Weimerskirch H (2017) Early-life foraging: Behavioral responses of newly fledged albatrosses to environmental conditions. Ecol Evol 7:6766–6778

De Grissac S, Börger L, Guitteaud A, Weimerskirch H (2016) Contrasting movement strategies among juvenile albatrosses and petrels. Sci Rep 6:26103

De Monte S, Cotté C, Ovidio F d', Lévy M, Le Corre M, Weimerskirch H (2012) Frigatebird behaviour at the ocean–atmosphere interface: integrating animal behaviour with multi-satellite data. J R Soc Interface 9:3351–3358

Dell'Ariccia G, Blanc L, Bonadonna F, Sanz-Aguilar A (2015) Mediterranean storm petrels rely on nest position for homing after migration: a test with artificial nestboxes. Anim Behav 107:97–104

Dell'Ariccia G, Célérier A, Gabirot M, Palmas P, Massa B, Bonadonna F (2014) Olfactory foraging in temperate waters: Sensitivity to dimethylsulfide by shearwaters in the Atlantic Ocean and Mediterranean Sea. J Exp Biol:jeb. 097931

Delord K, Barbraud C, Bost CA, Cherel Y, Guinet C, Weimerskirch H (2014) Atlas of top predators from French Southern Territories in the Southern Indian Ocean. CNRS

Delord K, Gasco N, Barbraud C, Weimerskirch H (2010) Multivariate effects on seabird bycatch in the legal Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islands. Polar Biol 33:367–378

Delord K, Gasco N, Weimerskirch H, Barbraud C, Micol T (2005) Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islands, 2001–2003. CCAMLR Sci 12:53–80

Dempster T, Taquet M (2004) Fish aggregation device (FAD) research: gaps in current knowledge and future directions for ecological studies. Rev Fish Biol Fish 14:21–42

Deygout C, Gault A, Duriez O, Sarrazin F, Bessa-Gomes C (2010) Impact of food predictability on social facilitation by foraging scavengers. Behav Ecol 21:1131–1139

Dobson FS, Jouventin P (2007) How slow breeding can be selected in seabirds: testing Lack's hypothesis. Proc R Soc Lond B Biol Sci 274:275–279

Doney SC, Ruckelshaus M, Duffy JE, Barry JP, Chan F, English CA, Galindo HM, Grebmeier JM, Hollowed AB, Knowlton N (2012) Climate change impacts on marine ecosystems. Annu Rev Mar Sci 4:11–37

Dukas R (1998) Cognitive ecology: the evolutionary ecology of information processing and decision making. University of Chicago Press, Chicago, USA

Dunlap AS, Nielsen ME, Dornhaus A, Papaj DR (2016) Foraging bumble bees weigh the reliability of personal and social information. Curr Biol 26:1195–1199

Dunlap AS, Stephens DW (2009) Components of change in the evolution of learning and unlearned preference. Proc R Soc Lond B Biol Sci 276:3201–3208

Duriez O, Herman S, Sarrazin F (2012) Intra-specific competition in foraging Griffon Vultures Gyps fulvus: 2. The influence of supplementary feeding management. Bird Study 59:193–206

Duriez O, Kato A, Tromp C, Dell'Omo G, Vyssotski AL, Sarrazin F, Ropert-Coudert Y (2014) How cheap is soaring flight in raptors? A preliminary investigation in freely-flying vultures. PLoS One 9:e84887

Edelhoff H, Signer J, Balkenhol N (2016) Path segmentation for beginners: an overview of current methods for detecting changes in animal movement patterns. Mov Ecol 4:21

Edwards AM, Phillips RA, Watkins NW, Freeman MP, Murphy EJ, Afanasyev V, Buldyrev SV, Luz MG da, Raposo EP, Stanley HE (2007) Revisiting Lévy flight search patterns of wandering albatrosses, bumblebees and deer. Nature 449:1044

Emlen JM (1966) The role of time and energy in food preference. Am Nat 100:611–617

Evans JC, Votier SC, Dall SR (2016) Information use in colonial living. Biol Rev 91:658–672

Fagan WF, Lewis MA, Auger-Méthé M, Avgar T, Benhamou S, Breed G, LaDage L, Schlägel UE, Tang W, Papastamatiou YP, Forester J, Mueller T (2013) Spatial memory and animal movement. Ecol Lett 16:1316–1329

Fauchald P (1999) Foraging in a hierarchical patch system. Am Nat 153:603–613

Fauchald P, Erikstad KE, Skarsfjord H (2000) Scale-dependent predator–prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. Ecology 81:773–783

Fauchald P, Tveraa T (2003) Using First-Passage Time in the Analysis of Area-Restricted Search and Habitat Selection. Ecology 84:282–288

Fay R (2017) De l'envol à la première reproduction: aspects écologiques et évolutifs des traits d'histoire de vie de jeunes oiseaux marins longévifs. Université de La Rochelle

Fluhr J, Benhamou S, Riotte-Lambert L, Duriez O (2017) Assessing the risk for an obligate scavenger to be dependent on predictable feeding sources. Biol Conserv 215:92–98

Focardi S, Cecere JG (2014) The Lévy flight foraging hypothesis in a pelagic seabird. J Anim Ecol 83:353–364

Fonteneau A, Chassot E, Bodin N (2013) Global spatio-temporal patterns in tropical tuna purse seine fisheries on drifting fish aggregating devices (DFADs): Taking a historical perspective to inform current challenges. Aquat Living Resour 26:37–48

Fontenille M (2016) Influence de la presence de bateaux sur le comportement de recherche alimentaire en zone restreinte du grand albatros. Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Villiers-en-Bois

Fort J, Pettex E, Tremblay Y, Lorentsen S-H, Garthe S, Votier S, Pons JB, Siorat F, Furness RW, Grecian WJ (2012) Meta-population evidence of oriented chain migration in northern gannets (Morus bassanus). Front Ecol Environ 10:237–242

Foster JJ, Smolka J, Nilsson D-E, Dacke M (2018) How animals follow the stars. Proc R Soc B Biol Sci 285

Gagliardo A, Bried J, Lambardi P, Luschi P, Wikelski M, Bonadonna F (2013) Oceanic navigation in Cory's shearwaters: evidence for a crucial role of olfactory cues for homing after displacement. J Exp Biol 216:2798–2805

Gaillard J-M, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG (1998) Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. Trends Ecol Evol 13:58–63

Gal S, Casas J (2014) Succession of hide–seek and pursuit–evasion at heterogeneous locations. J R Soc Interface 11

Galbraith JA, Jones DN, Beggs JR, Parry K, Stanley MC (2017) Urban bird feeders dominated by a few species and individuals. Front Ecol Evol 5:81

Garriga J, Palmer JRB, Oltra A, Bartumeus F (2016) Expectation-Maximization Binary Clustering for Behavioural Annotation. PLoS ONE 11:e0151984

Garthe S, Guse N, Montevecchi WA, Rail J-F, Grégoire F (2014) The daily catch: Flight altitude and diving behavior of northern gannets feeding on Atlantic mackerel. J Sea Res 85:456–462

Gaston AJ, Ydenberg RC, Smith GJ (2007) Ashmole's halo and population regulation in seabirds. Mar Ornithol 35:119–126

Gilbert NI, Correia RA, Silva JP, Pacheco C, Catry I, Atkinson PW, Gill JA, Franco AM (2016) Are white storks addicted to junk food? Impacts of landfill use on the movement and behaviour of resident white storks (Ciconia ciconia) from a partially migratory population. Mov Ecol 4:1

Gilmour ME, Castillo-Guerrero JA, Fleishman AB, Hernández-Vázquez S, Young HS, Shaffer SA (2018) Plasticity of foraging behaviors in response to diverse environmental conditions. Ecosphere 9:e02301

Giraldeau L-A, Caraco T (2000) Social foraging theory. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA

Gould SJ, Lewontin RC (1979) The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proc R Soc Lond B 205:581–598

Goyert HF (2015) Foraging specificity and prey utilization: evaluating social and memory-based strategies in seabirds. Behaviour 152:861–895

Graham MH (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. Ecology 84:2809–2815

Granadeiro JP, Brickle P, Catry P (2014) Do individual seabirds specialize in fisheries' waste? The case of black-browed albatrosses foraging over the Patagonian Shelf. Anim Conserv 17:19–26

Granadeiro JP, Campioni L, Catry P (2018) Albatrosses bathe before departing on a foraging trip: Implications for risk assessments and marine spatial planning. Bird Conserv Int 28:208–215

Grecian WJ, Lane JV, Michelot T, Wade HM, Hamer KC (2018) Understanding the ontogeny of foraging behaviour: insights from combining marine predator bio-logging with satellite-derived oceanography in hidden Markov models. J R Soc Interface 15:20180084

Grémillet D, Dell'Omo G, Ryan PG, Peters G, Ropert-Coudert Y, Weeks SJ (2004) Offshore diplomacy, or how seabirds mitigate intra-specific competition : a case study based on GPS tracking of Cape Gannets from neighboring colonies. Mar Ecol Prog Ser 268:265–279

Grémillet D, Pichegru L, Kuntz G, Woakes AG, Wilkinson S, Crawford RJ., Ryan PG (2008) A junk-food hypothesis for gannets feeding on fishery waste. Proc R Soc B Biol Sci 275:1149–1156

Griffin DR (1940) Homing experiments with Leach's petrels. The Auk 57:61–74

Grünbaum D, Veit RR (2003) Black-browed albatrosses foraging on antarctic krill: density-dependence through local enhancement? Ecology 84:3265–3275

Guilford T, Biro D (2014) Route following and the pigeon's familiar area map. J Exp Biol 217:169–179

Guinet C, Tixier P, Gasco N, Duhamel G (2015) Long-term studies of Crozet Island killer whales are fundamental to understanding the economic and demographic consequences of their depredation behaviour on the Patagonian toothfish fishery. ICES J Mar Sci J Cons 72:1587–1597

Hamer KC, Humphreys EM, Magalhães MC, Garthe S, Hennicke J, Peters G, Grémillet D, Skov H, Wanless S (2009) Fine-scale foraging behaviour of a medium-ranging marine predator. J Anim Ecol 78:880–889

Hamer KC, Humphries 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. Mar Ecol Prog Ser 338:295–305

Hamer KC, Phillips RA, Hill JK, Wanless S, Wood AG (2001) Contrasting foraging strategies of gannets Morus bassanus at two North Atlantic colonies: foraging trip duration and foraging area fidelity. Mar Ecol Prog Ser 224:283–290

Hapca S, Crawford JW, Young IM (2009) Anomalous diffusion of heterogeneous populations characterized by normal diffusion at the individual level. J R Soc Interface 6:111

Harel R, Spiegel O, Getz WM, Nathan R (2017) Social foraging and individual consistency in following behaviour: testing the information centre hypothesis in free-ranging vultures. Proc R Soc B Biol Sci 284

Hazen EL, Maxwell SM, Bailey H, Bograd SJ, Hamann M, Gaspar P, Godley BJ, Shillinger GL (2012) Ontogeny in marine tagging and tracking science: technologies and data gaps. Mar Ecol Prog Ser 457:221–240

Healy SD, Kort SR de, Clayton NS (2005) The hippocampus, spatial memory and food hoarding: a puzzle revisited. Trends Ecol Evol 20:17–22

Healy SD, Rowe C (2007) A critique of comparative studies of brain size. Proc R Soc B Biol Sci 274:453–464

Hernández-Pliego J, Rodríguez C, Bustamante J (2014) Gone with the wind: Seasonal trends in foraging movement directions for a central-place forager. Curr Zool 60:604–615

Hijmans RJ, Williams E, Vennes C (2015) geosphere: Spherical Trigonometry. R package version 1.4-3.

Hills T, Brockie PJ, Maricq AV (2004) Dopamine and Glutamate Control Area-Restricted Search Behavior in Caenorhabditis elegans. J Neurosci 24:1217

Hills TT, Todd PM, Lazer D, Redish AD, Couzin ID (2015) Exploration versus exploitation in space, mind, and society. Trends Cogn Sci 19:46–54

Hirsch BT, Tujague MP, Di Blanco YE, Di Bitetti MS, Janson CH (2013) Comparing capuchins and coatis: causes and consequences of differing movement ecology in two sympatric mammals. Anim Behav 86:331–338

Hudson AV, Furness RW (1989) The behaviour of seabirds foraging at fishing boats around Shetland. Ibis 131:225–237

Humphries NE, Sims DW (2014) Optimal foraging strategies: Lévy walks balance searching and patch exploitation under a very broad range of conditions. J Theor Biol 358:179–193

Humphries NE, Weimerskirch H, Queiroz N, Southall EJ, Sims DW (2012) Foraging success of biological Lévy flights recorded in situ. Proc Natl Acad Sci 109:7169–7174

Humphries NE, Weimerskirch H, Sims DW (2013) A new approach for objective identification of turns and steps in organism movement data relevant to random walk modelling. Methods Ecol Evol 4:930–938

Hunt GL (1999) Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. In: Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress, 16-22 August 1998, Durban. BirdLife South Africa

Hyrenbach Kd, Veit RR, Weimerskirch H, Hunt Jr GL (2006) Seabird associations with mesoscale eddies: the subtropical Indian Ocean. Mar Ecol Prog Ser 324:271–279

Imber MJ (1992) Cephalopods eaten by wandering albatrosses (Diomedea exulans L.) breeding at six circumpolar localities. J R Soc N Z 22:243–263

Irons DB (1998) Foraging area fidelity of individual seabirds in relation to tidal cycles and flock feeding. Ecology 79:647–655

Isler K, Schaik C van (2006) Costs of encephalization: the energy trade-off hypothesis tested on birds. J Hum Evol 51:228–243

Iwaniuk AN, Nelson JE (2002) Can endocranial volume be used as an estimate of brain size in birds? Can J Zool 80:16–23

Iwaniuk AN, Nelson JE (2003) Developmental differences are correlated with relative brain size in birds: a comparative analysis. Can J Zool 81:1913–1928

James A, Plank MJ, Brown R (2008) Optimizing the encounter rate in biological interactions: ballistic versus Lévy versus Brownian strategies. Phys Rev E 78:051128

James A, Plank MJ, Edwards AM (2011) Assessing Lévy walks as models of animal foraging. J R Soc Interface 8:1233–1247

Jammalamadaka SR, Sengupta A (2001) Topics in circular statistics, 1st edn. World Scientific Publishing, Singapore

Janc A, Richard G, Guinet C, Arnould JP, Villanueva MC, Duhamel G, Gasco N, Tixier P (2018) How do fishing practices influence sperm whale (Physeter macrocephalus) depredation on demersal longline fisheries? Fish Res 206:14–26

Janson CH, Byrne R (2007) What wild primates know about resources: opening up the black box. Anim Cogn 10:357–367

Jaquemet S, Ternon J-F, 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 Res Part II Top Stud Oceanogr 100:200–211

Jennions MD, Petrie M (1997) Variation in mate choice and mating preferences: a review of causes and consequences. Biol Rev 72:283–327

Jeudi de Grissac S (2016) Où va la jeunesse? Mouvements et quête alimentaire des juvéniles de procellariiformes durant leur première année en mer. La Rochelle

Jones DN, James Reynolds S (2008) Feeding birds in our towns and cities: a global research opportunity. J Avian Biol 39:265–271

Jones TB, Patrick SC, Arnould JP, Rodríguez-Malagón MA, Wells MR, Green JA (2018) Evidence of sociality in the timing and location of foraging in a colonial seabird. Biol Lett 14:20180214

Journal Officiel des Terres Australes et Antarctiques Françaises (2010) Arrêté n° 2010-53 du 30 août 2010 prescrivant les règles encadrant l'exercice de la pêche à la légine (Dissostichus eleginoides), aux raies (Bathyraja eatonii, Bathyraja irrasa, Raja taaf), au grenadier (Macrourus carinatus), autorisée dans les zones économiques exclusives de Crozet et de Kerguelen.

Jouventin P, Dobson FS (2002) Why breed every other year? The case of albatrosses. Proc R Soc Lond B Biol Sci 269:1955–1961

Jouventin P, Weimerskirch H (1990) Satellite tracking of wandering albatrosses. Nature 343:746

Jovani R, Lascelles B, Garamszegi LZ, Mavor R, Thaxter CB, Oro D (2016) Colony size and foraging range in seabirds. Oikos 125:968–974

Kappes MA, Weimerskirch H, Pinaud D, Le Corre M (2011) Variability of resource partitioning in sympatric tropical boobies. Mar Ecol Prog Ser 441:281–294

Kendal RL, Coolen I, Bergen Y van, Laland KN (2005) Trade-offs in the adaptive use of social and asocial learning. Adv Study Behav 35:333–379

Kohler SL (1984) Search mechanism of a stream grazer in patchy environments: the role of food abundance. Oecologia 62:209–218

Kotliar NB, Wiens JA (1990) Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. Oikos:253–260

Kowalewsky S, Dambach M, Mauck B, Dehnhardt G (2006) High olfactory sensitivity for dimethyl sulphide in harbour seals. Biol Lett 2:106–109

Krüger L, Ramos JA, Xavier JC, Grémillet D, González-Solís J, Petry MV, Phillips RA, Wanless RM, Paiva VH (2018) Projected distributions of Southern Ocean albatrosses, petrels and fisheries as a consequence of climatic change. Ecography 41:195–208

Lack D (1954) The natural regulation of animal numbers. The Clarendon Press; Oxford

Lack DL (1968) Ecological adaptations for breeding in birds, 1st edn. Chapman and Hall, New York

Lamb JS, Satgé YG, Fiorello CV, Jodice PG (2017) Behavioral and reproductive effects of bird-borne data logger attachment on Brown Pelicans (Pelecanus occidentalis) on three temporal scales. J Ornithol 158:617–627

Lecomte VJ, Sorci G, Cornet S, Jaeger A, Faivre B, Arnoux E, Gaillard M, Trouvé C, Besson D, Chastel O, Weimerskirch H (2010) Patterns of aging in the long-lived wandering albatross. Proc Natl Acad Sci 107:6370–6375

Lee AEG, Ounsley JP, Coulson T, Rowcliffe JM, Cowlishaw G (2016) Information use and resource competition: an integrative framework. Proc R Soc Lond B Biol Sci 283

Lessells CM, Boag PT (1987) Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. The Auk:116–121

Lett C, Semeria M, Thiebault A, Tremblay Y (2014) Effects of successive predator attacks on prey aggregations. Theor Ecol 7:239–252

Lewis S, Sherratt TN, Hamer KC, Wanless S (2001) Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. Nature 412:816

Lihoreau M, Raine NE, Reynolds AM, Stelzer RJ, Lim KS, Smith AD, Osborne JL, Chittka L (2012) Radar Tracking and Motion-Sensitive Cameras on Flowers Reveal the Development of Pollinator Multi-Destination Routes over Large Spatial Scales. PLOS Biol 10:e1001392

Lima SL, Zollner PA (1996) Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. Trends Ecol Evol 11:131–135

Lord C, Duhamel G, Pruvost P (2006) The patagonian toothfish (Dissostichus eleginoides) fishery in the Kerguelen Islands (Indian Ocean sector of the Southern Ocean). CCAMLR Sci 13:1–25

Ludynia K, Garthe S, Luna-Jorquera G (2010) Distribution and foraging behaviour of the Peruvian Booby (Sula variegata) off northern Chile. J Ornithol 151:103–111

MacArthur RH, Pianka ER (1966) On optimal use of a patchy environment. Am Nat 100:603–609

Maille A, Schradin C (2017) Ecophysiology of cognition: How do environmentally induced changes in physiology affect cognitive performance? Biol Rev 92:1101–1112

Mancini PL, Bond AL, Hobson KA, Duarte LS, Bugoni L (2013) Foraging segregation in tropical and polar seabirds: Testing the Intersexual Competition Hypothesis. J Exp Mar Biol Ecol 449:186–193

Mandal S, Brahma A, Gadagkar R (2017) Homing in a tropical social wasp: role of spatial familiarity, motivation and age. J Comp Physiol A 203:915–927

Mandal S, Brahma A, Gadagkar R (2018) Ontogeny of familiarity with foraging landscape and foraging abilities in the tropical social wasp Ropalidia marginata. bioRxiv:272831

Mann KH, Lazier JR (2013) Dynamics of marine ecosystems: biological-physical interactions in the oceans. John Wiley & Sons, Hong Kong

Martin GR (1998) Eye structure and amphibious foraging in albatrosses. Proc R Soc Lond B Biol Sci 265:665–671

Martin A, Pruvost P (2007) Pecheker, relational database for analysis and management of halieutic and biological data from the scientific survey of the TAAF ficheries, Muséum National d'Histoire Naturelle, http://borea.mnhn.fr/equipe4/pecheker.php.

Maynard Smith J (1974) The theory of games and the evolution of animal conflicts. J Theor Biol 47:209–221

McNamara JM, Dall SR (2010) Information is a fitness enhancing resource. Oikos 119:231–236

McNamara JM, Houston AI (1987) Memory and the efficient use of information. J Theor Biol 125:385–395

Mehlhorn K, Newell BR, Todd PM, Lee MD, Morgan K, Braithwaite VA, Hausmann D, Fiedler K, Gonzalez C (2015) Unpacking the exploration–exploitation tradeoff: A synthesis of human and animal literatures. Decision 2:191

Mellink E, Castillo-Guerrero JA, Peñaloza-Padilla E (2014) Development of Diving Abilities by Fledgling Brown Boobies (Sula leucogaster) in the Central Gulf of California, México. Waterbirds 37:451–456

Mendez L (2017) Variabilité du comportement de recherche alimentaire d'un oiseau marin tropical: le fou à pieds rouges (Sula sula). La Rochelle

Mendez L, Borsa P, Cruz S, De Grissac S, Hennicke J, Lallemand J, Prudor A, Weimerskirch H (2017) Geographical variation in the foraging behaviour of the pantropical red-footed booby. Mar Ecol Prog Ser 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 (2017) Ontogeny of foraging behaviour in juvenile red-footed boobies (Sula sula). Sci Rep 7:13886

Mery F, Burns JG (2010) Behavioural plasticity: an interaction between evolution and experience. Evol Ecol 24:571–583

Mery F, Kawecki TJ (2002) Experimental evolution of learning ability in fruit flies. Proc Natl Acad Sci 99:14274–14279

Mery F, Kawecki TJ (2003) A fitness cost of learning ability in Drosophila melanogaster. Proc R Soc Lond B Biol Sci 270:2465–2469

Mery F, Kawecki TJ (2004) An operating cost of learning in< i> Drosophila melanogaster</i>. Anim Behav 68:589–598

Michael PE, Thomson R, Barbraud C, Delord K, De Grissac S, Hobday AJ, Strutton PG, Tuck GN, Weimerskirch H, Wilcox C (2017) Illegal fishing bycatch overshadows climate as a driver of albatross population decline. Mar Ecol Prog Ser 579:185–199

Miramontes O, Boyer D, Bartumeus F (2012) The Effects of Spatially Heterogeneous Prey Distributions on Detection Patterns in Foraging Seabirds. PLOS ONE 7:e34317

Mitkus M, Nevitt GA, Danielsen J, Kelber A (2016) Vision on the high seas: spatial resolution and optical sensitivity in two procellariiform seabirds with different foraging strategies. J Exp Biol:jeb. 140905

Miyake PM (2005) A brief history of the tuna fisheries of the world. In: Second Meeting of the Technical Advisory Committee of the FAO Project Management of Tuna Fishing Capacity: Conservation and Socio-economics. FAO Fish. Proc.p 23–50

Monsarrat S, Benhamou S, Sarrazin F, Bessa-Gomes C, Bouten W, Duriez O (2013) How Predictability of Feeding Patches Affects Home Range and Foraging Habitat Selection in Avian Social Scavengers? PLoS ONE 8:e53077

Mouritsen H (2003) Spatiotemporal orientation strategies of long-distance migrants. In: Avian migration. Springer, Berlin Heidelberg, p 493–513

Mouritsen H (2015) Magnetoreception in birds and its use for long-distance migration. In: Sturkie's Avian Physiology (Sixth Edition), 6th edn. Elsevier, Milwaukee, WI, USA, p 113–133

Nakamuta K (1985) Mechanism of the switchover from extensive to area-concentrated search behaviour of the ladybird beetle, Coccinella septempunctata bruckii. Insect Search Behav 31:849–856

Nathan R, Getz WM, Revilla E, Holyoak M, Kadmon R, Saltz D, Smouse PE (2008) A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. Proc Natl Acad Sci 105:19052–19059

Navarro J, González-Solís J (2009) Environmental determinants of foraging strategies in Cory's shearwaters Calonectris diomedea. Mar Ecol Prog Ser 378:259–267

Nelson B (2005) Pelicans, cormorants, and their relatives. Oxford University Press, Oxford, UK

Nelson B (2010) The Gannet. Bloomsbury Publishing, London

Nevitt GA (2008) Sensory ecology on the high seas: the odor world of the procellariiform seabirds. J Exp Biol 211:1706–1713

Nevitt GA, Losekoot M, Weimerskirch H (2008) Evidence for olfactory search in wandering albatross, Diomedea exulans. Proc Natl Acad Sci 105:4576–4581

Nevitt G, Reid K, Trathan P (2004) Testing olfactory foraging strategies in an Antarctic seabird assemblage. J Exp Biol 207:3537–3544

Nevitt GA, Veit RR, Kareiva P (1995) Dimethyl sulphide as a foraging cue for Antarctic procellariiform seabirds. Nature 376:680–682

Noser R, Byrne RW (2014) Change point analysis of travel routes reveals novel insights into foraging strategies and cognitive maps of wild baboons. Am J Primatol 76:339–409

O'Brien WJ, Browman HI, Evans BI (1990) Search strategies of foraging animals. Am Sci 78:152–160

O'keefe J, Nadel L (1978) The hippocampus as a cognitive map. Oxford: Clarendon Press, Oxford, UK

Oppel S, Beard A, Fox D, Mackley E, Leat E, Henry L, Clingham E, Fowler N, Sim J, Sommerfeld J (2015) Foraging distribution of a tropical seabird supports Ashmole's hypothesis of population regulation. Behav Ecol Sociobiol 69:915

Oppel S, Weber S, Weber N, Fox D, Leat E, Sim J, Sommerfeld J, Bolton M, Broderick AC, Godley BJ (2017) Seasonal shifts in foraging distribution due to individual flexibility in a tropical pelagic forager, the Ascension frigatebird. Mar Ecol Prog Ser 585:199–212

Orgeret F, Weimerskirch H, Bost C-A (2016) Early diving behaviour in juvenile penguins: improvement or selection processes. Biol Lett 12:20160490

Oro D, Genovart M, Tavecchia G, Fowler MS, Martínez-Abraín A (2013) Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. Ecol Lett 16:1501–1514

Osborne JL, Smith A, Clark SJ, Reynolds DR, Barron MC, Lim KS, Reynolds AM (2013) The ontogeny of bumblebee flight trajectories: from naïve explorers to experienced foragers. Plos One 8:e78681

Ovidio F d', De Monte S, Della Penna A, Cotté C, Guinet C (2013) Ecological implications of eddy retention in the open ocean: a Lagrangian approach. J Phys Math Theor 46:254023

Padget O, Bond SL, Kavelaars MM, Loon E van, Bolton M, Fayet AL, Syposz M, Roberts S, Guilford T (2018) In Situ Clock Shift Reveals that the Sun Compass Contributes to Orientation in a Pelagic Seabird. Curr Biol 28:275–279.e2

Padget O, Dell'Ariccia G, Gagliardo A, González-Solís J, Guilford T (2017) Anosmia impairs homing orientation but not foraging behaviour in free-ranging shearwaters. Sci Rep 7

Palomares MLD, Pauly D (2011) A brief history of fishing in the Kerguelen Islands, France. Harper Zeller Eds Fish Catch Reconstr Isl Part II Fish Cent Res Rep 19:15–20

Pante E, Simon-Bouhet B (2013) marmap: a package for importing, plotting and analyzing bathymetric and topographic data in R. PLoS One 8:e73051

Papini MR (2002) Pattern and process in the evolution of learning. Psychol Rev 109:186

Pardo D, Barbraud C, Authier M, Weimerskirch H (2013) Evidence for an age-dependent influence of environmental variations on a long-lived seabird's life-history traits. Ecology 94:208–220

Pardo D, Barbraud C, Weimerskirch H (2013) Females better face senescence in the wandering albatross. Oecologia 173:1283–1294

Pardo D, Forcada J, Wood AG, Tuck GN, Ireland L, Pradel R, Croxall JP, Phillips RA (2017) Additive effects of climate and fisheries drive ongoing declines in multiple albatross species. Proc Natl Acad Sci 114:E10829–E10837

Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. Annu Rev Ecol Evol Syst 37:637–669

Parrish FA, Craig MP, Ragen TJ, Marshall GJ, Buhleier BM (2000) Identifying diurnal foraging habitat of endangered Hawaiian monk seals using a seal-mounted video camera. Mar Mammal Sci 16:392–412

Patrick SC, Bearhop S, Bodey TW, Grecian WJ, Hamer KC, Lee J, Votier SC (2015) Individual seabirds show consistent foraging strategies in response to predictable fisheries discards. J Avian Biol 46:431–440

Patrick SC, Bearhop S, Grémillet D, Lescroël A, Grecian WJ, Bodey TW, Hamer KC, Wakefield E, Le Nuz M, Votier SC (2014) Individual differences in searching behaviour and spatial foraging consistency in a central place marine predator. Oikos 123:33–40

Patrick SC, Weimerskirch H (2014a) Personality, foraging and fitness consequences in a long lived seabird. PloS One 9:e87269

Patrick SC, Weimerskirch H (2014b) Consistency pays: sex differences and fitness consequences of behavioural specialization in a wide-ranging seabird. Biol Lett 10

Patrick SC, Weimerskirch H (2017) Reproductive success is driven by local site fidelity despite stronger specialisation by individuals for large-scale habitat preference. J Anim Ecol 86:674–682

Patterson TA, Thomas L, Wilcox C, Ovaskainen O, Matthiopoulos J (2008) State–space models of individual animal movement. Trends Ecol Evol 23:87–94

Pauly D, Watson R, Alder J (2005) Global trends in world fisheries: impacts on marine ecosystems and food security. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci 360:5–12

Pereira JM, Paiva VH, Phillips RA, Xavier JC (2018) The devil is in the detail: small-scale sexual segregation despite large-scale spatial overlap in the wandering albatross. Mar Biol 165:55

Péron C, Weimerskirch H, Bost C-A (2012) Projected poleward shift of king penguins'(Aptenodytes patagonicus) foraging range at the Crozet Islands, southern Indian Ocean. Proc R Soc B Biol Sci 279:2515–2523

Pettex E, Bonadonna F, Enstipp MR, Siorat F, Grémillet D (2010) Northern gannets anticipate the spatio–temporal occurrence of their prey. J Exp Biol 213:2365–2371

Pewsey A, Neuhäuser M, Ruxton GD (2013) Circular statistics in R. Oxford University Press

Phillips RA, Gales R, Baker GB, Double MC, Favero M, Quintana F, Tasker ML, Weimerskirch H, Uhart M, Wolfaardt A (2016) The conservation status and priorities for albatrosses and large petrels. Biol Conserv 201:169–183

Phillips RA, Lewis S, González-Solís J, Daunt F (2017) Causes and consequences of individual variability and specialization in foraging and migration strategies of seabirds. Mar Ecol Prog Ser 578:117–150

Phillips RA, Xavier JC, Croxall JP, Burger AE (2003) Effects of satellite transmitters on albatrosses and petrels. The Auk 120:1082–1090

Pierce GJ, Ollason JG (1987) Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. Oikos:111–118

Pinaud D, Weimerskirch H (2007) At-sea distribution and scale-dependent foraging behaviour of petrels and albatrosses: a comparative study. J Anim Ecol 76:9–19

Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team (2016) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.

Piper WH (2011) Making habitat selection more "familiar": a review. Behav Ecol Sociobiol 65:1329–1351

Pirotta E, Edwards EW, New L, Thompson PM (2018) Central place foragers and moving stimuli: a hidden-state model to discriminate the processes affecting movement. J Anim Ecol

Poli CL, Harrison A-L, Vallarino A, Gerard PD, Jodice PGR (2017) Dynamic oceanography determines fine scale foraging behavior of Masked Boobies in the Gulf of Mexico. PLOS ONE 12:e0178318

Pollonara E, Luschi P, Guilford T, Wikelski M, Bonadonna F, Gagliardo A (2015) Olfaction and topography, but not magnetic cues, control navigation in a pelagic seabird: displacements with shearwaters in the Mediterranean Sea. Sci Rep 5:16486

Potier S, Bonadonna F, Kelber A, Duriez O (2016) Visual acuity in an opportunistic raptor, the chimango caracara (Milvago chimango). Physiol Behav 157:125–128

Potier S, Duriez O, Cunningham GB, Bonhomme V, O'Rourke C, Fernández-Juricic E, Bonadonna F (2018) Visual field shape and foraging ecology in diurnal raptors. J Exp Biol:jeb. 177295

Pritchard DJ, Hurly TA, Tello-Ramos MC, Healy SD (2016) Why study cognition in the wild (and how to test it)? J Exp Anal Behav 105:41–55

Pruvost P, Duhamel G, Gasco N, Palomares MLD (2015) A short history of the fisheries of Crozet Islands. Fish Cent Res Rep 23:31

Pyke GH (1984) Optimal foraging theory: a critical review. Annu Rev Ecol Syst 15:523–575

Pyke GH (2014) Understanding movements of organisms: it's time to abandon the Lévy foraging hypothesis. Methods Ecol Evol

Raine NE, Chittka L (2008) The correlation of learning speed and natural foraging success in bumble-bees. Proc R Soc B Biol Sci 275:803

Regular PM, Hedd A, Montevecchi WA (2013) Must marine predators always follow scaling laws? Memory guides the foraging decisions of a pursuit-diving seabird. Anim Behav 86:545–552

Reuillard E (2013) La lutte contre la pêche illégale, un pilier de la gestion raisonnée des pêches. INHESJ

Reynolds A (2015) Liberating Lévy walk research from the shackles of optimal foraging. Phys Life Rev 14:59–83

Ricklefs RE (1990) Seabird life histories and the marine environment: some speculations. Colon Waterbirds:1–6

Ridoux V (1987) Feeding association between seabirds and killer whales, Orcinus orca, around subantarctic Crozet Islands. Can J Zool 65:2113–2115

Ridoux V (1994) The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet Islands. Mar Ornithol 22:1–192

Riotte-Lambert L, Benhamou S, Bonenfant C, Chamaillé-Jammes S (2017) Spatial memory shapes density dependence in population dynamics. Proc R Soc B Biol Sci 284

Riotte-Lambert L, Benhamou S, Chamaillé-Jammes S (2015) How memory-based movement leads to nonterritorial spatial segregation. Am Nat 185:E103-16

Riotte-Lambert L, Weimerskirch H (2013) Do naive juvenile seabirds forage differently from adults? Proc R Soc Lond B Biol Sci 280

Ripple WJ, Wolf C, Newsome TM, Galetti M, Alamgir M, Crist E, Mahmoud MI, Laurance WF, 15 364 scientist signatories from 184 countries (2017) World scientists' warning to humanity: A second notice. BioScience 67:1026–1028

Roche C, Guinet C, Gasco N, Duhamel G (2007) Marine mammals and demersal longline fishery interactions in Crozet and Kerguelen Exclusive Economic Zones: an assessment of depredation levels. CCAMLR Sci 14:67–82

Ropert-Coudert Y, Wilson RP (2005) Trends and perspectives in animal-attached remote sensing. Front Ecol Environ 3:437–444

Ross CT, Winterhalder B (2015) Sit-and-wait versus active-search hunting: A behavioral ecological model of optimal search mode. J Theor Biol 387:76–87

Ruxton GD (2017) Testing for departure from uniformity and estimating mean direction for circular data. Biol Lett 13:20160756

Sachs G (2005) Minimum shear wind strength required for dynamic soaring of albatrosses. Ibis 147:1–10

Sachs G (2016) In-flight measurement of upwind dynamic soaring in albatrosses. Prog Oceanogr 142:47–57

Sachs G, Traugott J, Nesterova AP, Dell'Omo G, Kümmeth F, Heidrich H, Vyssotski AL, Bonadonna F (2012) Flying at no mechanical energy cost: disclosing the secret of wandering albatrosses. PloS One 7:e41449–e41449

Sachs G, Weimerskirch H (2018) Flight of frigatebirds inside clouds – energy gain, stability and control. J Theor Biol

Sakamoto KQ, Takahashi A, Iwata T, Trathan PN (2009) From the eye of the albatrosses: a bird-borne camera shows an association between albatrosses and a killer whale in the Southern Ocean. PLoS One 4:e7322

Saleh N, Chittka L (2007) Traplining in bumblebees (Bombus impatiens): a foraging strategy's ontogeny and the importance of spatial reference memory in short-range foraging. Oecologia 151:719–730

Santora JA, Dorman JG, Sydeman WJ (2017) Modeling spatiotemporal dynamics of krill aggregations: size, intensity, persistence, and coherence with seabirds. Ecography 40:1300–1314

Scales KL, Miller PI, Embling CB, Ingram SN, Pirotta E, Votier SC (2014) Mesoscale fronts as foraging habitats: composite front mapping reveals oceanographic drivers of habitat use for a pelagic seabird. J R Soc Interface 11

Scharf I, Nulman E, Ovadia O, Bouskila A (2006) Efficiency evaluation of two competing foraging modes under different conditions. Am Nat 168:350–357

Schlaepfer MA, Runge MC, Sherman PW (2002) Ecological and evolutionary traps. Trends Ecol Evol 17:474–480

Schoener TW (1971) Theory of Feeding Strategies. Annu Rev Ecol Syst 2:369–404

Schreiber EA, Burger J (2001) Biology of marine birds. CRC Press, Boca Raton, USA

Shaffer SA, Weimerskirch H, Costa DP (2001) Functional significance of sexual dimorphism in Wandering Albatrosses, Diomedea exulans. Funct Ecol 15:203–210

Sherley RB, Ludynia K, Dyer BM, Lamont T, Makhado AB, Roux J-P, Scales KL, Underhill LG, Votier SC (2017) Metapopulation Tracking Juvenile Penguins Reveals an Ecosystem-wide Ecological Trap. Curr Biol 27:563–568

Sherratt TN, Morand-Ferron J (2018) The adaptive significance of age-dependent changes in the tendency of individuals to explore. Anim Behav 138:59–67

Sibly RM, Witt CC, Wright NA, Venditti C, Jetz W, Brown JH (2012) Energetics, lifestyle, and reproduction in birds. Proc Natl Acad Sci 109:10937–10941

Sih A, Ferrari MC, Harris DJ (2011) Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. Evol Appl 4:367–387

Silverman ED, Veit RR, Nevitt GA (2004) Nearest neighbors as foraging cues: information transfer in a patchy environment. Mar Ecol Prog Ser 277:25–36

Sims DW, Humphries NE, Bradford RW, Bruce BD (2012) Lévy flight and Brownian search patterns of a free-ranging predator reflect different prey field characteristics. J Anim Ecol 81:432–442

Sims DW, Southall EJ, Humphries NE, Hays GC, Bradshaw CJ, Pitchford JW, James A, Ahmed MZ, Brierley AS, Hindell MA (2008) Scaling laws of marine predator search behaviour. Nature 451:1098–1102

Skov H, Durinck J (2001) Seabird attraction to fishing vessels is a local process. Mar Ecol Prog Ser 214:289–298

Smith JN (1974a) The food searching behaviour of two European thrushes I. Description and analysis of search paths. Behaviour:276–302

Smith JN (1974b) The food searching behaviour of two European thrushes. II: the adaptiveness of the search patterns. Behaviour 49:1–60

Snell-Rood EC (2013) An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. Anim Behav 85:1004–1011

Sol D (2009) Revisiting the cognitive buffer hypothesis for the evolution of large brains. Biol Lett 5:130–133

Sommerfeld J, Mendel B, Fock HO, Garthe S (2016) Combining bird-borne tracking and vessel monitoring system data to assess discard use by a scavenging marine predator, the lesser black-backed gull Larus fuscus. Mar Biol 163:1–11

Spear LB, Ainley DG (1997) Flight behaviour of seabirds in relation to wind direction and wing morphology. Ibis 139:221–233

Stephens DW (1991) Chnage, regularity, and value in the evolution of animal learning. Behav Ecol 2:77–89

Stephens DW, Brown JS, Ydenberg RC (2007) Foraging: behavior and ecology. University of Chicago Press

Stephens DW, Krebs JR (1986) Foraging theory. Princeton University Press

Stoffel MA, Nakagawa S, Schielzeth H (2017) rptR: Repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. Methods Ecol Evol:n/a-n/a

Switzer PV (1993) Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. Evol Ecol 7:533–555

Sztukowski LA, Cotton PA, Weimerskirch H, Thompson DR, Torres LG, Sagar PM, Knights AM, Fayet A, Votier SC (2018) Sex differences in individual foraging site fidelity of Campbell albatross. Mar Ecol Prog Ser pre-press

Tew Kai E, Benhamou S, Lingen CD van der, Coetzee JC, Pichegru L, Ryan PG, Grémillet D (2013) Are Cape gannets dependent upon fishery waste? A multi-scale analysis using seabird GPS-tracking, hydro-acoustic surveys of pelagic fish and vessel monitoring systems. J Appl Ecol 50:659–670

Tew Kai E, Rossi V, Sudre J, Weimerskirch H, Lopez C, Hernandez-Garcia E, Marsac F, Garçon V (2009) Top marine predators track Lagrangian coherent structures. Proc Natl Acad Sci 106:8245–8250

Thiebault A, Mullers R, Pistorius P, Meza-Torres MA, Dubroca L, Green D, Tremblay Y (2014) From colony to first patch: Processes of prey searching and social information in Cape Gannets. The Auk 131:595–609

Thiebault A, Mullers RH, Pistorius PA, Tremblay Y (2014) Local enhancement in a seabird: reaction distances and foraging consequence of predator aggregations. Behav Ecol 25:1302–1310

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. J Anim Ecol 85:157–167

Thiebault A, Tremblay Y (2013) Splitting animal trajectories into fine-scale behaviorally consistent movement units: breaking points relate to external stimuli in a foraging seabird. Behav Ecol Sociobiol 67:1013–1026

Thiebot J-B, Weimerskirch H (2013) Contrasted associations between seabirds and marine mammals across four biomes of the southern Indian Ocean. J Ornithol 154:441–453

Tickell WLN (2000) Albatrosses. Pica Press, Mountfield, Sussex

Tixier P (2012) Déprédation par les orques (Orcinus orca) et les cachalots (Physeter macrocephalus) sur les palangriers à la légine australe dans la ZEE de l'archipel de Crozet. Aix-Marseille

Todd PM, Hills TT, Robbins TW (2012) Cognitive search: Evolution, algorithms, and the brain. MIT Press

Torres LG, Orben RA, Tolkova I, Thompson DR (2017) Classification of animal movement behavior through residence in space and time. PloS One 12:e0168513

Torres LG, Sagar PM, Thompson DR, Phillips RA (2013) Scaling down the analysis of seabird-fishery interactions. Mar Ecol Prog Ser 473:275–289

Tuck GN, Thomson RB, Barbraud C, Delord K, Louzao M, Herrera M, Weimerskirch H (2015) An integrated assessment model of seabird population dynamics: can individual heterogeneity in susceptibility to fishing explain abundance trends in Crozet wandering albatross? J Appl Ecol 52:950–959

Tyack PL (2000) Functional aspects of cetacean communication. Cetacean societies: field studies of dolphins and whales. The University of Chicago Press Chicago, IL:

Valone JT (2006) Are animals capable of Bayesian updating? An empirical review. Oikos 112:252–259

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

Vandenabeele S, Shepard E, Grogan A, Wilson R (2012) When three per cent may not be three per cent; device-equipped seabirds experience variable flight constraints. Mar Biol 159:1–14

Viswanathan GM, Afanasyev V, Buldyrev SV, Murphy EJ, Prince PA, Stanley HE (1996) Lévy flight search patterns of wandering albatrosses. Nature 381:413–415

Viswanathan GM, Buldyrev SV, 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. J Appl Ecol 47:487–497

Votier SC, Fayet AL, Bearhop S, Bodey TW, Clark BL, Grecian J, Guilford T, Hamer KC, Jeglinski JWE, Morgan G, Wakefield E, Patrick SC (2017) Effects of age and reproductive status on individual foraging site fidelity in a long-lived marine predator. Proc R Soc B Biol Sci 284

Wakefield ED, Bodey TW, Bearhop S, Blackburn J, Colhoun K, Davies R, Dwyer RG, Green JA, Grémillet D, Jackson AL, Jessopp MJ, Kane A, Langston RHW, Lescroël A, Murray S, Le Nuz M, Patrick SC, Péron C, Soanes LM, Wanless S, Votier SC, Hamer KC (2013) Space Partitioning Without Territoriality in Gannets. Science 341:68–70

Wakefield ED, Cleasby IR, Bearhop S, Bodey TW, Davies RD, Miller PI, Newton J, Votier SC, Hamer KC (2015) Long-term individual foraging site fidelity—why some gannets don't change their spots. Ecology 96:3058–3074

Wakefield E, Phillips RA, Matthiopoulos J (2009) Quantifying habitat use and preferences of pelagic seabirds using individual movement data: a review. Mar Ecol Prog Ser 391:165–182

Ward P, Zahavi A (1973) The importance of certain assemblages of birds as "information-centres" for food-finding. Ibis 115:517–534

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. J Anim Ecol 67:99–109

Weimerskirch H (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources? Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr 54:211–223

Weimerskirch H, Åkesson S, Pinaud D (2006) Postnatal dispersal of wandering albatrosses Diomedea exulans: implications for the conservation of the species. J Avian Biol 37:23–28

Weimerskirch H, Bertrand S, Silva J, Marques JC, Goya E (2010) Use of Social Information in Seabirds: Compass Rafts Indicate the Heading of Food Patches. PLoS ONE 5:e9928

Weimerskirch H, Bishop C, Jeanniard-du-Dot T, Prudor A, Sachs G (2016) Frigate birds track atmospheric conditions over months-long transoceanic flights. Science 353:74

Weimerskirch H, Bonadonna F, Bailleul F, Mabille G, Dell'Omo G, Lipp H-P (2002) GPS Tracking of Foraging Albatrosses. Science 295:1259–1259

Weimerskirch H, Borsa P, Cruz S, Grissac S de, Gardes L, Lallemand J, Corre ML, Prudor A (2017) Diversity of migration strategies among great frigatebirds populations. J Avian Biol 48:103–113

Weimerskirch H, Brothers N, Jouventin P (1997) Population dynamics of wandering albatross Diomedea exulans and Amsterdam albatross D. amsterdamensis in the Indian Ocean and their relationships with long-line fisheries: Conservation implications. Biol Conserv 79:257–270

Weimerskirch H, Chastel O, Ackermann L, Chaurand T, Cuenot-Chaillet F, Hindermeyer X, Judas J (1994) Alternate long and short foraging trips in pelagic seabird parents. Anim Behav

Weimerskirch H, Cherel Y, Cuenot-Chaillet F, Ridoux V (1997) Alternative foraging strategies and resource allocation by male and female wandering albatrosses. Ecology 78:2051–2063

Weimerskirch H, Cherel Y, Delord K, Jaeger A, Patrick SC, Riotte-Lambert L (2014) Lifetime foraging patterns of the wandering albatross: life on the move! J Exp Mar Biol Ecol 450:68–78

Weimerskirch H, Gault A, Cherel Y (2005) Prey distribution and patchiness: factors in foraging success and efficiency of wandering albatrosses. Ecology 86:2611–2622

Weimerskirch H, Guionnet T (2002) Comparative activity pattern during foraging of four albatross species. Ibis 144:40–50

Weimerskirch H, Guionnet T, Martin J, Shaffer SA, Costa DP (2000) Fast and fuel efficient? Optimal use of wind by flying albatrosses. Proc R Soc Lond B Biol Sci 267:1869–1874

Weimerskirch H., Filippi D.P., Collet J., Waugh S.M., Patrick S.C. (2017) Use of radar detectors to track attendance of albatrosses at fishing vessels. Conserv Biol 32:240–245

Weimerskirch Henri (2018) Linking demographic processes and foraging ecology in wandering albatross—Conservation implications. J Anim Ecol 87:945–955

Weimerskirch H, Jouventin P (1987) Population Dynamics of the Wandering Albatross, Diomedea exulans, of the Crozet Islands: Causes and Consequences of the Population Decline. Oikos 49:315–322

Weimerskirch H, Jouventin P, Stahl J-C (1986) Comparative ecology of the six albatross species breeding on the Crozet Islands. Ibis 128:195–213

Weimerskirch H, Le Corre M, Bost CA (2008) Foraging strategy of masked boobies from the largest colony in the world: relationship to environmental conditions and fisheries. Mar Ecol Prog Ser 362:291–302

Weimerskirch H, Le Corre M, Jaquemet S, Marsac F (2005) Foraging strategy of a tropical seabird, the red-footed booby, in a dynamic marine environment. Mar Ecol Prog Ser 288:251–261

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. Mar Ecol Prog Ser 275:297–308

Weimerskirch H, Le Corre M, Ropert-Coudert Y, Kato A, Marsac F (2005) The three-dimensional flight of red-footed boobies: adaptations to foraging in a tropical environment? Proc R Soc B Biol Sci 272:53–61

Weimerskirch H, Louzao M, De Grissac S, Delord K (2012) Changes in wind pattern alter albatross distribution and life-history traits. Science 335:211–214

Weimerskirch H, Lys P (2000) Seasonal changes in the provisioning behaviour and mass of male and female wandering albatrosses in relation to the growth of their chick. Polar Biol 23:733–744

Weimerskirch H, Mougey T, Hindermeyer X (1997) Foraging and provisioning strategies of black-browed albatrosses in relation to the requirements of the chick: natural variation and experimental study. Behav Ecol 8:635–643

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. Am Nat 170:734–743

Weimerskirch H, Salamolard M, Sarrazin F, Jouventin P (1993) Foraging strategy of wandering albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry. The Auk:325–342

Wetherbee BM, Cortés E, Bizzarro JJ (2004) Food consumption and feeding habits. Biol Sharks Their Relat:225–246

Wiens JA (1989) Spatial scaling in ecology. Funct Ecol 3:385–397

Wikelski M, Kays R (2014) Movebank: archive, analysis and sharing of animal movement data. World Wide Web Electron Publ

Williams SE, Shoo LP, Isaac JL, Hoffmann AA, Langham G (2008) Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. PLoS Biol 6:e325

Wilson RP, Griffiths IW, Legg PA, Friswell MI, Bidder OR, Halsey LG, Lambertucci SA, Shepard ELC (2013) Turn costs change the value of animal search paths. Ecol Lett 16:1145–1150

Wittenberger JF, Hunt GL (1985) The adaptive significance of coloniality in birds. Avian Biol 8:1–78

Woodgate JL, Makinson JC, Lim KS, Reynolds AM, Chittka L (2016) Life-long radar tracking of bumblebees. PloS One 11:e0160333

Wright KL, Pichegru L, Ryan PG (2011) Penguins are attracted to dimethyl sulphide at sea. J Exp Biol 214:2509–2511

Yoda K, Kohno H, Naito Y (2007) Ontogeny of plunge diving behaviour in brown boobies: Application of a data logging technique to hand-raised seabirds. Bio-Logging Sci Logging Relaying Phys Biol Data Using Anim-Attach Tags 54:321–329

Zavalaga CB, Benvenuti S, Dall'Antonia L, Emslie SD (2008) Foraging areas of breeding blue-footed boobies Sula nebouxii in northern Peru, as determined by direction recorders. J Avian Biol 39:405–412

Zavalaga CB, Dell'Omo G, Becciu P, Yoda K (2011) Patterns of GPS Tracks Suggest Nocturnal Foraging by Incubating Peruvian Pelicans (Pelecanus thagus). PLOS ONE 6:e19966

Zuur AF (2009) Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York [etc.]

Annexes

Colonie de fous du Cap (*Morus capensis*) de Malgas Island, Afrique du Sud

Annexe 1: Publication J. Theor. Biol. (2015)

Journal of Theoretical Biology 387 (2015) 221–227

Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Theoretical Biology

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

Ultimate failure of the Lévy Foraging Hypothesis: Two-scale searching strategies outperform scale-free ones even when prey are scarce and cryptic ☆

Simon Benhamou [a,*], Julien Collet [a,b]

[a] Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, 34293 Montpellier, France
[b] Ecole Normale Supérieure de Lyon, 46 Allée d'Italie, 69007 Lyon, France

HIGHLIGHTS

- Scale-free Levy Walks (LW) are controversially claimed optimal searching strategies.
- Spontaneous (cue-free) scanning may be advantageous when prey are difficult to detect.
- Two-scale two-mode random walks outperform LW in any case.
- Evolution should favour strategies that better processes available information.

ARTICLE INFO

Article history:
Received 11 May 2015
Received in revised form
15 September 2015
Accepted 23 September 2015
Available online 20 October 2015

Keywords:
Lévy walk
Composite Brownian walk
Optimal foraging
Detection probability
Searching efficiency
Information processing

ABSTRACT

The "Lévy Foraging Hypothesis" promotes Lévy walk (LW) as the best strategy to forage for patchily but unpredictably located prey. This strategy mixes extensive and intensive searching phases in a mostly cue-free way through strange, scale-free kinetics. It is however less efficient than a cue-driven two-scale Composite Brownian walk (CBW) when the resources encountered are systematically detected. Nevertheless, it could be assumed that the intrinsic capacity of LW to trigger cue-free intensive searching at random locations might be advantageous when resources are not only scarcely encountered but also so cryptic that the probability to detect those encountered during movement is low. Surprisingly, this situation, which should be quite common in natural environments, has almost never been studied. Only a few studies have considered "saltatory" foragers, which are fully "blind" while moving and thus detect prey only during scanning pauses, but none of them compared the efficiency of LW *vs.* CBW in this context or in less extreme contexts where the detection probability during movement is not null but very low. In a study based on computer simulations, we filled the bridge between the concepts of "pure continuous" and "pure saltatory" foraging by considering that the probability to detect resources encountered while moving may range from 0 to 1. We showed that regularly stopping to scan the environment can indeed improve efficiency, but only at very low detection probabilities. Furthermore, the LW is then systematically outperformed by a mixed cue-driven/internally-driven CBW. It is thus more likely that evolution tends to favour strategies that rely on environmental feedbacks rather than on strange kinetics.

© 2015 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Since the pioneering papers by Viswanathan et al. (1996, 1999; but see Edwards et al., 2007), the "Lévy Foraging Hypothesis" (LFH) has emerged as a highly controversial paradigm in movement ecology, and resonates across a broader range of disciplines as a possible way to optimize searching processes (Harris et al., 2012; Kello et al., 2010; Todd et al., 2012). According to this hypothesis, a forager having limited sensory skills and looking for patchily distributed prey whose locations are unpredictable should improve its searching efficiency by performing a Lévy walk (LW) with an intermediate μ exponent (i.e. close to 2). A LW is a special type of random walk. Whereas reorientations (performed at the end of each step) are drawn at random over the whole circle as for

☆Statement of authorship: SB designed the study. SB and JC performed simulations and analyses. SB wrote the first draft of the manuscript and SB and JC substantially contributed to revisions. Both authors have approved the final article.

* Corresponding author.
E-mail addresses: simon.benhamou@cefe.cnrs.fr (S. Benhamou), pro@colletj.fr (J. Collet).

http://dx.doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.09.034
0022-5193/© 2015 Elsevier Ltd. All rights reserved.

a discrete Brownian motion, step lengths L longer than a given threshold l_{min} are drawn, independently of each other and of their orientations, with a probability $P(L)$ proportional to $L^{-\mu}$, with $1 < \mu < 3$. Thus, very long steps are sufficiently frequent to obtain an infinite variance (heavy-tailed distribution). As a result, LW is characterised by strange, scale-free kinetics (Shlesinger et al., 1993): it is superdiffusive, and the timing of reorientation events is fractal. With $\mu < 1.1$, huge step lengths are drawn quite often, so that the LW then behaves essentially as a straight line movement. With $\mu > 3$, the variance becomes finite and the resulting walk can then be considered as a form of Brownian motion rather than a LW. With intermediate μ values, the searching efficiency is maximised and the resulting movement pattern mimics quite well the behaviour of animals alternating extensive (relocation) and intensive (area-concentrated) searching phases (Bartumeus et al., 2005, 2014).

It is however important to recall two key points in this context. (1) Following Viswanathan et al. (1999), only truncated LWs are considered. In such walks, long steps corresponding to relocation phases are truncated by the detection of a prey item. Truncations affect the fundamental properties of LW only marginally (provided they remain scarce; de Jager et al., 2014) and eventually result in a fraction of all intensive searching phases being performed in vicinity of prey patches. This considerably improves LW efficiency. Indeed, without truncations, intensive searching phases occur only at fractal times irrespective of the local resource density, and the dynamics is dominated by the occurrence of very long steps. As a consequence, a non-truncated LW is no more efficient than a simple straight line walk (Benhamou, 2007). (2) A LW with an intermediate μ value has been shown to be the best strategy when compared to a LW with μ close to 1, used to model a strategy involving mainly long relocations, or to a LW with $\mu > 3$, used to model a strategy involving only intensive searching (Viswanathan et al., 1999; Bartumeus et al., 2005; James et al., 2011). In other terms, when the only possible strategy is to use a random walk with step lengths L drawn from an inverse power law distribution with exponent μ, it is indeed advantageous (1) to stop the current relocation phase where a prey item has been detected and (2) to rely on an intermediate exponent value. However, this result does not preclude that other random strategies mixing relocation and intensive searching phases can be more efficient for harvesting patchily-distributed prey whose locations are unpredictable.

In particular, it has been shown that, when resources are scarcely encountered but systematically detected when encountered, the best LW is largely outperformed by an elementary cue-driven Composite Brownian walk (CBW; Benhamou, 2007). Such a two-scale two-mode strategy consists simply in moving along a straight line in a random direction until a prey item has been detected, and then to perform a discrete Brownian walk with short step lengths until a given threshold distance has been travelled without detecting any new item. Although the movement patterns generated by CBW and LW processes are visually quite similar (see Fig. 1 in Benhamou, 2007), the larger efficiency of the CBW is not surprising because it eventually rests on a more rational use of information than the LW, which is only partially cue-driven through flight truncation.

This lack of rationality in LW strongly suggests it would be time to abandon the LFH (Pyke, 2015). Indeed, it can be assumed that animals adopting the LW strategy would be unable to survive in a competitive context because of a clear advantage in relying on environmental feedbacks instead of mostly internally-driven programs to forage efficiently. However, the advantage of CBW may really exist only if prey items are highly detectable. One can thus wonder to what extent, in a context where prey are hardly detectable, a forager would take advantage to stop for scanning the environment at places where no prey has been detected, as postulated by the LFH (Bartumeus, 2007; Bazazi et al., 2012, Kölzsch et al., 2015). Intermittent (also called "saltatory", "stop-and-go", or "pause-travel") search is indeed a valuable strategy for a forager that has limited detection capacities during movement (Kramer and McLaughlin, 2001), or equivalently, searches for extremely cryptic resources. In the most extreme case, a forager that is fully "blind" during relocation phases can detect prey only when stopping and scanning the environment at more or less regular times. In this context, performing internally-driven rather than cue-driven environmental scans is mandatory, and the time fractions devoted to relocation and intensive searching can be optimized (see Bénichou et al. (2006a, 2006b) for CBW and Reynolds (2006), for LW). As it inherently mixes internally-driven and cue-driven shifts from relocation to intensive searching, LW may be competitive when the probability to detect encountered prey during relocation phases is low. Although the LW process has been assumed to be an efficient strategy when the forager has limited detection skills, most studies considered this constraint only in terms of prey "encounterability". Besides the few studies mentioned above focusing on the extreme case of foragers assumed to be fully blind while moving, studies that took the probability to detect encountered resources into account are very scarce (e.g. Reynolds and Bartumeus, 2009, but which did not consider strong alternatives to LW).

The previous demonstration (Benhamou, 2007) that LW is outperformed by a simple cue-driven CBW when prey items are scarcely encountered but fully detectable during movement is therefore not sufficient to condemn the LW strategy as an evolutionary cul-de-sac. It is necessary to determine whether, in a context where prey are not only scarcely encountered but also hardly detected when encountered, LW may not outperform a two-scale CBW variant mixing cue-driven and internally-driven scans. In this paper, we used computer simulations to determine the level of prey detectability below which it becomes advantageous to perform intensive searching in the absence of cue, and whether, in this context, relying on the peculiar kinetics of LW does result in better efficiency than using a more classical (diffusive or advective-diffusive; Codling et al., 2008) movement process such as the CBW.

2. Methods

2.1. Simulated environment

The environment was modelled as a square of 500 × 500 arbitrary length units (alu), with wrap-around margins (i.e. periodic boundaries). Two types of environment were considered (Fig. 1): a "rich" one encompassing a total of 10,000 prey items randomly allocated to 250 patches, and a "poor" one, encompassing 250 prey items randomly allocated to 25 patches. The patches had undetectable boundaries. Their centre coordinates were randomly drawn from a uniform distribution ranging over the square-shaped environment and their radii depended on the number of items they contained. Prey items were randomly located within their respective patches, with a mean density set to 0.5 (rich environment) or 0.1 (poor environment). Consequently, the number of patches per unit area, the number of prey items per patch, and the number of items per unit area within patches obeyed Poisson distributions.

Any prey item detected by the forager was harvested and therefore removed from the environment, thus involving a local depletion of the patches. It was replaced to its initial location after the forager had travelled 500 alu, to keep the overall prey distribution constant. Thus, even if moving along a straight line through the wrap-around margins, the forager experienced a renewed environment, which was therefore virtually infinite. It is worth noting that a number of LW studies focused on "non-destructive" foraging in a homogeneous environment, but this approach simply corresponds to a mathematically tractable proxy for "destructive" foraging in a patchy environment (Bartumeus et

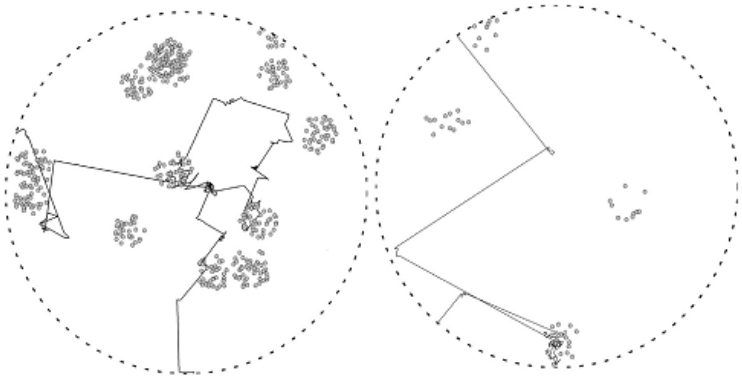


Fig. 1. Structure of the rich (left) and poor (right) environments zoomed in within a virtual circle with a radius of 50 arbitrary length units (alu). Prey items (grey dots) are represented with a radius of 0.5 alu. They are then assumed to be searched for by a forager with a null radius of detection, but equivalently they can be considered as simple points and searched for by a forager with a detection radius of 0.5 alu. A LW with $\mu=2$ is represented in the rich environment and a CBW_{50} with GUL=30 is represented in the poor environment. For both walks, the detection probability during movement was set to 0.2.

al., 2005). We considered that simulating the latter situation was more liable to provide realistic results.

2.2. Random walk simulations

In both LW and CBW simulations, the reorientation performed at the end of each step was drawn at random from a uniform distribution over the whole circle.

For simplicity, step lengths of LW were drawn from a pure power law (i.e. Pareto) distribution: $P(L=l)=(\mu-1)l_{min}^{\mu-1}l^{-\mu}$ for $l \geq l_{min}$ and $P(L=l)=0$ for $l < l_{min}$, with l_{min} set to 0.5 alu, using the inversion method ($l=l_{min}x^{1/(1-\mu)}$, with x drawn at random in a uniform distribution between 0 and 1) and rounded to the closest integer. However, if the forager detected a prey item en route, it stopped to eat and initiated a new step in a random direction. This behaviour can be expressed algorithmically as follows:

(1) Draw an integer random number $L \geq 1$ from a power law distribution with exponent $1 < \mu < 3$ and walk one unit length (1 alu) in a random direction; If $L=1$ or if a prey item was detected resume (1) else go to (2).
(2) Repeat "Walk another unit length in the same direction" (no reorientation) until an item is detected or until the number of these unit substeps reaches L, and go to (1).

Whereas intensive and extensive phases are interspersed at any scale in LW without specifying any behavioural mode, due to the use of a heavy-tailed step length distribution, two searching modes are explicitly modelled in CBW. A naive way to implement a mixed cue-driven/internally-driven CBW might just consist in replacing "Draw an integer random number $L \geq 1$ from a power law distribution with exponent $1 < \mu < 3$" in the LW algorithm by "With a probability q, draw an integer random number $L > 1$ from a distribution with mean $\gg 1$ and finite variance (extensive mode), or with probability $1-q$ set $L=1$ (intensive mode)". However, implementing two searching modes in this or a similar way (e.g. Humphries and Sims, 2014) is of low interest because the shifts between modes (and therefore the phase durations) would remain largely uncontrolled. The very same information (prey detection and length travelled) can be processed in a much more rational way using the slightly more complex decision structure detailed below. Two CBW variants were considered.

In the first one, which is purely cue-driven (CBW_{inf}, as in Benhamou (2007)), the forager in the relocation mode moved along a straight line until it detected a prey item. It then shifted to the intensive searching mode, modelled as a Brownian walk with a constant step length of 1 alu, and remains in this mode until the length travelled since the last detected item reached a given threshold called the giving-up length (GUL). In the second variant, which is both cue-driven and internally-driven, the forager stopped its relocation phase (straight line movement) not only when it detected a prey item but also when it had travelled a given distance, set either to 10 alu (CBW_{10}) or to 50 alu (CBW_{50}) without detecting a prey item, to perform a 5-step intensive searching phase. This enabled the forager to regularly scan the local environment. Afterwards, it started a new relocation phase in a random direction if no item was detected, or performed a longer, GUL-limited intensive searching phase otherwise. This behaviour can be expressed algorithmically as follows:

(1) Walk one unit length (1 alu) in a random direction. If a prey item was detected go to (3) else go to (2).
(2) Repeat "Walk another unit length in the same direction" (no reorientation) until an item is detected or until the number of these unit substeps reaches L_{ext}, and go to (3). L_{ext} is set to 10 in CBW_{10}, 50 in CBW_{50}, or to infinity in CBW_{inf}, which therefore requires a prey detection to stop the "Repeat" instruction.
(3) Repeat "Walk one unit length in a random direction" until the number of these unit steps reaches L_{int}, and go to (1). L_{int} is set to GUL if an item was detected or to 5 otherwise. Whenever an item is detected, the opisometer (length counter) is reset to 0.

Thus, prey detections lead to shifts from relocation to intensive searching phases in both CBW variants. This also holds true for LW because, despite the power law distribution with $\mu < 3$ is characterised by a frequency of very long steps sufficiently high to result in an infinite variance, very short steps remain the most frequent: only $n^{1-\mu}$ of the steps are longer than $n\ l_{min}$. For example, with $\mu=2$, $l_{min}=0.5$ alu and step lengths round to the closest integer, 2/3 of the steps are 1 alu long. This explains why LW considered in the LFH is much more efficient than true (i.e., non-truncated) LW. Shifts from relocation to intensive searching phases also occur at locations where no item was detected in LW and the second CBW variant (CBW_{10} or CBW_{50}). However, in both CBW variants, the mixing of extensive and intensive searching was

performed without relying on a heavy-tailed step length distribution (assumed to be a key component in the LFH) and by making use of environmental feedbacks ignored by LW.

2.3. Prey detection and searching efficiency

Only prey items occurring at less than 0.5 alu of the LW or CBW forager's current location were potentially detectable. However, items encountered were assumed to be fully detected only during reorientation events, which so acted as scanning events. Any item occurring within 0.5 alu of the starting or ending point of a step was therefore systematically detected. Between reorientations, items encountered were detected only with a probability $p < 1$. As relying on short step lengths increased the rate of reorientation events, shifting to intensive searching resulted not only in a decrease in the area searched but also in an increase of the rate of full-detection scans. In this context, because perfect detection should take a non-negligible additional scanning time, we associated a temporal cost c to each reorientation (contrary to what was done in Benhamou (2007) where the detection probability was equal to 1 everywhere along the path, so that reorientations were assumed to be instantaneous).

For simplicity and without loss of generality, the forager was assumed to move at a constant speed of 1 alu per unit time between reorientation events. However, attributing a temporal cost $c > 0$ to reorientations resulted in a lower mean moving speed during intensive searching phases than during relocation phases, in agreement with the idea that higher probabilities of detection should be associated with slower movements (Knoppien and Reddingius, 1985; Benhamou, 1992). We run computer simulations for the different LW and CBW strategies. From each run, involving a 10^8 alu long simulated walk, corresponding to a total moving time $T = 10^8$ time units, we computed the total number of items

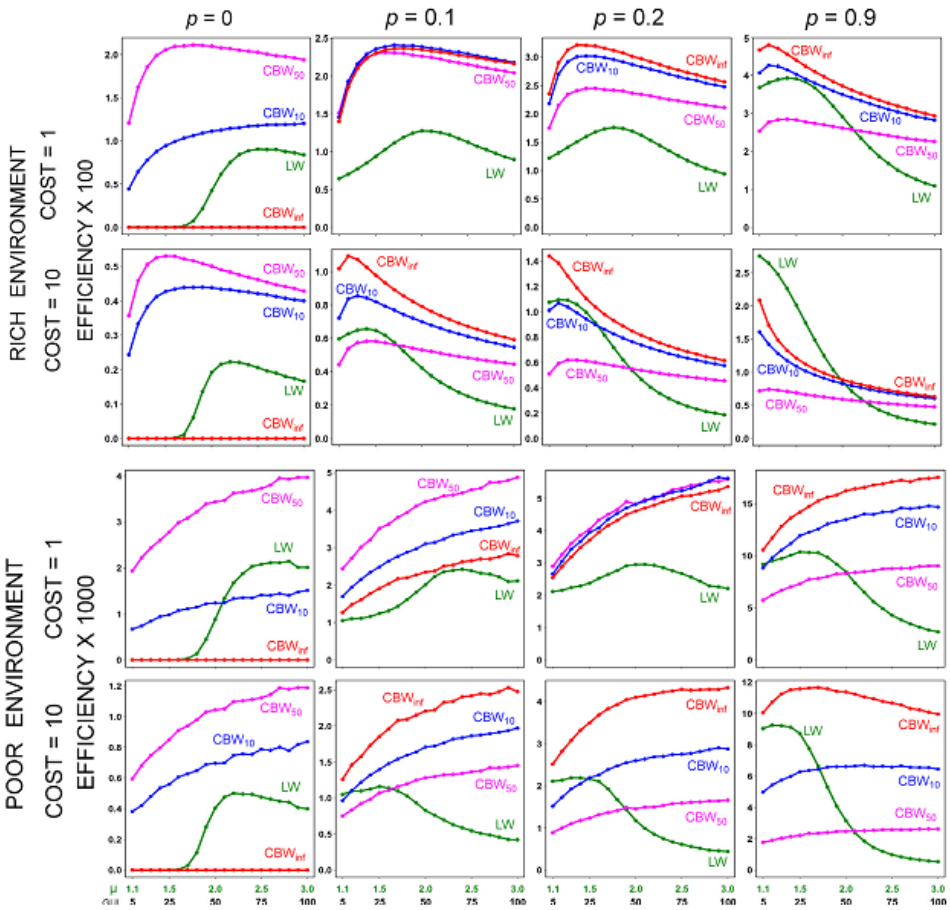


Fig. 2. Foraging efficiency for different probabilities of prey detection during movement ($p = 0$, $p = 0.1$, $p = 0.2$ and $p = 0.9$). Each value (green, red, blue and magenta dots) was obtained from a 10^8 alu long simulated walk in the "rich" (first and second rows) and "poor" (third and fourth rows) environments, for a temporal cost of scanning (time units per reorientation) $c = 1$ (first and third rows) or $c = 10$ (second and fourth rows). The X-axis corresponds to the μ value for the LW or to the giving-up length (GUL) for the CBW. The green curve stands for LW. The red curve stands for the CBW_{inf} where intensive searching was triggered only by prey detection. The blue and magenta curves stand for CBW_{10} and CBW_{50}, where intensive searching also occurred during five steps after any 10 alu or 50 alu unsuccessful straight line walk, respectively. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

detected, E, and the total number of reorientations performed, N. The searching efficiency was computed as $E/(T+c.N)$.

3. Results

The searching efficiency of LW and CBW is illustrated in Fig. 2, for a temporal cost of scanning c set to 1 or 10 time units per scan, for a detection probability p between reorientation events set to 0, 0.1, 0.2 and 0.9. The results obtained with $p=0.9$ and a low scanning cost ($c=1$) are very close to those obtained in Benhamou (2007) involving $p=1$ and $c=0$. Results obtained with other values of p (0.3–0.8) are not shown, as they simply correspond to intermediate figures between the results obtained with $p=0.2$ and $p=0.9$. Raw values of E and N for the 10 values of p (0, 0.1, …, 0.9) and an R script are provided in Appendix 1, to plot the searching efficiency for any probability p and any scanning cost c.

It clearly appears that ending relocation phases without detecting a prey item to perform some scanning of the local environment is useful only when the detection probability p is very low (and when the temporal cost c is not too high). When p is null (purely intermittent search), LW is obviously more efficient than any strategy involving only prey detection-based reorientations, the best efficiency being reached with an exponent μ close to 2.3. However, when p is null or extremely low, the best LW is largely outperformed by the CBW variant with regular scanning periods (CBW_{10} or CBW_{50}), and, when p is slightly higher, by a CBW involving only prey detection-based searching phases (CBW_{inf}), for a large range of GUL. This means that, even if a CBW forager was unable to precisely adjust the GUL to the optimal value given the context it faces (prey density, cost of scanning), it would be more efficient than a LW forager using any μ value.

It seems that LW can outperform CBW when the prey density, the detection probability p and the cost of scanning are high (efficiency of about 0.03 for LW in the rich environment with $p=0.9$ and $c=10$; Fig. 2). In fact, the best strategy in this case consists in moving always in a straight line (with an item density of 0.04, a detection radius of 0.5 alu and $p=0.9$, the efficiency reaches 0.036). A "degenerated" LW (with $\mu \leq 1.1$) or a "degenerated" CBW_{inf} (with GUL=0), corresponding both to moving in a straight line until a prey item has been detected and randomly reorienting afterwards, are just slightly less efficient.

4. Discussion

Our study focuses on whether a two-scale searching strategy (CBW) or a scale-free searching strategy (LW) is more efficient for harvesting patchily-distributed and hardly detectable prey. It was previously shown that CBW outperforms LW when the prey items encountered during movement are systematically detected (Benhamou, 2007). We show here that this still holds true even when prey are difficult to detect, a situation where LW may be considered particularly efficient given its intrinsic capacity to mix cue-driven and internally-driven intensive searching. This rules out the last possibility for a LW process to show some clear evolutionary advantage over more classical random searching strategies.

The comparison sounds fair. For both strategies, prey items were assumed to be encountered only when they were very close to the forager and patch locations were assumed to be unpredictable. When patch locations are predictable, memory-based strategies leading to home-range behaviour are far more efficient than any random search strategy (Van Moorter et al., 2009; Fagan et al., 2013; Riotte-Lambert et al., 2015), whereas in the particular case where prey locations are distributed in an unpredictable but homogeneous (i.e. Poisson) way, the best strategy is usually a straight line movement. In a patchy environment, some useful information is nevertheless available even if resource locations are unpredictable. Indeed, the detection of an item is a cue indicating that the density of resources is locally higher than expected on the whole environment. It is used by both truncated LW and CBW (but fully ignored by non-truncated LW). In the first variant of CBW (CBW_{inf}), detecting a resource item is not only sufficient but also necessary to trigger a behavioural shift from extensive to intensive searching, and therefore to take advantage of the locally higher prey density. In the truncated LW and the second variant of CBW (CBW_{10} and CBW_{50}), only a part of all the intensive searching phases is triggered by prey detections, the other part being triggered spontaneously, based on an internal timer or opisometer. Another piece of information is provided by the time elapsed or the distance travelled from the last detected item. It is deliberately ignored in the LW. Yet, it could be used with no additional cost because LW foragers are also assumed to have an internal timer or opisometer to control step duration or length (Bartumeus and Levin, 2008). Only the length travelled from the last reorientation event, irrespective of whether a prey item was or was not detected at this time, is taken into account in LW. In contrast, in CBW, lengths travelled are processed in a more rational, mode-dependent way. They are used in the extensive mode of mixed cue-driven/internally-driven CBW (CBW_{10} and CBW_{50}) to force reorientations, as in LW, but are not used in this mode when the CBW is purely cue-driven (CBW_{inf}), and they are used in the intensive mode of both CBW variants to control how long they remain in this mode. The decision structure of CBW is therefore slightly more sophisticated than the over-simplistic decision structure of LW, but remains much simpler than those actually used by individuals of most species to control their behaviours and thus should not be considered a limiting factor.

A key question about information acquisition that has been largely neglected up to date concerns the potential interest to perform some scanning when no item has been detected (Bartumeus, 2007; Bartumeus and Catalan, 2009; Bartumeus et al., 2014). It is quite obvious that, if the detection probability when relocating is equal to 1, there is no advantage to stop to perform some intensive searching when no item is detected, even if there is no temporal cost associated to stops and reorientation events (this is a reason why LW is not competitive in this case). At the other end, when this probability is null, this behaviour becomes mandatory, even if the temporal cost of scanning is high. In our simulation study, we bridged the gap between these two extreme cases by considering what happens for intermediate detection probability values. We showed that it is useful to mix cue-driven and internally-driven intensive searching only when the detection probability during movement is null or very low, even if the scanning cost is low, and that, whatever the level of this detection probability, the best LW is always outperformed by a CBW. Indeed, when the probability to detect prey items encountered during movement is null or extremely low, the two-scale strategy involving cue-driven and internally-driven intensive searching (CBW_{10} or CBW_{50}) outperforms both the scale-free strategy (LW) and the two-scale strategy involving only cue-driven intensive searching (CBW_{inf}). However when the detection probability is slightly larger, the latter strategy (CBW_{inf}) outperforms the other two.

In the framework of movement ecology, two related questions have been addressed about LW: (1) can random search movement patterns be suitably modelled using LW? and (2) is LW an efficient searching process when prey locations are unpredictable? LW has become a fascinating paradigm because a number of studies have answered positively to these two questions (for recent accounts, see Focardi and Cecere (2014), for the first question and Preston et al. (2010), and Humphries and Sims (2014), for the second), so apparently providing strong evidence that natural selection would have favoured LW processes across numerous phyla. These answers have nevertheless been severely questioned (Benhamou, 2007; James et al., 2011; Pyke, 2015). In both cases, LW was

compared almost only to a straight line movement and to Brownian motion. Because of the usual heterogeneity of natural environments, actual movement patterns tend to show some mixing of relocation and local intensive searching phases (Benhamou, 2014; Pyke, 2015). It is therefore not surprising that any model mixing intensive searching and relocation phases is able to mimic more closely actual patterns, and to reach better efficiency, than a model involving only one of these two types of phases (Bartumeus et al., 2014). Only a few studies have compared LW with CBW in terms of ability to account for observed patterns (e.g. Jansen et al., 2012; Focardi and Cecere, 2014, with divergent results). Consequently, LW should be considered neither a universal optimal search strategy, nor are they as widespread in nature as was once thought (Benhamou, 2007; Edwards et al., 2007; Edwards, 2011; James et al., 2011; Palyulin et al., 2014; Pyke, 2015).

There has been some confusion in the literature about whether LW has to be considered as a process or a pattern (Benhamou, 2007, 2014; Plank and James, 2008; James et al., 2011). Strong discrepancies are liable to exist between a pattern and the process that is assumed to generate it. For example, a LW process in which long relocation phases are truncated by prey encounters could result in a Brownian motion pattern in a homogeneous environment presenting a high prey density (de Jager et al., 2014). Alternatively, non-LW movement processes can result in LW (or other anomalous diffusion) patterns (Boyer et al., 2006; Hapca et al., 2009; Petrovskii et al., 2011). LW-like patterns can also be generated by quite different processes such as CBW (Benhamou, 2007) or appear through sampling issues (Plank and Codling, 2009; Codling and Plank, 2011). It is therefore generally quite hard to infer which kind of movement process may have generated an observed pattern (Miramontes et al., 2012; Salvador et al., 2014). In the present paper, we addressed the question of the efficiency of a LW process, irrespective of the emergent patterns it may eventually generate through interactions with the environment. Nevertheless, it is worth noting that our theoretical results are in accordance with recent experimental evidence (Kölzsch et al., 2015) showing that movement patterns of mud snails, which seem to perform both internally-driven and cue-driven stops, are better fitted by a CBW than a LW.

Modelling a process that mixes relocation and intensive searching phases as a LW or as a CBW ignores directional correlations and local spatial memory processes that can largely improve search efficiency (Benhamou, 1994; Pyke, 2015). It also leads to some confusion between spatial scales and behavioural modes because the sequence of the straight-line segments linking areas involving intensive searching corresponds to the whole movement represented at a scale larger than the relevant scale for intensive and extensive searching modes. Consequently both CBW and LW strangely mix scales and modes by considering a biologically irrelevant step length distribution blending steps performed at small scale in the intensive mode with those of the whole movement performed at large scale (Benhamou, 2014). Nevertheless, these two types of over-simplistic models make it possible to capture some key elements that are involved in exploiting a patchy environment with quite limited information about resource distribution (Benhamou, 2007; Bartumeus and Catalan, 2009).

Advocates of the LFH were in part right in suggesting that initiating spontaneous environmental scanning may be advantageous in some circumstances (e.g. Bartumeus, 2007). Such circumstances however are extremely restricted, as they concern only foragers that are fully or almost blind when moving (i.e. outside specific scanning phases), or equivalently, that search for very cryptic prey. Furthermore, LW is not the unique elementary solution to perform such intermittent scanning (Bénichou et al., 2006a, 2006b; Bartumeus et al., 2014), and as clearly shown by the present study, it is not the most efficient. The strange kinetics of LW eventually appeared of poor help for improving foraging efficiency, even when prey are hard to detect during movement, contrary to what is postulated in the LFH. Truncated LW with intermediate μ value is more efficient than straight line movement (or LW with $\mu < 1.1$) or mere Brownian walk (or LW with $\mu > 3$) not because of its strange kinetics but because it mimics in part (through flight truncation) the behaviour of CBW. It is therefore clear that LW is of low relevance in the framework of optimal foraging theory (Reynolds, 2012; Pyke, 2015). Natural selection has certainly favoured evolution towards better information acquisition and processing, especially in contexts where information is scarce. Foragers that deliberately ignore available information (such as the time elapsed since the last detected resource when using the LW strategy) are naturally hindered. The LFH missed the point in focusing on some peculiar properties of LW (super-diffusivity, fractal timing of reorientations events) wrongly assumed to improve efficiency rather than focusing on the way a forager could acquire and efficiently use information about its environment, especially when it has limited sensory and/or memory capabilities.

Acknowledgements

Computer simulations were performed using home-made Pascal programs, running thanks to the FreePascal Compiler (http://www.freepascal.org). We thank three anonymous reviewers whose comments and corrections helped us to improve our paper.

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data associated with this article can be found in the online version at http://dx.doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.09.034.

References

Bartumeus, F., 2007. Lévy processes in animal movement: an evolutionary hypothesis. Fractals 15, 151–162.
Bartumeus, F., Catalan, J., 2009. Optimal search behavior and classic foraging theory. J. Phys. Math. Theor. 42, 434002.
Bartumeus, F., Da Luz, M.G., Viswanathan, G.M., Catalan, J., 2005. Animal search strategies: a quantitative random-walk analysis. Ecology 86, 3078–3087.
Bartumeus, F., Levin, S.A., 2008. Fractal reorientation clocks: linking animal behavior to statistical patterns of search. PNAS 105, 19072–19077.
Bartumeus, F., Raposo, E.P., Viswanathan, G.M., da Luz, M.G., 2014. Stochastic optimal foraging: tuning intensive and extensive dynamics in random searches. PLoS One 9, e106373.
Bazazi, S., Bartumeus, F., Hale, J.J., Couzin, I.D., 2012. Intermittent motion in desert locusts: behavioural complexity in simple environments. PLoS Comput. Biol. 8, e1002498.
Benhamou, S., 1992. Efficiency of area-concentrated searching behaviour in a continuous patchy environment. J. Theor. Biol. 159, 67–81.
Benhamou, S., 1994. Spatial memory and searching efficiency. Anim. Behav. 47, 1423–1433.
Benhamou, S., 2007. How many animals really do the Lévy walk? Ecology 88, 1962–1969.
Benhamou, S., 2014. Of scales and stationarity in animal movements. Ecol. Lett. 17, 261–272.
Bénichou, O., Coppey, M., Moreau, M., Voituriez, R., 2006a. Intermittent search strategies: when losing time becomes efficient. Europhys. Lett. 75, 349–354.
Bénichou, O., Loverdo, C., Moreau, M., Voituriez, R., 2006b. Two-dimensional intermittent search processes: an alternative to Lévy flight strategies. Phys. Rev. E 74, 020102.
Boyer, D., Ramos-Fernández, G., Miramontes, O., Mateos, J.L., Cocho, G., Larralde, H., Ramos, H., Rojas, F., 2006. Scale-free foraging by primates emerges from their interaction with a complex environment. Proc. R. Soc. B 273, 1743–1750.
Codling, E.A., Plank, M.J., 2011. Turn designation, sampling rate and the misidentification of power laws in movement path data using maximum likelihood estimates. Theor. Ecol. 4, 397–406.
Codling, E.A., Plank, M.J., Benhamou, S., 2008. Random walk models in biology. J. R. Soc. Interface 5, 813–834.

de Jager, M., Bartumeus, F., Kölzsch, A., Weissing, F.J., Hengeveld, G.M., Nolet, B.A., Herman, P.M., van de Koppel, J., 2014. How superdiffusion gets arrested: ecological encounters explain shift from Lévy to Brownian movement. Proc. R. Soc. B 281, 20132605.

Edwards, A.M., 2011. Overturning conclusions of Lévy flight movement patterns by fishing boats and foraging animals. Ecology 92, 1247–1257.

Edwards, A.M., Phillips, R.A., Watkins, N.W., Freeman, M.P., Murphy, E.J., Afanasyev, V., Buldyrev, S.V., da Luz, M.G., Raposo, E.P., Stanley, H.E., Viswanathan, G.M., 2007. Revisiting Lévy flight search patterns of wandering albatrosses, bumblebees and deer. Nature 449, 1044–1048.

Fagan, W.F., Lewis, M.A., Auger-Méthé, M., Avgar, T., Benhamou, S., Breed, G., LaDage, L., Schlägel, U.E., Tang, W.W., Papastamatiou, Y.P., Forester, J., Mueller, T., 2013. Spatial memory and animal movement. Ecol. Lett. 16, 1316–1329.

Focardi, S., Cecere, J.G., 2014. The Lévy flight foraging hypothesis in a pelagic seabird. J. Anim. Ecol. 83, 353–364.

Hapca, S., Crawford, J.W., Young, I.M., 2009. Anomalous diffusion of heterogeneous populations characterized by normal diffusion at the individual level. J. R. Soc. Interface 6, 111–122.

Harris, T.H., Banigan, E.J., Christian, D.A., Konradt, C., Tait Wojno, E.D., Norose, K., Wilson, E.H., John, B., Weninger, W., Luster, A.D., Liu, A.J., Hunter, C.A., 2012. Generalized Lévy walks and the role of chemokines in migration of effector $CD8^+$ T cells. Nature 486, 545–548.

Humphries, N.E., Sims, D.W., 2014. Optimal foraging strategies: Lévy walks balance searching and patch exploitation under a very broad range of conditions. J. Theor. Biol. 358, 179–193.

James, A., Plank, M.J., Edwards, A.M., 2011. Assessing Levy walks as models foraging. J. R. Soc. Interface 8, 1233–1247.

Jansen, V.A., Mashanova, A., Petrovskii, S., 2012. Comment on "Lévy walks evolve through interaction between movement and environmental complexity". Science 335, 918.

Kello, C.T., Brown, G.D., Ferrer-i-Cancho, R., Holden, J.G., Linkenkaer-Hansen, K., Rhodes, T., Van Orden, G.C., 2010. Scaling laws in cognitive sciences. Trends Cogn. Sci. 14, 223–232.

Knoppien, P., Reddingius, J., 1985. Predators with two modes of searching: a mathematical model. J. Theor. Biol. 114, 273–301.

Kölzsch, A., Alzate, A., Bartumeus, F., de Jager, M., Weerman, E.J., Hengeveld, G.M., Naguib, M., Nolet, B.A., van de Koppel, J., 2015. Experimental evidence for inherent Lévy search behaviour in foraging animals. Proc. R. Soc. B 282, 20150424.

Kramer, D.L., McLaughlin, R.L., 2001. The behavioral ecology of intermittent locomotion. Amer. Zool. 41, 137–153.

Miramontes, O., Boyer, D., Bartumeus, F., 2012. The effects of spatially heterogeneous prey distributions on detection patterns in foraging seabirds. PLoS One 7, e34317.

Palyulin, V.V., Chechkin, A.V., Metzler, R., 2014. Lévy flights do not always optimize random blind search for sparse targets. PNAS 111, 2931–2936.

Petrovskii, S., Mashanova, A., Jansen, V.A., 2011. Variation in individual walking behavior creates the impression of a Lévy flight. PNAS 108, 8704–8707.

Plank, M.J., Codling, E.A., 2009. Sampling rate and misidentification of Lévy and non-Lévy movement paths. Ecology 90, 3546–3553.

Plank, M.J., James, A., 2008. Optimal foraging: Lévy pattern or process? J. R. Soc Interface 5, 1077–1086.

Pyke, G.H., 2015. Understanding movements of organisms: it's time to abandon the Lévy foraging hypothesis. Methods Ecol. Evol. 6, 1–16.

Preston, M.D., Pitchford, J.W., Wood, A.J., 2010. Evolutionary optimality in stochastic search problems. J. R. Soc. Interface 7, 1301–1310.

Reynolds, A.M., 2006. On the intermittent behaviour of foraging animals. Europhys. Lett. 75, 517–520.

Reynolds, A.M., 2012. Truncated Lévy walks are expected beyond the scale of data collection when correlated random walks embody observed movement patterns. J. R. Soc. Interface 9, 528–534.

Reynolds, A.M., Bartumeus, F., 2009. Optimising the success of random destructive searches: Lévy walks can outperform ballistic motions. J. Theor. Biol. 260, 98–103.

Riotte-Lambert, L., Benhamou, S., Chamaillé-Jammes, S., 2015. How memory-based movement leads to nonterritorial spatial segregation. Am. Nat. 185, E103–E116.

Salvador, L.C., Bartumeus, F., Levin, S.A., Ryu, W.S., 2014. Mechanistic analysis of the search behaviour of *Caenorhabditis elegans*. J. R. Soc. Interface 11, 20131092.

Shlesinger, M.F., Zaslavsky, G.M., Klafter, J., 1993. Strange kinetics. Nature 363, 31–37.

Van Moorter, B., Visscher, D., Benhamou, S., Börger, L., Boyce, M.S., Gaillard, J.-M., 2009. Memory keeps you at home: a mechanistic model for home range emergence. Oikos 118, 641–652.

Todd, P.M., Hills, T.T., Robbins, T.W., 2012. Cognitive Search: Evolution, Algorithms, and the Brain. MIT Press, Cambridge MA.

Viswanathan, G.M., Afanasyev, V., Buldyrev, S.V., Murphy, E.J., Prince, P.A., Stanley, H.E., 1996. Lévy flight search patterns of wandering albatrosses. Nature 81, 413–415.

Viswanathan, G.M., Buldyrev, S.V., Havlin, S., da Luz, M.G., Raposo, E.P., Stanley, H.E., 1999. Optimizing the success of random searches. Nature 401, 911–914.

Annexe 2 : Scale-explicit Change-Point Test

Movement analyses procedures are numerous to segment a path into homogeneous portions of stationary local sinuosity, speed and/or residence time (Benhamou 2014; Edelhoff, Signer, et Balkenhol 2016). However it is much more difficult to segment a path into directionally homogeneous portions (Nams 2006; Byrne et al. 2009). So far only one such method has been proposed (Byrne et al. 2009).

In (Byrne et al. 2009) they proposed a statistical procedure to identify changes of directions within a track, a method they called the Change-Point Test (CPT). It relies on a randomization test to detect signals among surrounding noise of a straightness-like measure. The CPT procedure has been successfully applied to terrestrial animals (e.g. Byrne et al. 2009, Hirsch et al. 2013, Cunningham & Janson 2013). However, due to the multi-scale nature of seabird movements (Hamer et al. 2009; Pinaud et Weimerskirch 2007), direct application of the original CPT method on gannet tracks was difficult (for instance to determine the optimal value of the main parameter q) and subject to ambiguity (spatial scales at which the changes occur are not explicitly accounted for, and cannot be isolated from statistical power effects). We therefore designed a variant of the original CPT method that includes the spatial scale of interest as a parameter. This variant furthermore allows to study the choices of new direction after a change, which was not possible from the version proposed by Byrne et al (2009).

This ‘multi-scale CPT’ procedure is based on the application of the same randomization test within a window of a given radius moving along the track. It needs 4 parameters to be set: alpha, the significance threshold; scale, the spatial scale(s) of interest (e.g. in km); N, the number of iterations for the randomization tests (e.g. 1000 or 10 000); and acc (for “accuracy”), the minimum number of points required within the window for the test to be run.

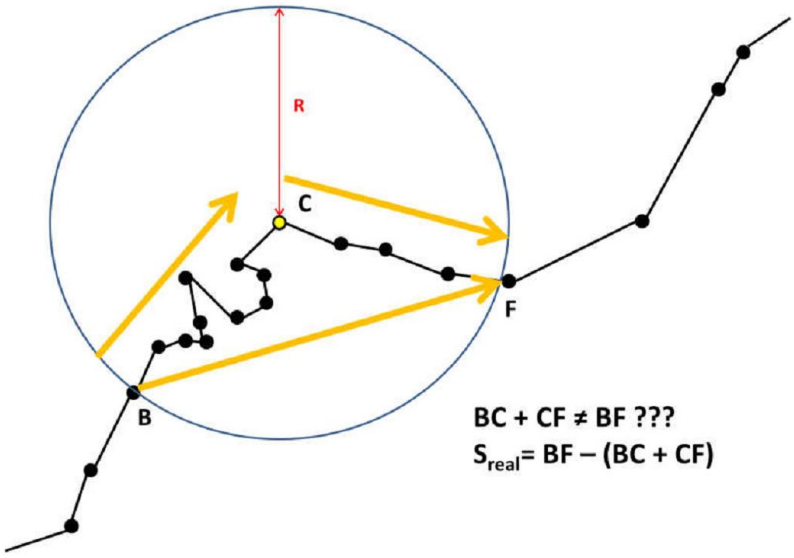


Figure 1: Principle of the test performed. A path is composed of successive locations (black dots) joined by vectors. Between each vector the direction can slightly change, but if the animal has an oriented movement, a series of vector will share the same mean direction, although this direction may be obscured by noise from sinuous small-scale deviations. At a given spatial scale R, if the animal changed its mean direction at location C, then by definition the direction between B and C is different from the direction between C and F, which will result in the sum of distances BC + CF to be significantly greater than the distance between B and F. In other words, C is a change of direction because if the animal planned on going from B to F, a shorter path would have been possible.

A circle of radius r=scale is centered iteratively on each point of the track (figure). If the forward and backward sections of the trip within the circle each contain at least n=acc points, the track is locally resampled within the circle on each side of the circle center, so that they each contains exactly n=acc points (separated from each other by a constant distance). This is because increasing the number of points will artificially increase the statistical power, such that different parts of the trip (e.g. ARS areas vs commuting areas) would be difficult to compare.

Once the local resampling is done the following randomization test is applied (Byrne et al. 2009): first we compute the distance between the first point backward outside the circle (B), and the first point forward outside the circle (F). Then the distances between B and the center of the circle (C) and between C and F are computed. This allows us to calculate a special case of straightness index as S_{true}=dist(BC)+dist(CF)-dist(BF). Then, the steps (vectors) made between each successive (resampled) point from B to F are randomly permuted, N-1 times, and a new S_{rand} value is computed each time. A p-value is calculated as the fraction of all S_{rand} values bigger than S_{true}. If the bird changed direction at this point and this scale (compared to ambient noise), any other permutation of vector-steps will remain a “shortcut” compared to the actual path followed.

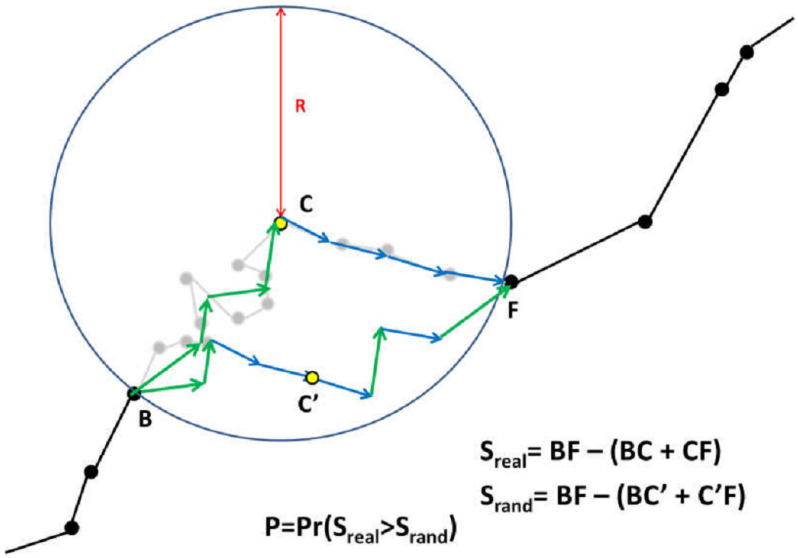


Figure 2: To test whether C is a significant change of direction, a permutation procedure is performed. The initial movements within the circle are re-sampled so that the segment BC and the segment CF each have the same number "acc" of elementary movement vectors (in green and blue, respectively, here acc=4). Then we randomly permute the order of these elementary vectors, by choosing which will be the first 4 vectors, leading from B to C'. The remaining 4 vectors geometrically lead from C' to F (permutativity of vectors). We can compute for each permutation the difference between BC' + C'F and BF, and determine if it is larger than BF – (BC + CF). The significance of C as a change of direction depends upon the proportion of such permutations that lead to a short-cut between B and F, and upon the significance threshold.

These p-values can be used to identify change-points (CPs, for the scale considered) based on alpha value. One limit of this algorithm is that the p-values will artificially decrease as getting closer to a 'real' change of direction (so that even when the change of direction is clearly located on one point, its neighbours can be wrongly identified as significant too, figure). There is thus an additional step of extracting local minimal p-values from a series of significant ones. However, because a perfect curve (i.e. a change of direction made over several successive points) would cause successive points to have equal p-values, we retained all points that reached the local minimal p-value (contrary to Byrne et al. 2009).

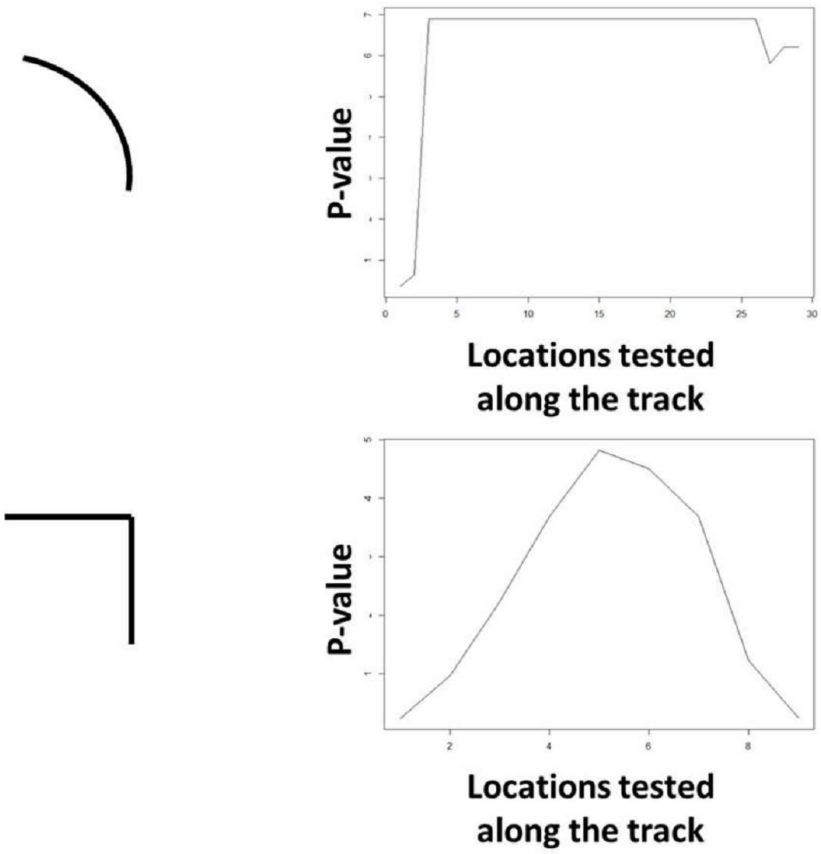


Figure 3: A perfect curve (top) is a continuous change of direction so that several locations will share the same p-value for the test of change of direction. If the change of direction is clearly localized on one location (bottom), the p-value will show a local maximum that can be extracted.

Once these changes of direction have been identified along a track, it is possible to analyze the directions before and after each change, and for instance how they relate to the direction towards a putative goal (e.g. the nest, or a former ARS area, figure). In Northern gannets, the directions during the homing phase are more likely to point towards the nest after a change than before a change of direction, suggesting re-orientations towards the nest. No clear patterns appeared for re-orientations towards past ARS (results not shown), which is difficult to interpret (see chapter 1).

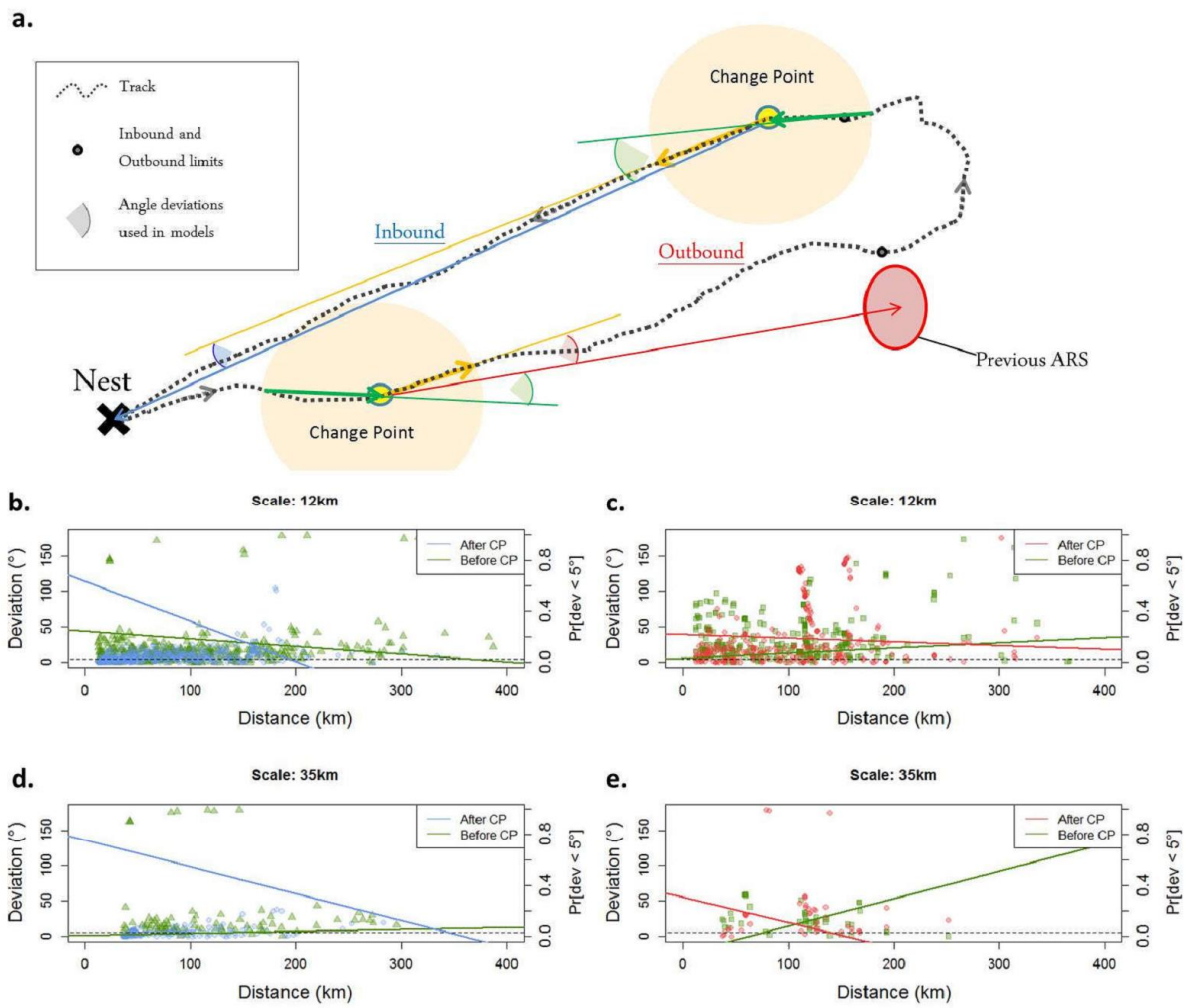


Figure 4: Changes of direction and direction accuracy towards putative goals. A. Schematic of two changes of direction (orange circle, radius of the circle indicates spatial scale) along a track. The direction before the change is in green, the direction after the change is in blue for the homing phase, in red for the outward phase. For each direction before or after a change, we can measure "how close" it would have passed from the putative goal if the bird kept this direction constant. b to e show results of models exploring this question: the probability that direction are within 5° towards the nest are decreasing with increasing distance, and the accuracy towards the nest (b-d) is greater after a change than before a change, but this is not the case for past ARS (c-e).

The location of these change points can be analyzed too, to see if they seem more likely to occur in some areas o in some portions of the track. In frigatebirds, these changes of direction don't seem to coincide with areas where frigatebirds gain in altitude (figure). These climbs seem thus mainly to save energy and seem not to be particularly used to re-orientate.

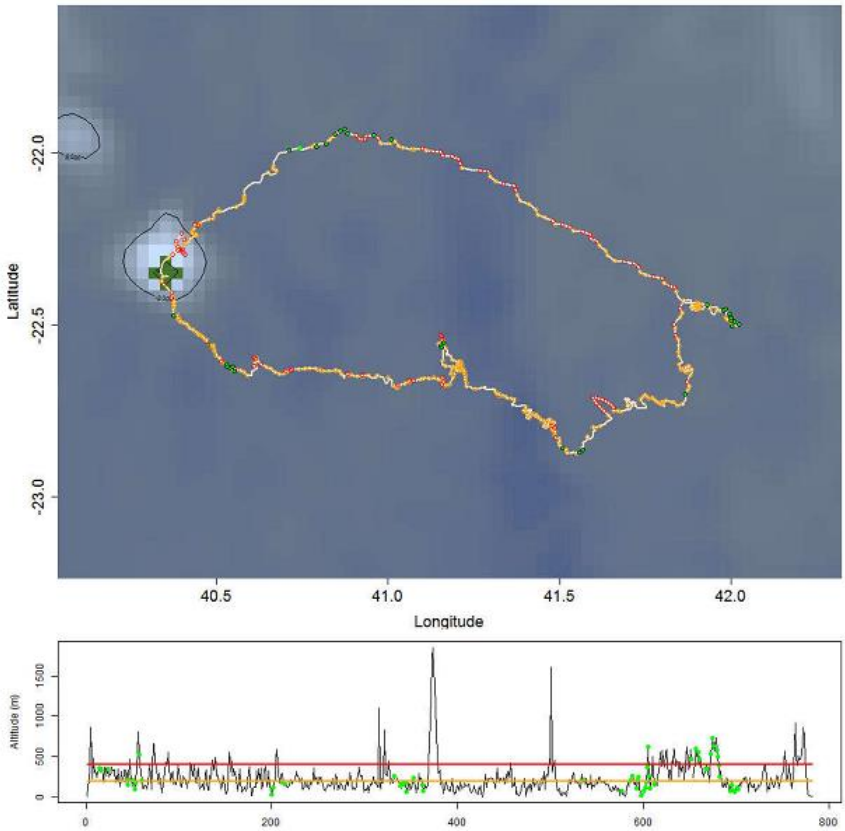


Figure 5: Example of a frigatebid track from Europa Island (top) with altitudes > 400m highlighted in red, and altitude between 200 and 400m highlighted in orange (see altitude profile at bottom). Significant changes of direction identified at any of the following spatial scales are highlighted in green: 10, 15, 20, 30 or 50km direction changes. No patterns of association between changes of direction and variations in altitude were found within the 297 tracks analyzed.

References

Benhamou, Simon. 2014. « Of scales and stationarity in animal movements ». *Ecology letters* 17 (3): 261‑72.

Byrne, R.W., R. Noser, L.A. Bates, et P.E. Jupp. 2009. « How did they get here from there? Detecting changes of direction in terrestrial ranging ». *Animal Behaviour* 77 (3): 619‑31. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.11.014.

Cunningham, ElenaP., et CharlesH. Janson. 2013. « Effect of Fruit Scarcity on Use of Spatial Memory in a Seed Predator, White-Faced Saki (Pithecia Pithecia) ». *International Journal of Primatology* 34 (4): 808‑22. https://doi.org/10.1007/s10764-013-9697-5.

Edelhoff, Hendrik, Johannes Signer, et Niko Balkenhol. 2016. « Path segmentation for beginners: an overview of current methods for detecting changes in animal movement patterns ». *Movement ecology* 4 (1): 21.

Hamer, K. C., E. M. Humphreys, M. C. Magalhães, S. Garthe, J. Hennicke, G. Peters, D. Grémillet, H. Skov, et S. Wanless. 2009. « Fine-scale foraging behaviour of a medium-ranging marine predator ». *Journal of Animal Ecology* 78 (4): 880‑89. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01549.x.

Hirsch, Ben T., Maria P. Tujague, Yamil E. Di Blanco, Mario S. Di Bitetti, et Charles H. Janson. 2013. « Comparing capuchins and coatis: causes and consequences of differing movement ecology in two sympatric mammals ». *Animal Behaviour* 86 (2): 331‑38. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.05.023.

Nams, Vilis O. 2006. « Detecting oriented movement of animals ». *Animal Behaviour* 72 (5): 1197‑1203.

Pinaud, David, et Henri Weimerskirch. 2007. « At-sea distribution and scale-dependent foraging behaviour of petrels and albatrosses: a comparative study ». *Journal of Animal Ecology* 76 (1): 9‑19. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01186.x.

Annexe 3 : Manuscrit soumis Am. Nat.

Different persistence of individual spatial fidelity suggests variable scales of environmental predictability for sympatric predators

Keywords: individual specialization; information use; resource predictability; foraging site fidelity; tropical seabirds; GPS tracking

Number of words: 5764 + references & figures

Number of tables and figures: 1 table and 4 figures

Supplementary Information: Additional information is provided. It provides a complementary analysis of the dynamics of foraging areas in each species, the dynamics of ascending areas in frigatebirds, and a figure illustrating wind conditions on birds' departures.

Submitted as an *article* to the American Naturalist

Abstract

Resource predictability is central for animal ecology, especially with the rise of predictable anthropogenic resources. It is challenging to assess scales of predictability in natural environments and most (un)predictability statements are untested. Movement theory suggests that in colonial central place foragers, the occurrence of individual spatial fidelity should reflect a complex but predictable environment. Moreover, in dynamic environments, information reliability may rapidly decline with time, and we may expect individual fidelity to be lower in species performing longer trips. We studied the temporal scales of persistence of individual fidelity in foraging trip destinations using GPS tags on two sympatric species of tropical seabirds. Red-footed boobies (*Sula sula*) and great frigatebirds (*Fregata minor*) search for similar prey during short and long foraging trips at sea, respectively. Tropical waters are generally assumed unpredictable to top-predators. Both species displayed individual spatial specialization, suggesting some degree of predictability in their environment. Contrary to our expectations, persistence of individual fidelity was longer in frigatebirds than boobies. Our results highlight that predictability is a forager-dependent concept. They suggest that wider ranging species (here frigatebirds) may access information reliable over longer periods, as predictability implies to match sampling scales with scales of underlying environmental processes. Our simple approach could be transposed to a variety of complex environments to better evaluate their predictability.

Introduction

Patterns of animal movements reflect their resource distribution and dynamics at various scales (Benhamou, 2014; Fagan et al., 2013; Hamer et al., 2009). Movement patterns could also inform us on the predictability of resource distribution and dynamics, but making reliable inferences is methodologically challenging (Janson & Byrne, 2007; Weimerskirch, 2007), especially in natural conditions where we have ourselves few information about resources. Animals should use available information to make more efficient decisions (Benhamou & Collet, 2015; Dall, Giraldeau, Olsson, McNamara, & Stephens, 2005; McNamara & Dall, 2010), but information acquisition is costly and acquired information can become outdated (Burns, Foucaud, & Mery, 2010; Kendal, Coolen, van Bergen, & Laland, 2005). Hence we generally have limited understanding of the extent and scales over which wild animals use information for foraging (Fagan et al., 2013; Janson & Byrne, 2007; Sims et al., 2008; Weimerskirch, 2007), although the question seems ecologically crucial (Cortés-Avizanda, Jovani, Carrete, & Donázar, 2012; Oro, Genovart, Tavecchia, Fowler, & Martínez-Abraín, 2013). Moreover, we may expect that environmental predictability is forager-dependent; since an individual forager at any given time may not have access to the same sources of information than other congeners, or other species.

Individual specialization in space use is widespread; for instance many species display partially segregating individual home ranges (Börger, Dalziel, & Fryxell, 2008; Wakefield et al., 2015). These patterns can emerge only through specific movement mechanisms (Börger et al., 2008): the presence of “repulsive borders”, for instance through territoriality, and/or the presence of local attractors in the environment. In the latter case, partial segregation can emerge even without territorial mechanisms, through the competitive advantage of being resident to a sector (Riotte-Lambert, Benhamou, & Chamaillé-Jammes, 2015; Wakefield et al., 2013). Residents have less distance to cover to reach resources in their sector, and may also have better information (the “familiarity advantage”) on the local resource distributions and dynamics, so that it is mechanistically sufficient and adaptive for individual spatial specialization (Riotte-Lambert et al., 2015; Switzer,

1993). The "familiarity advantage" in a broad sense can be cognitive personal information and/or individual niche specialization (Samantha C. Patrick et al., 2014; Samantha Clare Patrick & Weimerskirch, 2017; Riotte-Lambert et al., 2015). Colonial central place foragers provide a powerful simplification of the system: all individuals frequently return to a common central place, and they generally cannot defend a territory at their foraging grounds (Wakefield et al., 2013). From an adaptive point of view, individual fidelity in colonial central place foragers should persist only as long as individuals possess personal local information about a sector, conferring them a competitive advantage over neighbouring, differently-informed individuals (Riotte-Lambert et al., 2015; Switzer, 1993). The occurrence of individual spatial specialization in colonial central place foragers should thus indicate a complex but predictable environment, where individuals can use locally relevant information. Moreover, we expect that persistence of individual fidelity will be shorter in more dynamic and less predictable environments. Finally we expect that in a given dynamic and complex environment, foragers making shorter foraging trips will in general be less likely to have their personal information outdated on their next trip, and should thus display longer persistence of individual fidelity across successive trips.

Breeding seabirds are colonial central-place top-predators performing foraging trips at sea in a complex, dynamic and long-thought unpredictable environment (Mann & Lazier, 2013; Sims et al., 2008; Weimerskirch, 2007). GPS-tracking studies have revealed that in temperate to polar seas, where bio-productivity is relatively high, seabirds often display both directed path (commuting to and back a distal place, in a near straight line) and population-level fidelity: most individuals from the colony target specific areas where bio-productivity is persistently higher (Pettex, Bonadonna, Enstipp, Siorat, & Grémillet, 2010; Scales et al., 2014; Weimerskirch, 2007). Conversely, tropical seas are less productive (Mann & Lazier, 2013), and widely assumed unpredictable although few tracking data on tropical seabird foraging was available when a meta-analysis was carried (Weimerskirch, 2007). Many tropical seabirds rely on sub-surface predators such as tunas and dolphins to make their prey accessible at the surface (Ballance & Pitman, 1999; Thiebot & Weimerskirch, 2013). Conversely,

traditional fishermen looking for tunas or large sub-surface fish in open tropical waters rely on seabirds' aggregations to find them (e.g. Johannes, 1981, Chapter 4). Industrialized tropical tuna fisheries avoid searching in the open ocean and mainly depend on fish aggregating devices to concentrate catch under artificial geo-localized structures (Fonteneau, Chassot, & Bodin, 2013; Miyake, 2005). Our current understanding of foraging in pelagic tropical waters is thus of a network of top-predators mostly relying on near-real-time cues (see also De Monte et al., 2012; Tew Kai et al., 2009 for potential oceanographic cues). We thus expect no individual foraging sector fidelity in tropical pelagic seabirds, or only over short temporal scales, compared to seabirds at higher latitudes.

Individual foraging sector fidelity is observed in many temperate to polar seabirds (Ceia & Ramos, 2015; Patrick et al., 2014; Phillips, Lewis, González-Solís, & Daunt, 2017) and pinnipeds (Bonadonna, Lea, Dehorter, & Guinet, 2001; McIntyre, Bester, Bornemann, Tosh, & de Bruyn, 2017). The temporal persistence of individual fidelity is however poorly known, probably due to both scarcity of longitudinal data and lack of analytical tools (Carneiro, Bonnet-Lebrun, Manica, Staniland, & Phillips, 2017). At least four studies reported inter-annual individual fidelity in temperate or subantarctic species (Camprasse, Sutton, Berlincourt, & Arnould, 2017; McIntyre et al., 2017; Samantha Clare Patrick & Weimerskirch, 2017; Wakefield et al., 2015), but none to our knowledge quantitatively investigated intra-seasonal persistence of individual fidelity. Individual foraging specialization has been much less investigated in tropical seabirds (Ceia & Ramos, 2015; Samantha C. Patrick et al., 2014; Weimerskirch, 2007). Some studies have occasionally reported similar departure angles across two successive trips in tropical species (Ludynia, Garthe, & Luna-Jorquera, 2010; Navarro & González-Solís, 2009; Oppel et al., 2015; Weimerskirch, Bertrand, Silva, Marques, & Goya, 2010; Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, & Marsac, 2005; Zavalaga, Benvenuti, Dall'Antonia, & Emslie, 2008; Zavalaga, Dell'Omo, Becciu, & Yoda, 2011), or conversely no angular fidelity (Asseid et al., 2006; Kappes, Weimerskirch, Pinaud, & Le Corre, 2011; Oppel et al., 2015; Weimerskirch, Le Corre, & Bost, 2008). However sample sizes were generally small or very small (but see Oppel et al.,

2015; Weimerskirch et al., 2010), the prevalence of this behaviour mostly uncertain beyond presence/absence and no studies examined the temporal scale over which this angular fidelity could persist beyond two successive trips. Moreover these studies mainly examined tropical Sulid species. We found little information on other tropical seabird families such as frigatebirds or tropicbirds.

Here we investigate the prevalence and temporal persistence of individual foraging fidelity in two sympatric tropical seabirds feeding on the same prey. Great frigatebirds (*Fregata minor*, Gmelin 1789, hereafter frigatebirds) and Red-footed boobies (*Sula sula*, Linnaeus 1766, hereafter boobies) in Europa Island, Mozambique Channel, both almost exclusively feed on flying fish and squids (Cherel et al., 2008). However they have distinct foraging strategies. Boobies unlike frigatebirds can plunge and dive a few meters under the sea-surface, but both are believed to strongly rely on the presence of subsurface predators to access their prey (Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, Potier, & Marsac, 2004; Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, Kato, & Marsac, 2005). Frigatebirds use thermal uplifts to climb at high altitudes (several hundreds to thousands of meters) before gliding down at low energy costs (Weimerskirch, Bishop, Jeanniard-du-Dot, Prudor, & Sachs, 2016), whereas boobies rely on a mix of flapping and gliding close to the sea surface (Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al., 2005). Boobies thus range closer to the colony and make shorter trips than frigatebirds (De Monte et al., 2012; Jaquemet et al., 2014; Mendez, Cotté, Prudor, & Weimerskirch, 2016), and their visual field range may be more limited by the horizon than frigatebirds. In this complex environment we expect that information on prey location quickly become outdated and frigatebirds, performing longer trips should be less likely to show persistent individual fidelity. On the other hand, both boobies and frigatebirds display non-random flight directions in relation to wind conditions at very fine spatial scales (a few tens of meters) and/or at large spatial scales (several tens or hundreds of kilometers; Weimerskirch et al., 2016; Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al., 2005). We could thus expect the wind to influence the overall trip direction when departing from the colony.

Following the unpredictable tropical seas hypothesis, we expect 1. No or a relatively low prevalence and persistence of individual spatial fidelity in both species, compared to temperate or polar species. 2. If there are any patterns of individual spatial fidelity, they should be based on a short-temporal scale process of information use (e.g. a win-stay-loose-shift heuristics only based on the immediate previous trip). 3. If there is any individual spatial fidelity, prevalence and persistence should be lower in frigatebirds than in boobies. 4. Concurrent wind conditions around the colony may be a better predictor of individual direction at departure than past trips. To test these predictions we use GPS records of successive individual foraging trips.

Materials & Methods

Bird tracking data

The study was carried out during the breeding season of boobies and frigatebirds on Europa Island (40.34°E, 22.36°S), Mozambique Channel. The procedures and ethics were approved by the Préfet des Terres Australes et Antarctiques Françaises, and were in agreement with guidelines and regulations of the European Research Council Advanced Grant of the European Community's Seven Framework Program FP7/2007e2013.

Forty-one red-footed boobies were captured and fitted with I-GotU GPS loggers (Mobile Action Technology Inc, Taiwan). The loggers weighed 20g, less than 3% of the average adult body mass (Mendez et al., 2016). GPS were attached with Tesa tape on their central tail feathers. They recorded several consecutive trips at a frequency of one location every 2 minutes, until birds were captured again to retrieve loggers. Tracks were recorded from September to November 2013 and from January to March 2014. A total of 214 trips were collected from 23 females, 14 males and 5 birds of unknown sex: 30 trips of incubating birds, 125 trips of chick-rearing birds and 59 trips of birds with fledged but non-independent chicks. Birds were sexed from vocal and/or biometric measurements.

Thirteen female frigatebirds were equipped with solar-powered e-obs GPS (GPS-RF, e-obs GmbH, Munich, Germany) whose data was remotely downloaded from an automatic recording station installed at the colony. Loggers weighed 30g, less than 3% of average adult body mass (Weimerskirch et al., 2016). Trips were recorded in October - November 2013 when they were rearing relatively large chicks and in January-May 2014 and 2015 when chicks were fledged but non-independent. A total of 299 trips were recorded (n=278 for birds with fledged but non-independent chicks; n=21 for old but non-fledged chicks).

The number of successive foraging trips recorded per individual was variable, and on average more trips were recorded per individual in frigatebirds than in red-footed boobies. To estimate persistence of individual fidelity (see below), we compared within-individual pairs of foraging trips with increasing "lag" between them (a lag of 1 indicates successive trips of an individual, a lag of 2 indicates every other trip, etc.). The sample size decreased with increasing lags and is summarized in Table 1.

Table 1: Repeat trips sample size for each species.

	Frigatebirds		Boobies	
Lag between paired-trips	N individuals	N pairs of trips	N individuals	N pairs of trips
1	12	286	39	173
2	11	274	31	134
3	10	263	23	103
4	10	253	21	80
9	8	205	6	19
14	4	179	1	2
19	4	159	0	0

Spatio-temporal scales of foraging: trip maximum range and duration

We determined for each trip the point of maximum range from the colony (distal point) and the overall trip duration. We used these parameters to describe the spatio-temporal scales at which each species foraged.

Trip maximum range and duration were analyzed with two different sets of linear mixed models, in each case with bird identity as a random effect. We first used all data to compare parameters between the two species. We also built models for frigatebirds data only to examine the effects of breeding stage. Effects of breeding stage and sex on these parameters in boobies can be found in Mendez et al (2016), but they had no notable effects on trip direction and individual fidelity (see results). We used this two-step approach because we had very different data structures according to breeding stage and sex between species.

Trip direction measure

We determined for each trip the maximum range reached from the colony, and used this distal point to calculate the overall trip direction from the colony. Most trips were of a "commuting" type, with angles of returns mostly within 30° of angles of departures (results not shown), so that the direction towards maximum range is a simple but representative measure of trip direction. This measure was subjected to a series of different analyses, described below.

Wind data and influence

Both boobies and frigatebirds make extensive use of wind at various scales (Weimerskirch et al., 2016; Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al., 2005). We thus explicitly accounted for wind conditions to assess decisions on trip direction and individual fidelity.

We downloaded 6-hourly sea surface wind data at a spatial resolution of 0.25°, made available by the NOAA (url: http://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/griddap/ncdcOw6hr) from the integration of images from multiple satellites. The average local wind strength and direction was then extracted at the time of each bird trip departure, within the 1° square centered on Europa Island. We could thus determine whether the overall trip direction was influenced by wind conditions around the colony.

All absolute wind directions reported here are the direction towards which the wind blows. So-called relative wind directions are the angles between absolute wind directions and absolute bird

heading directions, with 0° corresponding to tail winds, 180° to head winds (we did not differentiate left or right side winds).

Wind could affect population-level variability in trip directions, if all individuals were similarly constrained by wind conditions. To test for this, we categorized relative wind directions experienced by birds in six 30°-wide bins from tail to head winds. We used a chi-square test to compare this with a null uniform distribution. To check that these results were not influenced by wind speed, we compared experienced wind speed conditions when trips departed with tail, side or front winds (bins of 60°), using a linear mixed models with bird identity as a random effect.

Alternatively, individuals could consistently respond differently to similar wind conditions (see repeatability section below).

Repeatability

To statistically assess individual foraging sector fidelity, we used two methods: first, we report the repeatability index *r* for each species, in terms of overall trip direction, maximum range from the colony, and wind direction relative to trip direction. Second, we determined a measure of directional similarity (see next section).

The repeatability *r* is based on the partitioning of within and between group variance (here groups are individuals) within an ANOVA framework. It is a standard measure of behavioural repeatability (Bell, Hankison, & Laskowski, 2009; Samantha C. Patrick et al., 2014; Votier et al., 2017).

Repeatability in overall trip direction assesses the extent to which individuals are consistently exploiting a given sector around the colony compared to the whole sector exploited by the colony. Since absolute direction is a circular measure, we followed Patrick et al. (2014) and used a circular Anova from R package “circular” and applied formulas from Lessells & Boag (1987) and s.e. calculations from formulas in Becker (1984). This approach does not permit multivariate analyses. To

obtain a p-value, we repeatedly randomized bird identity assignation N=1000 times and assessed the percentage of randomized *r* values greater than the observed value.

Repeatability in maximum range allows us to assess spatial repeatability at finer-scales compared to repeatability in trip direction. An individual could consistently use a same angular sector from the colony but forage in very different areas across trips within this sector (e.g. Votier et al., 2017; Weimerskirch et al., 2010). We would then observe higher repeatability in direction than maximum range. Conversely for an individual returning to a constant spot we would observe similar repeatability for the two measures.

Repeatability in relative wind direction tests the hypothesis of an individual specialization in wind use. The wind direction in the area is relatively consistent despite occasional variations (see results). Individual foraging sector fidelity could thus arise from individuals preferences in tail, front or side winds. We would then observe similar repeatability as for trip directions.

For repeatability in maximum range and relative wind directions, we used the rpt function from R package rptR (Stoffel, Nakagawa, & Schielzeth, 2017). This allows inclusion of covariates that could capture a part of the variance. In both cases we used the time spent at nest between successive trips, the breeding stage, and for boobies the sex. P-values were obtained from the built-in permutation procedure.

The repeatability *r* does not distinguish between the prevalence of individual fidelity (percentage of trips returning to similar directions) and its persistence in time. Currently very few statistical tools exist in the behavioural literature to further partition this within-individual variance (Araya-Ajoy, Mathot, & Dingemanse, 2015; Carneiro, Bonnet-Lebrun, Manica, Staniland, & Phillips, 2017; Westneat, Wright, & Dingemanse, 2015), and none appeared suited to assess temporal persistence in a quantitative rather than categorical way. To overcome this limit, we used a directional similarity approach.

Directional similarity

To further assess individual foraging sector fidelity, we arbitrarily defined as similar in direction a pair of two directions forming an angle <30°. This specific value was chosen because it was already used in a few past studies on tropical seabirds (Oppel et al., 2015; Weimerskirch et al., 2010; Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al., 2005), and thus allows easy comparisons. Similar qualitative results were obtained if choosing a value of 10°. This angular similarity measure allows multivariate analyses of angular fidelity and assessment of the persistence of angular fidelity.

For each trip we assessed whether or not its direction was similar to the direction of the previous trip by the same individual (lag=1). Similarly for each trip we assessed similarity with the direction 2, 3, … up to 20 trips before from the same individual.

Finally, we also assessed directional similarity for all pairs of tracks from different individuals leaving the colony within 2 hours of each other. If there are periods where environmental conditions (including but not restricted to wind conditions) create colony-level preferences in directions, we should observe a non-uniform distribution.

Factors affecting directional similarity between pairs of successive trips

We compared with a chi-squared test within each species the probability of angular similarity between pairs of successive trips by the same individual against pairs of simultaneous trips by different individuals. This gives us an additional test of whether angular directions are more similar within individuals than among individuals, at a temporal scale of one trip-lag.

The probability to leave in a similar direction as the previous trip was then modeled with a binomial Generalized Linear Mixed Model (GLMM) in each species, accounting for maximum range (of the current trip under consideration), maximum range of the previous trip, time spent on the nest between trips, relative wind direction the bird would experience around the colony if leaving in the same direction as the previous trip, breeding stage and in boobies but not frigatebirds, sex of the individual. Relative wind direction was used as a categorical variable with 3 levels (tail, side and front)

as 60°-wide bins. Bird identity was used as a random factor. Finally we built another binomial GLMM to determine whether this probability was different between species.

Temporal persistence of IFSF patterns

The proportion of pairs of trips with similar directions decreased with increasing trip lags (see Results). We first determined for each species the trip lag after which the observed proportion of similarity was not significantly different from null expectations. This null expectation distribution accounted for both potential population level preference in direction from the colony and decreasing sample size with increasing trip lags (Table 1).

The null expectation was calculated for each species and each trip lag by randomly sampling 1000 times the same number of pairs of randomly paired trips from the species population. For each species and each trip lag we could derive the average and 95% CI of the null expectation, and calculate the associated p-value. The larger the trip lag, the lower the observational sample size (Table 1) and the larger the CI, especially in boobies.

Simulation model of 1-trip-lag fidelity process

The spatio-temporal scales over which a pattern is observed may be different from the spatio-temporal scales of its underlying mechanisms (Wiens, 1989). For instance, we can imagine a simple win-stay-loose-shift heuristics as follows: on a new trip departure, the bird will return to the same direction as the immediately previous trip if it had been successful, but choose a new direction if not. The process operates over a 1-trip lag temporal scale, but in case of a series of success, the fidelity pattern may last more than 2 trips. The win-stay-loose-shift heuristics is easy to model when only two qualitative options exist, but with a continuous angle difference between two trips, a more general case is needed. Indeed, even if we arbitrarily decide that e.g. a 15° angle between two trips is "similar", after a few successive similar but not identical trip directions, the similarity with the first trip may be lost. If the angular fidelity comes from more ancient information than the immediately previous trip, we then expect a slower decrease in angular fidelity with increasing trip lags.

We tested for each species whether the observed patterns of IFSF persistence could be explained by a 1-trip-lag process. Indeed in a dynamic environment, information may rapidly get outdated, and we do not expect processes to operate beyond a trip-to-trip temporal scale. We built a simple simulation model for each species. A vector of initial directions was set equal to the directions of the first trip recorded in each individual of the species. Then we iteratively determined their new directions over 20 successive trips. To determine a new direction, we randomly sampled an angular difference among the observed distribution of angular differences between pairs of successive trips in the species, and a random sign (i.e. angle difference to the right or to the left). Then we compared the angular differences between pairs of tracks from the same simulated individuals, for different trip lags. The simulation was run 1000 times for each species, and 95% CI were calculated and compared to real observed values.

All analyses and data processing were carried in the R environment. Angles and distance were computed with package geosphere. Linear mixed models were calculated with packages nlme and lme4 (Bates, Mächler, Bolker, & Walker, 2015; Pinheiro, Bates, DebRoy, Sarkar, & R Core Team, 2016). Maps were drawn with package marmap (Pante & Simon-Bouhet, 2013).

Results

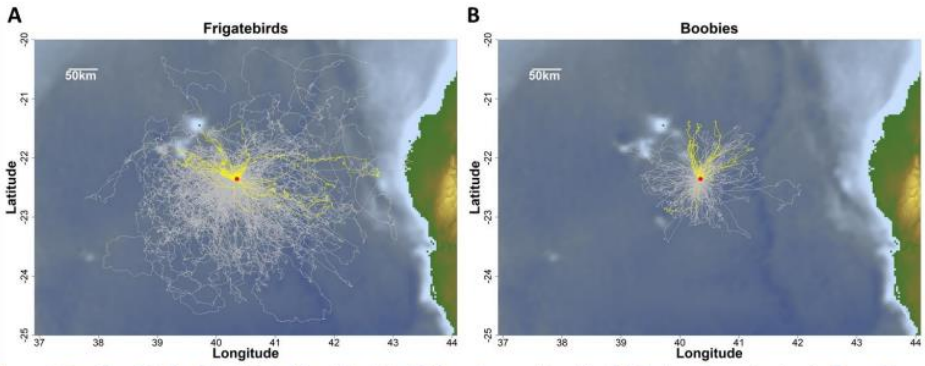


Figure 1: Tracking data for frigatebirds (a) and boobies (b) from Europa Island (red dot). In each species, tracks from all individuals are in grey except for one individual whose trips are highlighted in yellow (n=26 successive trips in a., n=13

successive trips in b.). The land on the eastern part is the west coast of Madagascar. Blue shades indicate bathymetry (ligher blue for shallower shelf waters, <2000m).

Both boobies and female frigatebirds exploited a wide area around the colony during the study period (Fig. 1A-B). Putative foraging locations determined from low speed and high tortuosity in boobies, and very low altitude in frigatebirds (Supplementary Figures SI1-2) were largely scattered at various distances and directions from the colony for each species (see also Mendez et al., 2016). The same was true of areas of rapid climbing in frigatebirds (Supplementary Figure SI3). The wind around the colony mainly blew from south-east to north-west when birds departed (Supplementary Figure SI4a). Overall, wind direction relative to trip direction was not different from a uniform distribution in frigatebirds (Supplementary Figure SI4b, chi2=2.644, df=5, p=0.76) nor in boobies (Supplementary Figure SI4c, chi2=2.385, df=5, p=0.79). Wind strength was not different according to relative wind direction (Supplementary Figure SI4d, frigatebirds: t=-0.532, df=281, p=0.60; boobies: t=0.270, df=164, p=0.79).

Maximum ranges from the colony were larger for frigatebirds than boobies (t=-5.703, df=52, p<0.001, Fig. 2a). Frigatebirds' trips lasted longer on average than boobies' trips (t=-8.351, df=52, p<0.001, Fig.2b). Only two boobies' trips (0.9%) contained a night at sea, against 34.1% in female frigatebirds.

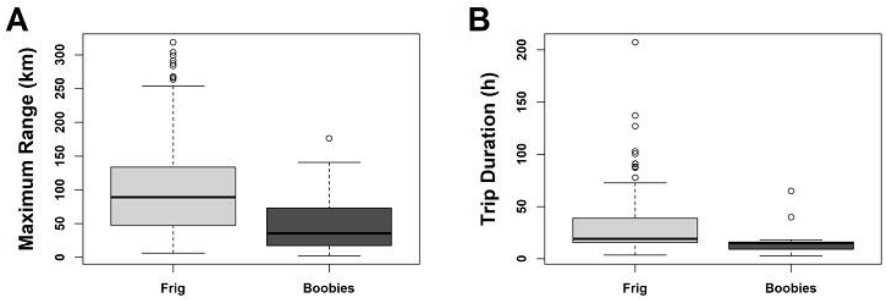


Figure 2: (a) Maximum range (km) and (b) trip duration (h) of the 2 species.

The individual repeatability in trip direction was highly significant in both frigatebirds (r=0.30, 95% CI: 0.11 – 0.49, p<0.001) and boobies (r=0.35, 95% CI: 0.20-0.50, p<0.001). Two simultaneously leaving frigatebirds could head in similar or different directions with a fairly uniform probability distribution (19.8% of angles <30°, expected 16.7%, Fig.3a). The same was true for simultaneously leaving individual boobies (17.7% of angles < 30°, expected 16.7%, Fig.3b). In contrast, the angle difference between two successive trips by the same individual was clearly skewed towards 0° in both frigatebirds (50.6% of angles < 30°, chi2=119.26, df = 1, p<0.001, Fig.3c) and boobies (34.7% of angles < 30°, chi2=35.466, df = 1, p<0.001, Fig.3d), indicating a significant individual spatial specialization.

There was very low repeatability in maximum range reached during trips in frigatebirds (r=0.12, 95% CI: 0 – 0.27, p=0.01). In boobies, repeatability in maximum range was similar as the repeatability in trip direction (r=0.36, 95% CI: 0.16 – 0.56, p=0.001), indicating individual fidelity at finer spatial resolution than for frigatebirds.

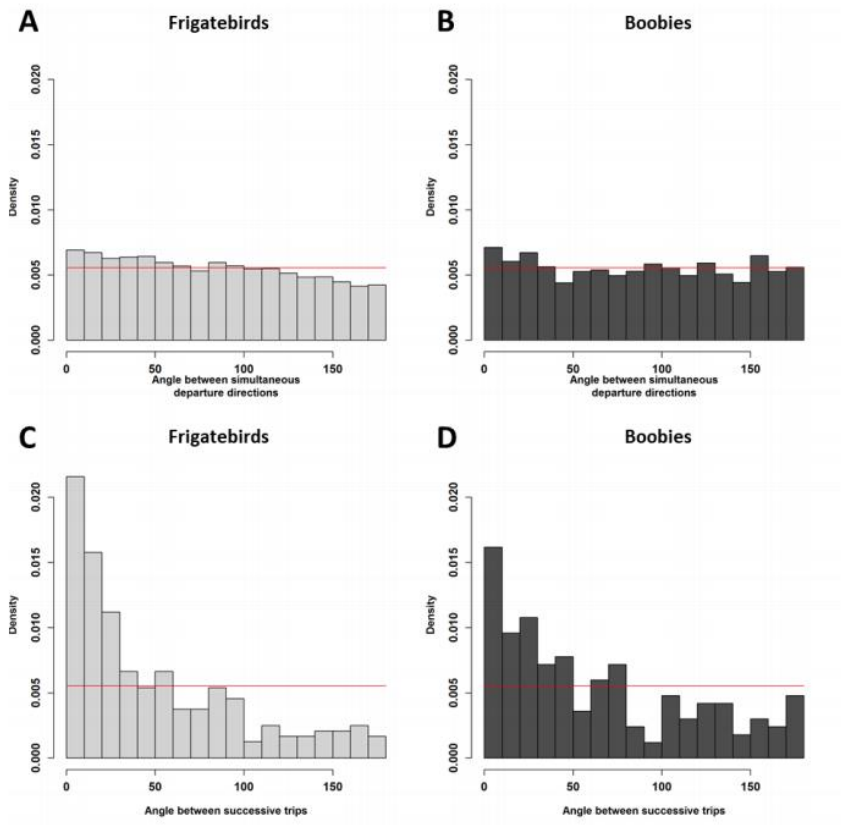


Figure 3: Angles between trip directions of simultaneously leaving individuals (a&b) or between return and outward directions of two successive trips from the same individual (c&d) in frigatebirds (a&c) and boobies (b&d). Red lines indicate expected values under a uniform distribution (no preferred direction).

Angular fidelity was observed in most individuals but within most individuals was not systematic, in both frigatebirds (average proportion of trips per individual within 30° of the previous trip: 51.1% +/- 6.5%, range 0 - 75%, median 47.4%) and boobies (average per individual 30.0% +/- 5.3%, range 0 – 100%, median 36.5%), indicating within-individual flexibility in fidelity. The probability of angular fidelity was higher in frigatebirds than boobies (GLMM estimate: 0.49 +/- 0.21, z=-2.40, p=0.02). The probability to display angular fidelity was not influenced by wind direction around the colony in neither frigatebirds (z=-0.480, p=0.63) nor boobies (z=0.370, p=0.71). The

repeatability in wind direction relative to trip direction was very low in frigatebirds (r=0.08 +/- 0.06, 95% CI: 0 – 0.20, p=0.01), and was null in boobies (r=0 +/- 0.04, 95% CI: 0 – 0.14, p=1) indicating no or low individual specialization in wind use at spatial scales of tens of kilometers. There was no influence of sex (boobies only: z=-0.346, p=0.73), breeding stage (frig.: z=0.850, p=0.40; boobies: z<0.586, p>0.56), maximum range of the current (frig.: z=1.231, p=0.22; boobies: z=1.223, p=0.23) or previous trip (frig.: z=1.314, p=0.19; boobies: z=0.230, p=0.82), or time spent at nest between trips (frig.: z=0.806, p=0.42; boobies: z=-1.310, p=0.19) in the probability to display angular fidelity in neither species.

In frigatebirds, angular fidelity was still significant or marginally significant after up to 12 successive trips (p<0.001, p<0.07, p<0.01 and p<0.05 for 9, 10, 11 and 12 trips apart, respectively, p<0.002 for less than 9 trips apart). After 12 successive trips, the proportion of pairs of trips with an angular difference of less than 30° was not different from random expectations (p>0.2). In boobies, significant difference from random expectations was lost after 3 successive trips (p>0.12 from 4 to 15 trips apart, p<0.02 for 1 to 3 trips apart). In frigatebirds, the angular fidelity decreased less steeply with increasing trip lags than expected under the 1-trip-lag process model (Fig.4a), indicating that frigatebird individuals use information from several and/or more ancient past trips to decide on their direction at departure. For boobies, the decrease in fidelity with trip lags also appeared slower than expected from the 1-trip-lag process model (Fig.4b), but the lower temporal persistence calls for caution to draw strong conclusions.

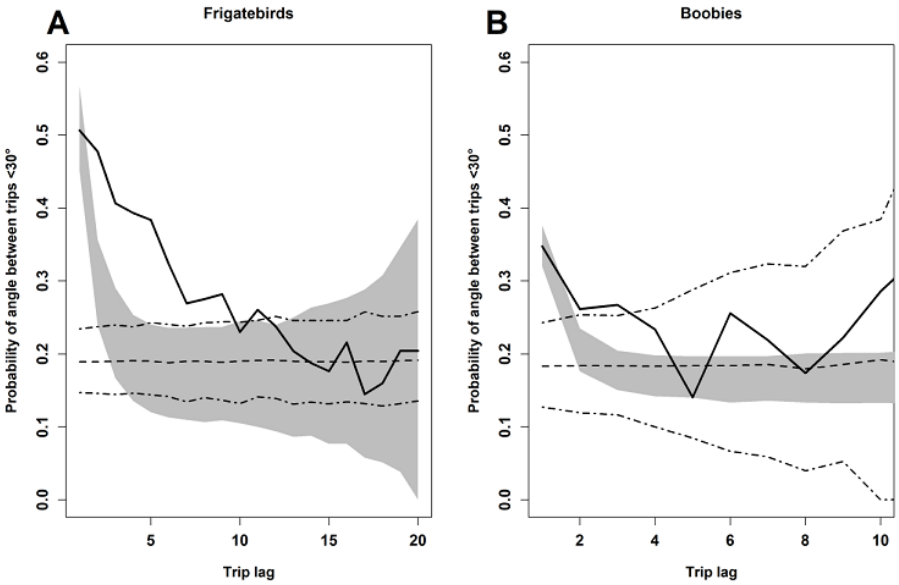


Figure 4: Temporal persistence of individual angular fidelity in frigatebirds (a) and boobies (b). Note the different range of the x-axes. The black solid line shows the observed proportion of trip directions within 30° of a previous trip direction by the same individual, for increasing trip lags. Dotted lines represent average and 95% CI for null expectations of no angular fidelity (accounting for number of tracks but not number of individuals). Grey shaded area represents the 95% CI for the 1-trip-lag process model parameterized from observations on 1-trip lag.

Discussion

Tropical seabirds were expected to rely on unpredictable resources and therefore not to display individual spatial specialization. Our dataset involving a large number of repeated foraging trips indicated significant levels of individual site fidelity in both red-footed boobies and great frigatebirds. This fidelity appeared flexible within most individuals. Wind direction had no major effect on overall trip direction, in neither species. Unexpectedly, fidelity persistence was longer in frigatebirds with long lasting trips than in red-footed boobies with shorter foraging trips. At least in frigatebirds, the observed patterns of fidelity persistence could not be explained by decision-making based solely from the previous foraging trip (as would be the case for instance with a simple win-stay-loose-shift heuristics). Individual frigatebirds most probably used information from several or more ancient trips when deciding which sector to exploit. These results indicate that tropical waters of the Mozambique Channel can show a degree of predictability over temporal scales of several days. Indeed, there is no identified mechanism other than a familiarity effect to explain individual sector fidelity in these birds. However we could not identify clear spatial spots where foraging behaviour is most likely to occur like in temperate or polar waters, indicating a highly dynamic environment. Finally, the maximum range from the colony was less repeatable in frigatebirds than red-footed boobies, suggesting that fidelity occured over lower spatial resolution in frigatebirds.

Our results indicate that levels of predictability in the Mozambique Channel may be different between the two species, i.e. they may not have access to the same information on resource distribution and dynamics, even though they feed on the same prey. “True” predictive ability implies to know the processes underlying expected patterns (Wiens, 1989). When patterns are sampled at spatial or temporal scales (i.e. range and/or resolution) lower than underlying governing processes, pseudo-predictability may still be possible from approximate rules of thumbs but with an increased risk of mistake (Wiens, 1989). We hypothesized that the complexity and poverty of the tropical pelagic seas would make information impossible to use adaptively on long time scales, as small approximations increasingly add up over time to large prediction mistakes. We observed the

opposite, with frigatebirds making longer and further foraging trips and displaying higher persistence in individual spatial fidelity. It may thus be that the larger spatial and temporal scales of single foraging trips in frigatebirds, allow them to have access to crucial influential processes occurring at spatial scales too large for boobies. In the Mozambique Channel, frigatebirds fly over dynamic oceanographic structures of tens or hundreds of kilometers, which are thought to influence primary bio-productivity (De Monte et al., 2012; Jaquemet et al., 2014; Tew Kai et al., 2009). On the other hand, the range of red-footed boobies may be too close to the colony for significant associations with these structures (Jaquemet et al., 2014), which may potentially act as an information source only for frigatebirds.

Alternatively, the difference between species may be related to differences in their flight dynamics. The high average altitude above sea-level in frigatebirds relative to boobies may allow them to have a wider viewing scope (Thiebault, Mullers, Pistorius, & Tremblay, 2014; Weimerskirch et al., 2016; Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al., 2005). One could think this would rather favor the use of near-real time cues than a memory-like strategy. However, our results do not distinguish between two potential mechanisms of individual fidelity (Samantha C. Patrick et al., 2014; Phillips et al., 2017): an individual cognitive form of memory among ecologically "identical" individuals (Riotte-Lambert, Benhamou, & Chamaillé-Jammes, 2015), and/or individual niche specialization in some environmental feature or cue (Samantha C. Patrick et al., 2014). In either case, the environment needs to present a form of predictability to generate individual spatial specialization (Börger et al., 2008; Riotte-Lambert et al., 2015; Switzer, 1993). In a case of individual niche specialization rather than memory-use, our results would imply is the existence of an environmental gradient relevant to frigatebirds but not red-footed boobies, spatially stable around the colony for several successive frigatebirds trips. While wind conditions could have fulfilled these properties in the area, we did not find any evidence of individual specialization in wind use. Finally, frigatebirds rely on thermal uplift presumably generated under clouds to reach high altitudes at low energetic costs (Weimerskirch et al., 2016). It may be that the distribution of thermal uplift rather

than the distribution of prey is predictable to frigatebirds. In all cases, we found no clear "hot spots" of ascending or foraging areas, and low maximum range repeatability in frigatebirds, indicating dynamic resources and a complex form of predictability.

Studies on tropical seabird foraging specialization are rare (Ceia & Ramos, 2015; Samantha C. Patrick et al., 2014; Phillips et al., 2017). Tropical seabird studies where sample size permitted to estimate angular fidelity across two successive tracks (angle <30° as in the present study) reported similar intermediate values (Oppel et al., 2015; Weimerskirch et al., 2010; Zavalaga et al., 2008), or the absence of fidelity (Kappes et al., 2011; Oppel et al., 2015; Weimerskirch et al., 2010, 2008). Altogether this suggests that tropical waters show a lower degree of predictability than temperate or polar areas, where repeatability estimates seem higher (Samantha C. Patrick et al., 2014; Votier et al., 2017), and individual spatial fidelity can occur across years in at least four different species and localities (Camprasse et al., 2017; McIntyre et al., 2017; Samantha Clare Patrick & Weimerskirch, 2017; Wakefield et al., 2015). However it also indicates that the unpredictable tropical water hypothesis should be much more nuanced than it is now. Since the meta-analysis that indicated a lack of tropical data (Weimerskirch, 2007), population-level fidelity for specific, apparently richer areas, have also been described for tropical seabirds (Cecere, Calabrese, Rocamora, & Catoni, 2013; Mendez et al., 2017; Poli, Harrison, Vallarino, Gerard, & Jodice, 2017; Sommerfeld et al., 2015; Zavalaga, Halls, Mori, Taylor, & Dell'Omo, 2010). Tropical studies should therefore not systematically assume that the environment is unpredictable for its foragers, and try when possible to estimate scales of predictability. Beyond local enhancement and inter-specific associations, which could greatly reduce uncertainties within spatial scales of 10s of kilometers (Collet, Patrick, & Weimerskirch, 2015; Thiebault, Mullers, Pistorius, Meza-Torres, et al., 2014; Thiebault, Mullers, Pistorius, & Tremblay, 2014), tropical predators can have access to longer-lasting information.

There are a number of environments or systems where resources are generally considered unpredictably distributed: large scavengers searching for wild carcasses (Cortés-Avizanda et al.,

2012), pelagic marine predators searching for mobile and scarce prey in vast spaces (Sims et al., 2008), brainless organisms moving in turbid environments (de Jager et al., 2014), etc... Many food subsidies generated by human activities are on the opposite considered "predictable" (Oro et al., 2013) and as such would have peculiar impacts on the behaviour and ecology of species. Our results emphasize that predictability is a forager-dependent concept, and that "unpredictability" statements may more productively be replaced by statements on the scales of predictability. While fixed and persistent resource spots (from waste dumps to stable oceanographic fronts; Oro et al., 2013; Scales et al., 2014) are probably indeed easily predictable in general, it remains to be tested whether organisms in question have access to the relevant sources of information, and this may crucially depend on the spatio-temporal scales of their movements. Conversely, dynamic environments where resource spots are not stable in space are not necessarily unpredictable, as the present study suggests. Inferring cognitive processes in wild organisms is challenging and requires knowledge on sensory abilities and locomotion capacities (Janson & Byrne, 2007). Our approach, especially when carried in a comparative context, offers an alternative way of tackling the issue, emphasizing less on exact information use processes but better describing scales of predictability. It could provide us with new hypotheses on overlooked environmental processes.

References

Araya-Ajoy, Y. G., Mathot, K. J., & Dingemanse, N. J. (2015). An approach to estimate short-term, long-term and reaction norm repeatability. *Methods in Ecology and Evolution*, *6*(12), 1462–1473.

Asseid, B. S., Drapeau, L., Crawford, R. J. M., Dyer, B. M., Hija, A., Mwinyi, A. A., … Upfold, L. (2006). The food of three seabirds at Latham Island, Tanzania, with observations on foraging by masked boobies Sula dactylatra. *African Journal of Marine Science*, *28*(1), 109–114.

Ballance, L. T., & Pitman, R. L. (1999). Foraging ecology of tropical seabirds. In *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress, Durban. BirdLife South Africa, Johannesburg* (pp. 2057–2071).

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, *67*(1), 1–48. https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01

Becker, W. A. (1984). *Manual of quantitative genetics*. Academic Enterprises. Retrieved from https://books.google.fr/books?id=5n7wAAAAMAAJ

Bell, A. M., Hankison, S. J., & Laskowski, K. L. (2009). The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, *77*(4), 771–783.

Benhamou, S. (2014). Of scales and stationarity in animal movements. *Ecology Letters*, *17*(3), 261–272.

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.

Bonadonna, F., Lea, M.-A., Dehorter, O., & Guinet, C. (2001). Foraging ground fidelity and route-choice tactics of a marine predator: the Antarctic fur seal Arctocephalus gazella. *Marine Ecology Progress Series*, *223*, 287–297.

Börger, L., Dalziel, B. D., & Fryxell, J. M. (2008). Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters*, *11*(6), 637–650. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01182.x

Burns, J. G., Foucaud, J., & Mery, F. (2010). Costs of memory: lessons from "mini"brains. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, rspb20102488.

Camprasse, E. C. M., Sutton, G. J., Berlincourt, M., & Arnould, J. P. Y. (2017). Changing with the times: little penguins exhibit flexibility in foraging behaviour and low behavioural consistency. *Marine Biology*, *164*(8), 169. https://doi.org/10.1007/s00227-017-3193-y

Carneiro, A. P., Bonnet-Lebrun, A.-S., Manica, A., Staniland, I. J., & Phillips, R. A. (2017). Methods for detecting and quantifying individual specialisation in movement and foraging strategies of marine predators. *Marine Ecology Progress Series*, *578*, 151–166.

Cecere, J. G., 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*(4), 432–437. https://doi.org/10.1675/063.036.0414

Ceia, F. R., & Ramos, J. A. (2015). Individual specialization in the foraging and feeding strategies of seabirds: a review. *Marine Biology*, *162*(10), 1923–1938. https://doi.org/10.1007/s00227-015-2735-4

Cherel, Y., Le Corre, M., Jaquemet, S., Menard, 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.

Collet, J., Patrick, S. C., & Weimerskirch, H. (2015). Albatrosses redirect flight towards vessels at the limit of their visual range. *Marine Ecology Progress Series*, *526*, 199–205. https://doi.org/10.3354/meps11233

Cortés-Avizanda, A., Jovani, R., Carrete, M., & Donázar, J. A. (2012). Resource unpredictability promotes species diversity and coexistence in an avian scavenger guild: a field experiment. *Ecology*, *93*(12), 2570–2579.

Dall, S. R., Giraldeau, L.-A., Olsson, O., McNamara, J. M., & Stephens, D. W. (2005). Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, *20*(4), 187–193.

de Jager, M., Bartumeus, F., Kölzsch, A., Weissing, F. J., Hengeveld, G. M., Nolet, B. A., … van de Koppel, J. (2014). How superdiffusion gets arrested: ecological encounters explain shift from Lévy to Brownian movement. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *281*(1774), 20132605.

De Monte, S., Cotté, C., d'Ovidio, F., Lévy, M., Le Corre, M., & Weimerskirch, H. (2012). Frigatebird behaviour at the ocean–atmosphere interface: integrating animal behaviour with multi-satellite data. *Journal of the Royal Society Interface*, *9*(77), 3351–3358.

Fagan, W. F., Lewis, M. A., Auger-Méthé, M., Avgar, T., Benhamou, S., Breed, G., … Mueller, T. (2013). Spatial memory and animal movement. *Ecology Letters*, *16*(10), 1316–1329. https://doi.org/10.1111/ele.12165

Fonteneau, A., Chassot, E., & Bodin, N. (2013). Global spatio-temporal patterns in tropical tuna purse seine fisheries on drifting fish aggregating devices (DFADs): Taking a historical perspective to inform current challenges⋆. *Aquatic Living Resources*, *26*(1), 37–48.

Hamer, K. C., Humphreys, E. M., Magalhães, M. C., Garthe, S., Hennicke, J., Peters, G., … Wanless, S. (2009). Fine-scale foraging behaviour of a medium-ranging marine predator. *Journal of Animal Ecology*, *78*(4), 880–889. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01549.x

Janson, C. H., & Byrne, R. (2007). What wild primates know about resources: opening up the black box. *Animal Cognition*, *10*(3), 357–367.

Jaquemet, S., Ternon, J.-F., Kaehler, S., Thiebot, J. B., Dyer, B., Bemanaja, E., … 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.

Johannes, R. E. (1981). *Words of the lagoon: fishing and marine lore in the Palau district of Micronesia*. Univ of California Press.

Kappes, M. A., Weimerskirch, H., Pinaud, D., & Le Corre, M. (2011). Variability of resource partitioning in sympatric tropical boobies. *Marine Ecology Progress Series*, *441*, 281–294.

Kendal, R. L., Coolen, I., van Bergen, Y., & Laland, K. N. (2005). Trade-offs in the adaptive use of social and asocial learning. *Advances in the Study of Behavior*, *35*, 333–379.

Lessells, C. M., & Boag, P. T. (1987). Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *The Auk*, 116–121.

Ludynia, K., Garthe, S., & Luna-Jorquera, G. (2010). Distribution and foraging behaviour of the Peruvian Booby (Sula variegata) off northern Chile. *Journal of Ornithology*, *151*(1), 103–111.

Mann, K. H., & Lazier, J. R. (2013). *Dynamics of marine ecosystems: biological-physical interactions in the oceans*. John Wiley & Sons.

McIntyre, T., Bester, M. N., Bornemann, H., Tosh, C. A., & de Bruyn, P. J. N. (2017). Slow to change? Individual fidelity to three-dimensional foraging habitats in southern elephant seals, Mirounga leonina. *Animal Behaviour*, *127*, 91–99. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.03.006

McNamara, J. M., & Dall, S. R. (2010). Information is a fitness enhancing resource. *Oikos*, *119*(2), 231–236.

Mendez, L., Borsa, P., Cruz, S., De Grissac, S., Hennicke, J., Lallemand, J., … Weimerskirch, H. (2017). 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.

Miyake, P. M. (2005). A brief history of the tuna fisheries of the world. In *Second Meeting of the Technical Advisory Committee of the FAO Project Management of Tuna Fishing Capacity: Conservation and Socio-economics. FAO Fish. Proc* (pp. 23–50).

Navarro, J., & González-Solís, J. (2009). Environmental determinants of foraging strategies in Cory's shearwaters Calonectris diomedea. *Marine Ecology Progress Series*, *378*, 259–267.

Oppel, S., Beard, A., Fox, D., Mackley, E., Leat, E., Henry, L., … Sommerfeld, J. (2015). Foraging distribution of a tropical seabird supports Ashmole's hypothesis of population regulation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *69*(6), 915.

Oro, D., Genovart, M., Tavecchia, G., Fowler, M. S., & Martínez-Abraín, A. (2013). Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. *Ecology Letters*, *16*(12), 1501–1514. https://doi.org/10.1111/ele.12187

Pante, E., & Simon-Bouhet, B. (2013). marmap: a package for importing, plotting and analyzing bathymetric and topographic data in R. *PLoS One*, *8*(9), e73051.

Patrick, S. C., Bearhop, S., Grémillet, D., Lescroël, A., Grecian, W. J., Bodey, T. W., … Votier, S. C. (2014). Individual differences in searching behaviour and spatial foraging consistency in a central place marine predator. *Oikos*, *123*(1), 33–40. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00406.x

Patrick, S. C., & Weimerskirch, H. (2017). Reproductive success is driven by local site fidelity despite stronger specialisation by individuals for large-scale habitat preference. *Journal of Animal Ecology*, *86*(3), 674–682. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12636

Pettex, E., Bonadonna, F., Enstipp, M. R., Siorat, F., & Grémillet, D. (2010). Northern gannets anticipate the spatio–temporal occurrence of their prey. *The Journal of Experimental Biology*, *213*(14), 2365–2371. https://doi.org/10.1242/jeb.042267

Phillips, R. A., Lewis, S., González-Solís, J., & Daunt, F. (2017). Causes and consequences of individual variability and specialization in foraging and migration strategies of seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, *578*, 117–150.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & R Core Team. (2016). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models (Version 3.1-122). Retrieved from https://CRAN.R-project.org/package=nlme

Poli, C. L., Harrison, A.-L., Vallarino, A., Gerard, P. D., & Jodice, P. G. R. (2017). Dynamic oceanography determines fine scale foraging behavior of Masked Boobies in the Gulf of Mexico. *PLOS ONE*, *12*(6), e0178318. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0178318

Riotte-Lambert, L., Benhamou, S., & Chamaillé-Jammes, S. (2015). How memory-based movement leads to nonterritorial spatial segregation. *The American Naturalist*, *185*(4), E103-16. https://doi.org/10.1086/680009

Scales, K. L., Miller, P. I., Embling, C. B., Ingram, S. N., Pirotta, E., & Votier, S. C. (2014). Mesoscale fronts as foraging habitats: composite front mapping reveals oceanographic drivers of habitat use for a pelagic seabird. *Journal of The Royal Society Interface*, *11*(100). https://doi.org/10.1098/rsif.2014.0679

Sims, D. W., Southall, E. J., Humphries, N. E., Hays, G. C., Bradshaw, C. J., Pitchford, J. W., … Hindell, M. A. (2008). Scaling laws of marine predator search behaviour. *Nature*, *451*(7182), 1098–1102.

Sommerfeld, J., Kato, A., Ropert-Coudert, Y., Garthe, S., Wilcox, C., & Hindell, M. A. (2015). Flexible foraging behaviour in a marine predator, the Masked booby (Sula dactylatra), according to foraging locations and environmental conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *463*, 79–86.

Stoffel, M. A., Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2017). rptR: Repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, n/a-n/a. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12797

Switzer, P. V. (1993). Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology*, *7*(6), 533–555.

Tew Kai, E., Rossi, V., Sudre, J., Weimerskirch, H., Lopez, C., Hernandez-Garcia, E., … Garçon, V. (2009). Top marine predators track Lagrangian coherent structures. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(20), 8245–8250. https://doi.org/10.1073/pnas.0811034106

Thiebault, A., Mullers, R. H., Pistorius, P. A., & Tremblay, Y. (2014). Local enhancement in a seabird: reaction distances and foraging consequence of predator aggregations. *Behavioral Ecology*, *25*(6), 1302–1310.

Thiebault, A., Mullers, R., Pistorius, P., Meza-Torres, M. A., Dubroca, L., Green, D., & Tremblay, Y. (2014). From colony to first patch: Processes of prey searching and social information in Cape Gannets. *The Auk*, *131*(4), 595–609.

Thiebot, J.-B., & Weimerskirch, H. (2013). Contrasted associations between seabirds and marine mammals across four biomes of the southern Indian Ocean. *Journal of Ornithology*, *154*(2), 441–453.

Votier, S. C., Fayet, A. L., Bearhop, S., Bodey, T. W., Clark, B. L., Grecian, J., … Patrick, S. C. (2017). Effects of age and reproductive status on individual foraging site fidelity in a long-lived marine predator. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *284*(1859). https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1068

Wakefield, E. D., Bodey, T. W., Bearhop, S., Blackburn, J., Colhoun, K., Davies, R., … Hamer, K. C. (2013). Space Partitioning Without Territoriality in Gannets. *Science*, *341*(6141), 68–70. https://doi.org/10.1126/science.1236077

Wakefield, E. D., Cleasby, I. R., Bearhop, S., Bodey, T. W., Davies, R. D., Miller, P. I., … Hamer, K. C. (2015). Long-term individual foraging site fidelity—why some gannets don't change their spots. *Ecology*, *96*(11), 3058–3074. https://doi.org/10.1890/14-1300.1

Weimerskirch, H. (2007). Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Bio-Logging Science: Logging and Relaying Physical and Biological Data Using Animal-Attached Tags Proceedings of the 2005 International Symposium on Bio-Logging Science Second International Conference on Bio-Logging Science*, *54*(3–4), 211–223. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.11.013

Weimerskirch, H., Bertrand, S., Silva, J., Marques, J. C., & Goya, E. (2010). Use of Social Information in Seabirds: Compass Rafts Indicate the Heading of Food Patches. *PLoS ONE*, *5*(3), e9928. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009928

Weimerskirch, H., Bishop, C., Jeanniard-du-Dot, T., Prudor, A., & Sachs, G. (2016). Frigate birds track atmospheric conditions over months-long transoceanic flights. *Science*, *353*(6294), 74. https://doi.org/10.1126/science.aaf4374

Weimerskirch, H., Le Corre, M., & Bost, C. A. (2008). Foraging strategy of masked boobies from the largest colony in the world: relationship to environmental conditions and fisheries. *Marine Ecology Progress Series*, *362*, 291–302.

Weimerskirch, H., Le Corre, M., Jaquemet, S., & Marsac, F. (2005). Foraging strategy of a tropical seabird, the red-footed booby, in a dynamic marine environment. *Marine Ecology Progress Series*, *288*, 251–261.

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., Le Corre, M., Ropert-Coudert, Y., Kato, A., & Marsac, F. (2005). The three-dimensional flight of red-footed boobies: adaptations to foraging in a tropical environment? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *272*(1558), 53–61.

Westneat, D. F., Wright, J., & Dingemanse, N. J. (2015). The biology hidden inside residual within-individual phenotypic variation. *Biological Reviews*, *90*(3), 729–743.

Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, *3*(4), 385–397.

Zavalaga, C. B., Benvenuti, S., Dall'Antonia, L., & Emslie, S. D. (2008). Foraging areas of breeding blue-footed boobies Sula nebouxii in northern Peru, as determined by direction recorders. *Journal of Avian Biology*, *39*(4), 405–412.

Zavalaga, C. B., Dell'Omo, G., Becciu, P., & Yoda, K. (2011). Patterns of GPS Tracks Suggest Nocturnal Foraging by Incubating Peruvian Pelicans (Pelecanus thagus). *PLOS ONE*, *6*(5), e19966. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019966

Zavalaga, C. B., Halls, J. N., Mori, G. P., Taylor, S. A., & Dell'Omo, G. (2010). At-sea movement patterns and diving behavior of Peruvian boobies Sula variegata in northern Peru. *Marine Ecology Progress Series*, *404*, 259–274.

Annexe 4 : Manuscrit soumis Proc. Roy. Soc. B

Where shall I go: ontogeny of decision-making from a central place in two colonial birds

Julien Collet*, Aurelien Prudor, Alexandre Corbeau, Loriane Mendez, Henri Weimerskirch

All authors are affiliated to:

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR 7372 CNRS – Université de la Rochelle, Villiers-en-Bois, 79360 France

* Corresponding author : pro@colletj.fr

Abstract

How young seabirds make foraging decisions during their first flights around their birth place is poorly known, yet it is a critical stage of their life history. We examined the successive flight directions taken by simultaneously GPS-tracked juvenile tropical seabirds, in relation to wind conditions and compared them to adult strategies. Juveniles of both great frigatebirds and red-footed boobies showed some individual fidelity in successive trip directions, but at lower fidelity levels than adults (c.a. 30% vs 50% of trips within 30° of previous trip direction). In both species, juveniles leaving simultaneously the colony had significant probabilities to head in a similar direction from the colony, at similar levels as adults (c.a. 30% of simultaneous trip directions within 30° of each other). Adults of both species took foraging directions independently of wind, but juveniles did not. Juvenile red-footed boobies slightly avoided tail wind departures in their earlier flights, and behaved as adults after less than one month since first flight. Juvenile frigatebirds strongly preferred tail wind departures in their earlier flights, this preference progressively decreased, to reach adult levels after c.a. 3 months. Juveniles of both species returned to the colony with relatively straight path; but the straightness of their path was lower than adults. Overall, our results are poorly supportive of an exploration-canalization strategy in these juvenile tropical seabirds, in contrast to observations in social hymenopterans. Young fledglings may first have to learn how to deal with wind conditions before being able to head to any direction from the colony. Wind influence on fledgling flights may depend on bird's morphology, and appeared particularly strong in frigatebirds, a species with an extremely low wing loading and a particular flight mechanics.

Introduction

When becoming independent from parental care, juveniles face an environment they have no experience of, but from which they must obtain resources needed for survival [1,2]. Some of the foraging skills used by adults may require a long developmental phase, but some other behaviour expressed by adults may be in place as soon as the juvenile starts to explore its environment [2,3]. In many species, juveniles can remain bounded to their birth place for some time before they are able to move independently to disperse or migrate ("post-fledging phase" in birds [1]). This phase is challenging to document in wild animals [1,4], yet critical for their life history, since high mortality occurs at this stage [5,6]. When foraging from a central place, juveniles (and adults) have to find a balance between following similar decisions as neighbouring individuals; and/or remaining faithful to their own, past decisions [7–10]; while dealing with potentially strong environmental constraints [11–13] and efficiently orientating in unfamiliar areas to home back to their central place [14–16]. How naïve juveniles moving alone or in group weigh these alternative decisions (individual fidelity, similarity with the rest of the population, reactions to environmental constraints such as wind); and how these skills develop and compare with adult behaviour is still poorly known, especially for wild, wide-ranging animals such as seabirds that cannot be observed at sea [10,16–18].

Individual fidelity to a spatial area or to a particular environmental cue can allow the individual to take advantage of a "local expertise" [14,19]. Should the local conditions change however, such fidelity could reveal costly [8,9,20]. An appealing hypothesis is that individuals follow an exploration-canalization strategy during their lifetime [9,10,21]: naïve individuals start by exploring various sectors to probe their environment and only later start to specialize into a narrower area (hypothesis 1: initially low but increasing individual fidelity). Alternatively young individuals may have an innate behaviour that makes them consistently move toward a particular environmental stimulus or direction [11,12], a potentially advantageous strategy in environments stable across generations [8,20] (hypothesis 2: initially strong, and constant individual fidelity). At the other extreme, perhaps especially in environments that can rapidly change within an individual's lifespan

[8,20]; the exploration behaviour may persist throughout adulthood (hypothesis 3: constantly low fidelity).

In addition to fidelity decisions, individuals can vary in how similar their decisions are compared to neighbouring individuals at the same time [10,19,21]. Strong concurrent environmental constraints (e.g. strong winds), and/or social behaviour for instance could lead individuals simultaneously leaving a colony to share similar directions. In turn, similarity in decision-making could allow individuals and especially juveniles to bypass costs of individual trial-and-error [8] by learning from potentially more knowledgeable individuals (hypothesis 4: high similarity among individuals, potentially decreasing with time [18]). On the other hand, exploiting similar areas as the rest of the population is likely to increase the competition experienced by individuals [22], compared to an "anti-conformist" strategy (hypothesis 5: consistently low similarity).

Another constraint in central place foraging animals is that individuals returning to the central place need to find their way back to the colony [14,23]. Navigation through the use of landmarks is likely to require a learning phase as these landmarks should be colony-dependent [23]. However other navigation mechanisms could allow innate homing [24], such as the use of path integration (constantly updating the distance and direction from the colony while moving). While homing capacities and their ontogeny have been well studied in several wild colonial hymenopterans [14,16,24,25], the homing capacities of post-fledging birds before dispersal or migration are much less known.

Here we investigated the change over time in the movement decisions and homing behaviour of juvenile, post-fledging tropical seabirds in their early flights at sea around the colony. Using miniature GPS attached to the animals, we compared their movement behaviour with those of adults, to test the 5 hypotheses above. We studied great frigatebirds (*Fregata minor*) and red-footed boobies (*Sula sula*) nesting in Europa Island, Mozambique Channel. Both species feed on similar prey in oceanic tropical waters characterized by a low productivity [26], a relatively ephemeral and

dynamic resource distribution [27] and presumably a paucity of prominent landmarks away from the colony [21]. We nevertheless expect contrasting results between these two species as they differ in their social behaviour (red-footed boobies often leave the colony in small groups [18,28]), and also in their flight mechanics. Horizontal winds may act as an energetic help for flight in red-footed boobies relying on dynamic soaring at low altitude [29,30]. Horizontal winds may rather be a locomotion constraint for frigatebirds relying on ascending air to gain high altitudes before they can glide at virtually no energetic costs [31]. We therefore explicitly investigated how wind conditions affected foraging directions in adults and juveniles of each species.

Materials & Methods

GPS-logger deployement

In January and February 2014 and 2015, 12 adult frigatebirds and 18 adult red-footed boobies were fitted with GPS tags on Europa Island (22.37°S, 40.36°E), Mozambique Channel. In frigatebirds, solar-powered GPS (PS-RF, e-obs GmbH, Munich, Germany) weighed 30g, and recorded points every 2 or 5 minutes, for a total of 335 complete tracks. In red-footed boobies, battery powered GPS (I-GotU, Mobile Action Technology Inc, Taiwan) weighed 20g, and recorded points every 2 min for a total of 111 complete tracks. Overall, the mass of attached devices weighed less than 2% of adult body mass [18,31]. Birds were captured with a noosed pole; twice for red-footed boobies (tag deployement and recovery), and only once for frigatebirds for which recorded GPS data could be remotely downloaded once deployed.

Randomly selected juveniles among similarly-aged fledglings starting their first flights at sea were fitted with the same devices as their parents (and also represented less than 2% of body mass), and recorded locations every 1min. In total, 34 juvenile red-footed boobies were equipped in 2014, and 10 juvenile frigatebirds were equipped in 2015. While reported differences in juveniles between species might partly reflect year differences, we averaged adult behaviour of each species over the

two years since there were no year effects in models investigating fidelity, similarity and wind use in adults of both species.

Definitions of trips at sea, fidelity & similarity

We considered only the foraging trips at sea (>3km), not the short movements over land made by juveniles. For each foraging trip, we identified the most distant point from the colony ("maximum range"), and its great circle direction from the colony (relative to North, R package geosphere [32]), which was taken for subsequent analyses of direction decisions. This simplification of track complexity integrates departure and at-sea movement decisions, and although it inevitably misses some details of movements, we considered it as a critical parameter since most tracks are of commuting type (directed movement toward a foraging zone and a straight return to the colony) and rarely explore a wide range of directions around the colony by using for example looping movements (see results). We discarded incomplete tracks where the direction could not reliably be estimated (last recorded point more than half the maximum range distance from the colony); and tracks during a cyclone with abnormal ranges [18].

From the directions at maximum range we could calculate angles between successive trips of a same individual ("fidelity"; number of pairs in juv. frigatebirds: 896; in juv. boobies: 239; in ad. frigatebirds: 318; in ad. boobies: 88), or between "simultaneous" trips of different individuals leaving at the same time the colony ("similarity" "; number of pairs in juv. frigatebirds: 2183; in juv. boobies: 1576; in ad. frigatebirds: 280; in ad. boobies: 88). We defined "simultaneous" as trips departing within 3h of each other. While this may be long, the low number of simultaneously tracked adults impeded meaningful comparisons with juveniles at finer temporal scales; however similarity estimates for juveniles were qualitatively similar if taking a "simultaneous threshold" of 30min instead of 3h, and followed similar progression through time.

Wind

We downloaded 6-hourly wind data available at resolution of 0.25° from the NOAA web repository (https://www.ncdc.noaa.gov/data-access/marineocean-data/blended-global/blended-sea-winds), estimating horizontal wind strength and direction at 10m above the sea surface, from blending multiple-satellite imagery. We averaged for each 6-hour period the direction and strength of wind within a 1° square centered on the colony, and associated these values to all foraging trips departing during this period. Our measures are thus of general wind conditions around the colony at foraging departure.

We then calculated for each trip the angle between the average wind direction and the trip direction at maximum range (thus relative to the overall direction from colony to point of maximum range), with 180° indicating front winds and 0° indicating tail winds. Note that in models for homing analyses, wind conditions at the end date of foraging trips were used (rather than start date), and relative wind directions were for the direction from maximum range to the colony (i.e. 180° of "foraging trip directions").

Homing measures

To evaluate homing efficiency, we used two classical measures: trip straightness and average speed. We considered that the more straight and quick the homing journey, the more efficient the homing. To enable meaningful comparisons between adults and juveniles, with different and variable foraging ranges ([18], Fig.1); we considered measures calculated on the last 30km of trips (i.e. from the last point >30km from the colony, to the colony). This discarded trips with maximum range <30km (i.e. many of the earliest trips of juveniles); however repeating this analysis on the last 10, 20 or 50km did not qualitatively change the results (there was not enough far-ranging juvenile tracks to investigate effects beyond 50km, or even beyond 30km for red-footed boobies).

Average speed is simply the average of speeds calculated between each GPS locations during the last 30km. Straightness is the ratio of the beeline distance between the start and end point and

the sum of distances between each recorded location in between ("actual" distance travelled). It thus ranges between 1 (perfect beeline) and 0 (sinuous track). This measure is highly sensitive to the frequency of GPS recordings; so we standardized it by down-sampling all tracks to a 5 minute frequency. Down-sampled tracks with less than 10 intermediate locations for the last 30km were discarded from homing analyses (number of analyzed homing phases in juv. frigatebirds: 178; in juv. boobies: 25; in ad. frigatebirds: 110; in ad. boobies: 54).

Statistical models

Data and codes for statistical analyses are available as supplementary material. In analyses of direction decisions, relative to individual fidelity, population similarity or wind use we assessed to what extent the corresponding angle distributions (bounded between 0 and 180°) were biased towards 0° (fidelity, similarity, tail wind use) or towards 180° (front wind use). To test whether there were more biased than expected from a uniform distribution (directions independent of each other), we used simple χ^2 tests. To assess whether biases were stronger between age classes (adults vs juveniles), or changed through time in juveniles, we used binomial Generalized Linear Mixed Models (R package lme4 [33]) taking bird identity as random effects, and modelling the probability of having angles <30°. Using a threshold of 10° or 50° did not qualitatively change our conclusions.

Specifically, for each species and each measure (fidelity, similarity, tail and front wind), we developed one model comparing adult values with juvenile values; and one model investigating changes through time in juveniles only. For the latter, we used the Julian date with the first tracking day as the origin.

Average speed and straightness were likewise analyzed in two steps, first comparing adults and juveniles within each species; then investigating time progression in juveniles. We used Gaussian linear mixed models (R package nlme [34]) for both variables, and although the upper bound of straightness distributions slightly affected the variance of residuals, we do not believe it can significantly affect our conclusions.

For each of these models, we incorporated wind direction and wind strength as covariates, as well as the maximum range from colony, but results are not reported as beyond the scope of this paper. As it remains a possibility that tracked juveniles were of slightly different age, and although this would be partly controlled for by the individual random intercept, we ran models with the Julian date replaced by the trip number (in individual-based chronological order), which did not affect the conclusions. Data and codes to perform these analyses are available at https://datadryad.org/review?doi=doi:10.5061/dryad.15371j0.

Results

Adults and juveniles of both species ranged in every direction from the colony, but juveniles made much shorter trips than adults (Fig.1 & S1-S2 for juvenile trips, see also [18] for red-footed boobies). Overall, the direction at maximum range was representative of the foraging trip directionthe trip direction at maximum range correlated with the direction of the first 10km of trips (circular Pearson's product coefficient of correlation, in adult frigatebirds: 0.80, adult boobies: 0.85, juvenile frigatebirds: 0.85, juvenile boobies: 0.85; p-values <0.001 for each age-species class). Moreover, the majority of locations within a trip had a direction from colony similar to that at maximum range (% of locations within 30° of direction at maximum range, in adult frigatebirds: 80.2 ± 18.8%, juvenile frigatebirds: 70.0 ± 22.8%, adult boobies: 88.8 ± 16.6%, juvenile boobies: 80.3 ± 20.8%).

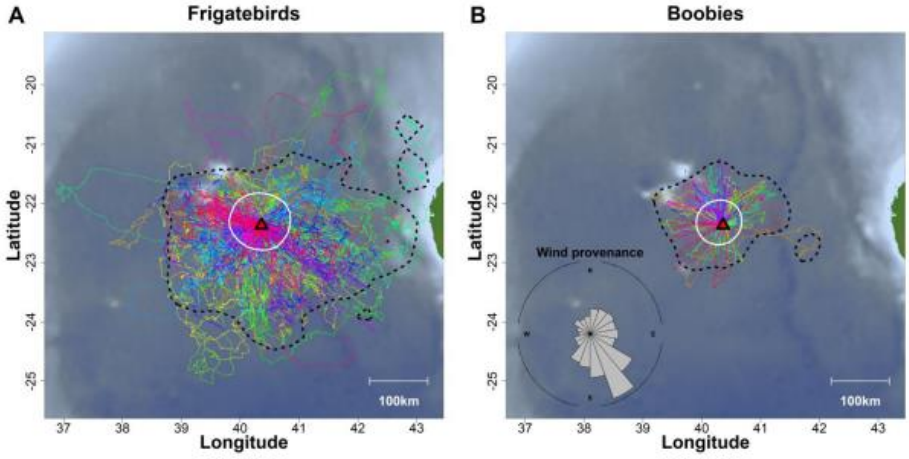


Figure 1: Adult foraging trips (colored lines) and at-sea distribution (90% kernel contours) of adults (dashed black line) and juveniles (solid white line) in frigatebirds (A) and boobies (B) from Europa Island (red triangle) within the Mozambique Channel (Madagascar coast to the East). Inset in B indicates the wind provenance direction during the study period (Jan.-May of 2014-2015). Blue shades on map indicate bathymetry (R package marmap [35]).

The wind was predominantly blowing towards north-west during the study period (Fig.1B, inset). Overall, wind direction had weak effects on adult departure direction in both species (Fig.2A&3A), with only a slight avoidance of tail wind directions in adult frigatebirds (10.9% of trip directions within 30° of wind direction, χ^2=4.198, df=1, p=0.04; tests for tail wind direction in boobies or front wind directions in both species: p>0.21). In both species, adults often returned in a similar direction (<30°) as the direction taken during their previous trip (Fidelity: frigatebirds: 49.7% of cases; boobies: 45.5%; no inter-specific difference: z=-0.702, p=0.48; Fig.2B&3B). Adults "simultaneously" leaving the colony (<3h) had a probability of taking similar directions (<30°) higher than chance in frigatebirds but not red-footed boobies (Similarity: frigatebirds: 28.3%, χ^2=6.090, df=1, p=0.01; boobies: 23.1%, χ^2=0.329, df=1, p=0.57; no inter-specific difference: χ^2=0.323, df=1, p=0.57; Fig.2C&3C).

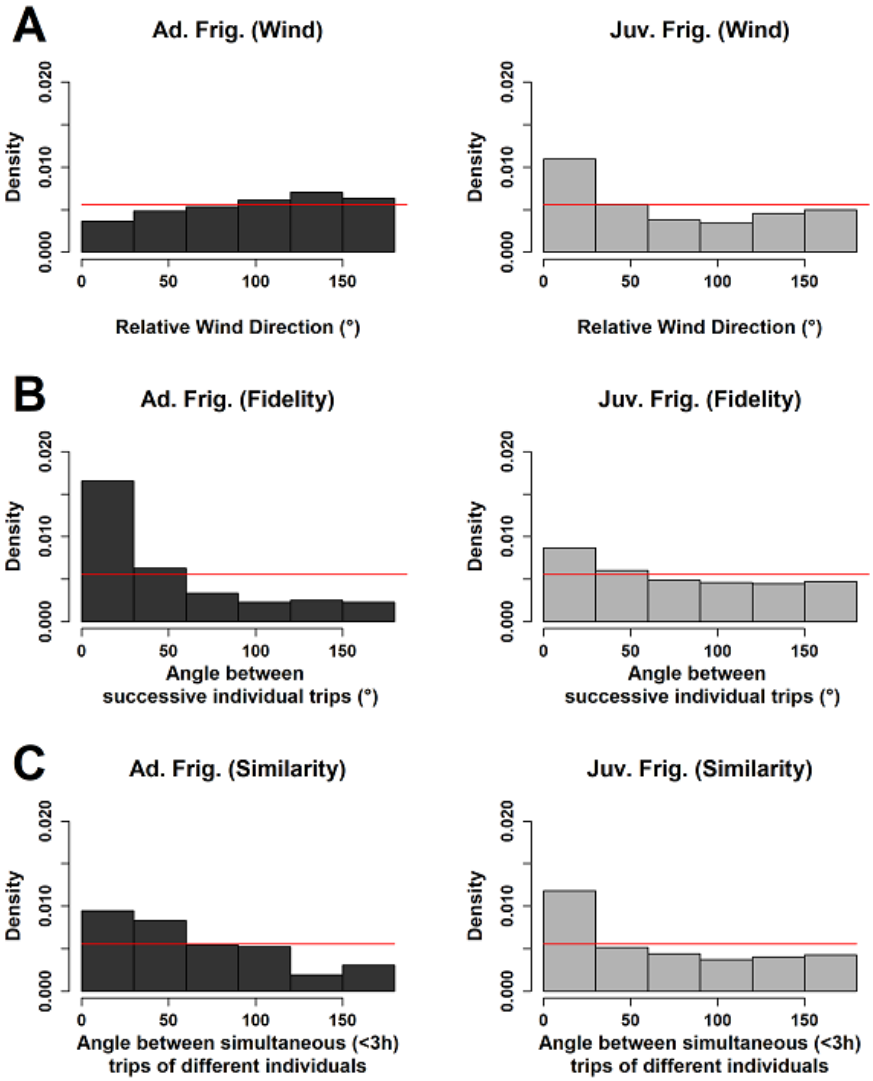


Figure 2: Influence on frigatebirds' trip directions of wind direction (A: angle between wind direction and trip direction, i.e. 180° for front winds); individual fidelity (B: angle between two successive trips by the same individual, i.e. 0° for identical directions) and population similarity (C: angle between trips of individuals leaving within 3h of each other) in adults (left, dark grey) and juveniles (right, lighter grey).

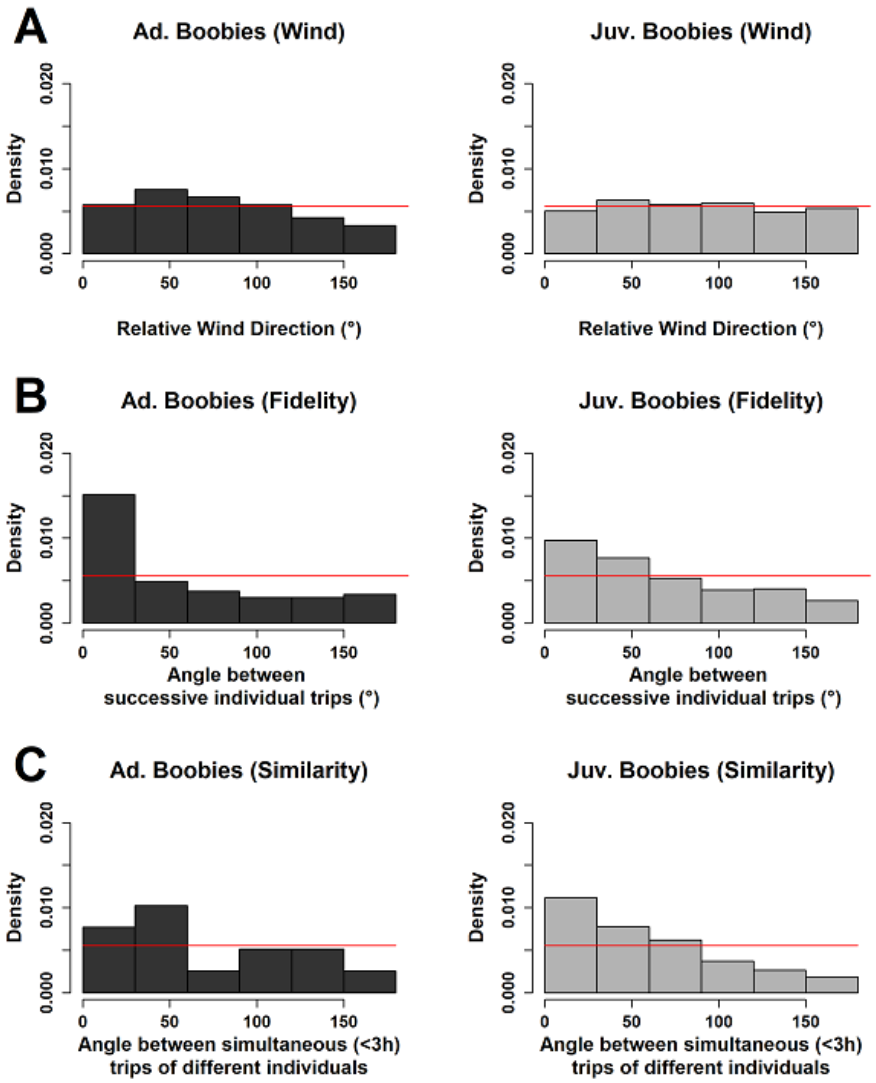


Figure 3: Influence on red-footed boobies' trip directions of wind direction (A: angle between wind direction and trip direction, i.e. 180° for front winds); individual fidelity (B: angle between two successive trips by the same individual, i.e. 0° for identical directions) and population similarity (C: angle between trips of individuals leaving within 3h of each other) in adults (left, dark grey) and juveniles (right, light grey).

During earlier flights juvenile frigatebirds (Fig.2A) frequently departed with tail wind directions (32.8% over the whole tracking period), in contrast with adult behaviour (1.50 ± 0.33, z=4.580, p<0.001). This influence of wind declined with time (-0.020 ± 0.003, z=-5.893, p<0.001) towards similar proportions as adults (Fig.4A). The probability for juvenile frigatebirds to leave with head winds was similar to adults (15.0%; z=-0.728, p=0.47, Fig.2A) with no significant increase in time (z=1.719, p=0.09). Juvenile frigatebirds returned in a similar directions as their previous trip (Fidelity) in 26.0% of cases, which is more than expected by chance (χ^2=22.72, df=1, p<0.001) but lower than adult behaviour (-1.13 ± 0.14, z=-7.914, p<0.001, Fig.2B). Fidelity probability in juveniles did not change with time (z=-0.093, p=0.93). Finally, the probability to share similar directions with simultaneously leaving individuals (Similarity) was similar in juveniles as in adults (35.4%; χ^2=1.594, df=1, p=0.21, Fig.2C); and slightly but significantly decreased in time (-0.0080 ± 0.0022, z=-3.646, p<0.001).

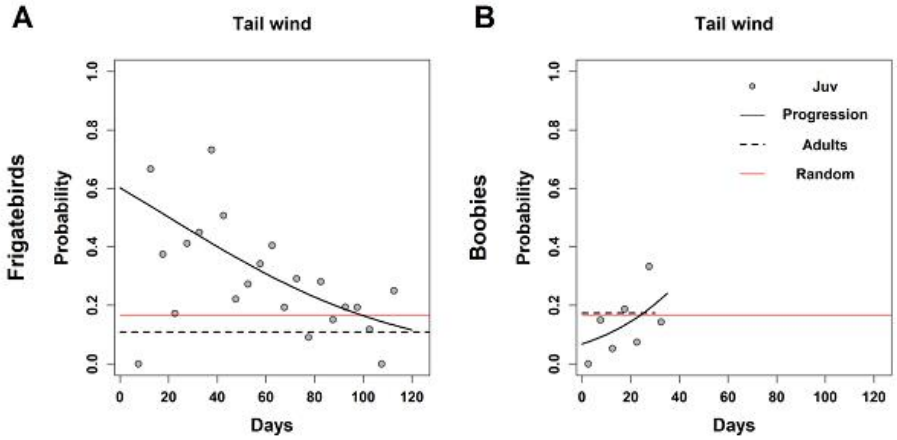


Figure 4: Juveniles' probability through time to leave the colony with tail winds (relative wind-trip direction <30°), in frigatebirds (A), and in red-footed boobies (B). Average values for adults of each species are shown by the dashed lines, random expectation (uniform distribution) is shown by the red solid line. Displayed probabilities (dots) are the proportions of respective angles <30° calculated by 5-day bins, but a continuous date variable was used for analyses.

In juvenile red-footed boobies, the probability to leave with tail winds increased with time (0.042±0.019, z=2.203, p=0.03, Fig.4B) but was overall similar to adults (15.0%, z=0.381, p=0.70, Fig.3A). The use of front winds was similar in juvenile boobies as in adults (16.1%, z=-0.359, p=0.72, Fig.3A), with no change through time (2014: z=-0.311, p=0.76). Juvenile boobies returned to a similar direction as their previous trip (Fidelity) in 29.3% of cases, which is higher than expected by chance (χ^2=10.06, df=1, p<0.001) but lower than adults' fidelity (-0.75 ± 0.32, z=-2.368, p=0.02, Fig.3B). The probability of fidelity did not change through time in juvenile boobies (z=0.108, p=0.91). The probability for juvenile boobies to share similar directions with simultaneously leaving individuals was similar to adults (Similarity: 31.5%, χ^2=0.639, df=1, p=0.42, Fig.3C), with no progression through time (z=0.806, p=0.42).

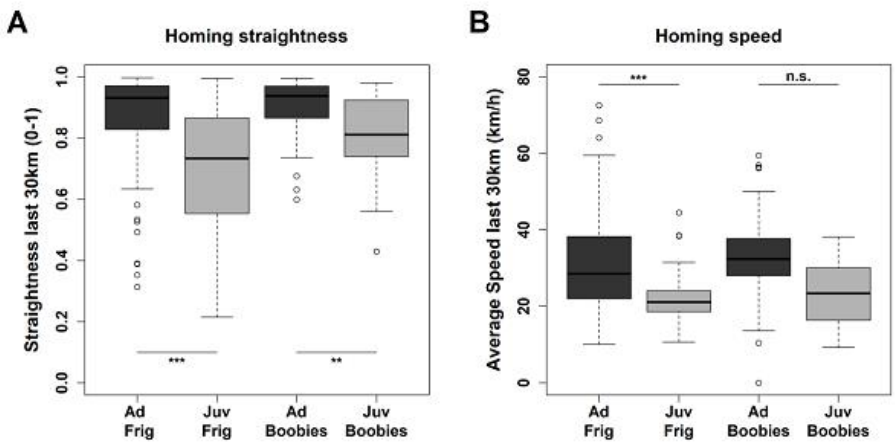


Figure 5: Homing capacities (A. straightness; B. average speed) of adults (darker grey) and juveniles (lighter grey) in both species; calculated for the portion of foraging trips from the last location >30km from the colony, to the colony.

Overall, juveniles of both species homed with less straight path than adults (frigatebirds: -0.17 ± 0.04, t=-4.814, df=16, p<0.001; boobies: -0.097 ± 0.029, t=-3.400, df=25, p<0.01; Fig.5A) and frigatebirds homed with lower average speeds than adults (frigatebirds: -6.9 ± 1.2 km/h, t=-5.987, df=18, p<0.001; boobies: t=-1.268, df=31, p=0.21; Fig.5B). We did not observe progression through

time of homing straightness (frigatebirds: t=-0.774, df=155, p=0.44; boobies: t=-0.231, df=8, p=0.82) or homing speed in juveniles (frigatebirds: t=1.780, df=159, p=0.08; boobies: t=0.111, df=8, p=0.91).

Discussion

We examined the foraging directions taken by newly fledged juveniles from the colony, and their homing efficiency; how it changed with time, and how it compared with adult behaviour. We found that juveniles of both species were initially influenced by wind conditions, although in opposite manner (frigatebirds preferred tail winds, boobies avoided them); and progressively became unaffected by wind as adults. Juveniles of both species were not more likely than adults to share similar directions with other individuals leaving the colony simultaneously. Juveniles of both species displayed some individual fidelity in foraging direction, but at lower levels than adults. Overall juveniles homed with relatively straight path, but with lower efficiency than adults, and there was no evidence of an improvement in homing efficiency through time in the first post-fledging months.

The main behavioural difference we found between the two species was in juvenile wind use at the scale of overall trip direction. Frigatebirds have an extremely low wing loading for their size and use a very specific flight strategy relying on ascending air and gliding [36]. They are potentially particularly sensitive to strong horizontal winds [13,37], and naïve juveniles may require an initial learning or developmental phase to avoid being passively drifted by horizontal winds. In contrast, the morphology of red-footed boobies, similar to that of albatrosses, seems more adapted for using horizontal wind to extract energy for flight – dynamic soaring type [29,30]. In wandering albatrosses, juveniles took several months to use wind as adults [38,39], and in particular tended to avoid tail winds in their first month at sea compared to older birds [38]. At finer-scale recent studies also showed how wind affected juvenile flight stability and energetics in the closely-related brown booby [13], or lower efficiency in thermal soaring in juvenile vultures compared to adults [40]. Examination of wind use by juvenile birds in general is recent and available data is still limited (e.g. see review in [41]). While we know that in many migrating passerines and raptors, first-year individuals are able to

head in a goal-oriented manner despite various wind directions [41], what happens in the period between fledging and migration is poorly documented, and here we suggest that this is likely to depend on flight type and wing morphology.

We could have expected young birds with poor individual experience to strongly rely on social behaviour and/or immediate environmental constraints, and thus to display high similarity between simultaneously leaving individuals, at least initially. Rather, our results indicate that at any given time; individuals of both species had to decide between several alternative directions, and indeed differed in their decisions, as early as their first juvenile flights. The proximate reasons for these patterns can only be speculative, in particular it was previously shown [18] that juvenile red-footed boobies often left the colony in small groups, returned in smaller groups or alone, and closely and dynamically associated at sea during foraging, so social learning is still likely to have occured. However our results imply first that there is initially an important inter-individual variation in decision-making within these populations for natural selection to act upon, second that individuals can diverge in their individual experience very early, which can have important ecological and evolutionary consequences [8,19,20]. On the other hand, the relatively low individual fidelity for a foraging direction suggests juveniles are not specialized yet (see also [10]), which is perhaps not surprising given the apparent low adult specialization in tropical boobies and frigatebirds [27,42–44]. Overall this early juvenile variability in space use and travel direction around the colony is in contrast with later dispersal behaviour, which is often much more deterministic and oriented at the population level in many seabird species [31,39,45].

This early juvenile variability may be favored by the regular feeding by parents of their young fledgling who are not yet dependent on their own foraging efficiency [28,46,47]. Spatial foraging fidelity is often lower in seabirds when foraging constraints are lower [10,44]. Our results also contrast with studies on the ontogeny of foraging flights in colonial wasps and bees of different species: after a few “exploration flights” assumed to mostly serve for learning homing cues and nest

recognition [14,23], foraging workers generally soon canalize into a few foraging spots [15,16,25] to which they repeatedly return. These strategies may be efficient for species with short lifespans where the fitness of the colony relies on the efficiency of foragers [48] (e.g. bumblebees in [25] foraged out of the colony for 6-15 days before dying). In our long-lived species more complex behaviour may be at play: the foraging range and daily movement rates seems to increase more progressively (as seems to be often the case in fledgling birds, e.g. [4,18,38,49]); early flights are already directional compared to the hymenopteran early "orientation flights" turning around the hive presumably to learn to recognize it from different view-angles [15,25,50]; and finally, homing efficiency is much slower to reach experienced adult levels. Here it is unclear whether the lower homing efficiency of juveniles reflects different navigation mechanisms, different flight skills [51], or even different behavioural motivations [18,49,52]; however the absence of progression in homing efficiency suggests juveniles do not rely on learning landmarks at sea around the colony [14].

Finally, we found in both species that juveniles displayed some fidelity in successive trip direction as soon as their first trips. In the exploration-canalization hypothesis, young individuals start by widely exploring their environment (initially low fidelity), to later make better informed specialization decisions (higher fidelity). The early-observed fidelity tendency, although low, would slow down the spatial exploration by individuals, and therefore seems at odd with the exploration-canalization hypothesis in its simplest formulation.. This early individual fidelity tendency in juveniles could allow them to quickly experience the dynamic properties of their environment, by comparing how conditions change through time in a particular area, across successive trips at sea. Yet it is unclear whether such an early experience would benefit survival through the subsequent immature phase, since seabirds often disperse away from their natal areas for some years [31,45], and such knowledge of local dynamics may not be transferable. Moreover, colonies often comprise non-breeding adult-plumaged birds spending time around the colony, potentially including pre-breeding immatures [28,53], and individuals would thus have later opportunities to learn local environmental

variability before reproduction [10]. More data on this fidelity tendency in different species and stages is required to better understand its determinants [10].

In conclusion, we observed that in both species, young juveniles expressed both some individual fidelity to a direction and some levels of similarity in direction between simultaneously leaving individuals, at levels different from adults. These patterns are different from what would be expected under a naïve early-(social)-exploration-later canalization hypothesis, as has been proposed in a temperate seabird species, or in social hymenopterans. In addition, our results suggest that fledglings may be strongly constrained by wind conditions for their first flights, and that these effects may depend on species and perhaps wing morphology.

Funding

This work was part of the EARLYLIFE program funded by a European Research Council Advanced Grant under the European Community's Seven Framework Program FP7/2007-2013 (Grant agreement ERC-2012-ADG_20120314 to Henri Weimerskirch); and was also part of the "Iles Eparses" French program of the CNRS funded by CNRS (Institut Ecologie et Environnement, et Institut National des Sciences de l'Univers), Institut de Recherche pour le Developpement, l'Agence des Aires Marines Protégées. J. Collet was funded by a PhD grant by the Ministere de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche.

Authors' contributions

J.C., L.M. and H.W. designed the study, A.P. carried out fieldwork and formatted data, J.C., L.M. and A.C. formatted and analyzed the data, J.C. and H.W. wrote the paper and all authors critically revised the manuscript.

Ethics statement

All field procedures had been approved by the préfet des Terres Australes et Antarctiques Françaises.

Acknowledgments

Logistical support In Europa Island was kindly provided by the administration of the Terres Australes et Antarctiques Françaises and the Forces Armées de la Zone Sud de l'Océan Indien. We thank J.B. Pons, S. Jacquemet, M. LeCorre, M. Bastien and R. Weimerskirch for assistance in the field.

References

1. Cox WA, Thompson FR, Cox AS, Faaborg J. 2014 Post-fledging survival in passerine birds and the value of post-fledging studies to conservation. *J. Wildl. Manag.* **78**, 183–193.

2. Wunderle JM. 1991 Age-specific foraging proficiency in birds. *Curr. Ornithol.* **8**, 273–324.

3. McFarland D. 1999 Development of behaviour. In *Animal behaviour: psychobiology, ethology and evolution, 3rd edition*, pp. 25–36. Harlow, UK: Pearson Education.

4. Baker RR. 1993 The function of post-fledging exploration: a pilot study of three species of passerines ringed in Britain. *Ornis Scand.* , 71–79.

5. Daunt F, Afanasyev V, Adam A, Croxall JP, Wanless S. 2007 From cradle to early grave: juvenile mortality in European shags Phalacrocorax aristotelis results from inadequate development of foraging proficiency. *Biol. Lett.* **3**, 371–374.

6. Gaillard J-M, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG. 1998 Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends Ecol. Evol.* **13**, 58–63.

7. Dunlap AS, Nielsen ME, Dornhaus A, Papaj DR. 2016 Foraging bumble bees weigh the reliability of personal and social information. *Curr. Biol.* **26**, 1195–1199.

8. Dukas R. 1998 *Cognitive ecology: the evolutionary ecology of information processing and decision making*. Chicago, USA: University of Chicago Press.

9. Sherratt TN, Morand-Ferron J. 2018 The adaptive significance of age-dependent changes in the tendency of individuals to explore. *Anim. Behav.* **138**, 59–67.

10. Votier SC *et al.* 2017 Effects of age and reproductive status on individual foraging site fidelity in a long-lived marine predator. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **284**.

11. Oppel S, Dobrev V, Arkumarev V, Saravia V, Bounas A, Kret E, Velevski M, Stoychev S, Nikolov SC. 2015 High juvenile mortality during migration in a declining population of a long-distance migratory raptor. *Ibis* **157**, 545–557.

12. Sherley RB, Ludynia K, Dyer BM, Lamont T, Makhado AB, Roux J-P, Scales KL, Underhill LG, Votier SC. 2017 Metapopulation Tracking Juvenile Penguins Reveals an Ecosystem-wide Ecological Trap. *Curr. Biol.* **27**, 563–568.

13. Yamamoto T, Kohno H, Mizutani A, Sato H, Yamagishi H, Fujii Y, Murakoshi M, Yoda K. 2017 Effect of Wind on the Flight of Brown Booby Fledglings. *Ornithol. Sci.* **16**, 17–22.

14. Mandal S, Brahma A, Gadagkar R. 2017 Homing in a tropical social wasp: role of spatial familiarity, motivation and age. *J. Comp. Physiol. A* **203**, 915–927.

15. Mandal S, Brahma A, Gadagkar R. 2018 Ontogeny of familiarity with foraging landscape and foraging abilities in the tropical social wasp Ropalidia marginata. *bioRxiv* , 272831.

16. Capaldi EA *et al.* 2000 Ontogeny of orientation flight in the honeybee revealed by harmonic radar. *Nature* **403**, 537.

17. Hazen EL, Maxwell SM, Bailey H, Bograd SJ, Hamann M, Gaspar P, Godley BJ, Shillinger GL. 2012 Ontogeny in marine tagging and tracking science: technologies and data gaps. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **457**, 221–240.

18. Mendez L, Prudor A, Weimerskirch H. 2017 Ontogeny of foraging behaviour in juvenile red-footed boobies (Sula sula). *Sci. Rep.* **7**, 13886.

19. Patrick SC, Weimerskirch H. 2014 Consistency pays: sex differences and fitness consequences of behavioural specialization in a wide-ranging seabird. *Biol. Lett.* **10**.

20. Mery F. 2013 Natural variation in learning and memory. *Curr. Opin. Neurobiol*. **23**, 52–56.

21. Guilford T, Freeman R, Boyle D, Dean B, Kirk H, Phillips R, Perrins C. 2011 A dispersive migration in the Atlantic puffin and its implications for migratory navigation. *PLoS One* **6**, e21336.

22. Riotte-Lambert L, Benhamou S, Bonenfant C, Chamaillé-Jammes S. 2017 Spatial memory shapes density dependence in population dynamics. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **284**.

23. Degen J *et al*. 2016 Honeybees learn landscape features during exploratory orientation flights. *Curr. Biol.* **26**, 2800–2804.

24. Cheng K, Schultheiss P, Schwarz S, Wystrach A, Wehner R. 2014 Beginnings of a synthetic approach to desert ant navigation. *Behav. Processes* **102**, 51–61.

25. Woodgate JL, Makinson JC, Lim KS, Reynolds AM, Chittka L. 2016 Life-long radar tracking of bumblebees. *PloS One* **11**, e0160333.

26. 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.

27. Weimerskirch H. 2007 Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr*. **54**, 211–223.

28. Nelson B. 2005 *Pelicans, cormorants, and their relatives*. Oxford, UK: Oxford University Press.

29. Ballance LT. 1995 Flight energetics of free-ranging red-footed boobies (Sula sula). *Physiol. Zool.* **68**, 887–914.

30. Weimerskirch H, Le Corre M, Ropert-Coudert Y, Kato A, Marsac F. 2005 The three-dimensional flight of red-footed boobies: adaptations to foraging in a tropical environment? *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **272**, 53–61.

31. Weimerskirch H, Bishop C, Jeanniard-du-Dot T, Prudor A, Sachs G. 2016 Frigate birds track atmospheric conditions over months-long transoceanic flights. *Science* **353**, 74.

32. Hijmans RJ, Williams E, Vennes C. 2015 *geosphere: Spherical Trigonometry. R package version 1.4-3*.

33. Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. 2015 Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J. Stat. Softw.* **67**, 1–48.

34. Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team. 2016 *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. See https://CRAN.R-project.org/package=nlme.

35. Pante E, Simon-Bouhet B. 2013 marmap: a package for importing, plotting and analyzing bathymetric and topographic data in R. *PLoS One* **8**, e73051.

36. Spear LB, Ainley DG. 1997 Flight behaviour of seabirds in relation to wind direction and wing morphology. *Ibis* **139**, 221–233.

37. Shepard ELC, Lambertucci SA. 2013 From daily movements to population distributions: weather affects competitive ability in a guild of soaring birds. *J. R. Soc. Interface* **10**, 20130612.

38. Riotte-Lambert L, Weimerskirch H. 2013 Do naive juvenile seabirds forage differently from adults? *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **280**.

39. Weimerskirch H, Åkesson S, Pinaud D. 2006 Postnatal dispersal of wandering albatrosses Diomedea exulans: implications for the conservation of the species. *J. Avian Biol.* **37**, 23–28.

40. Harel R, Horvitz N, Nathan R. 2016 Adult vultures outperform juveniles in challenging thermal soaring conditions. *Sci. Rep.* **6**, 27865.

41. Liechti F. 2006 Birds: blowin'by the wind? *J. Ornithol.* **147**, 202–211.

42. Ceia FR, Ramos JA. 2015 Individual specialization in the foraging and feeding strategies of seabirds: a review. *Mar. Biol.* **162**, 1923–1938.

43. Oppel S *et al.* 2017 Seasonal shifts in foraging distribution due to individual flexibility in a tropical pelagic forager, the Ascension frigatebird. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **585**, 199–212.

44. Oppel S *et al.* 2015 Foraging distribution of a tropical seabird supports Ashmole's hypothesis of population regulation. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **69**, 915.

45. De Grissac S, Börger L, Guitteaud A, Weimerskirch H. 2016 Contrasting movement strategies among juvenile albatrosses and petrels. *Sci. Rep.* **6**, 26103.

46. Guo H, Cao L, Peng L, Zhao G, Tang S. 2010 Parental Care, Development of Foraging Skills, and Transition to Independence in the Red-Footed Booby. *The Condor* **112**, 38–47.

47. Nelson JB. 1967 Etho–Ecological Adaptations in the Great Frigate-bird. *Nature* **214**, 318.

48. Raine NE, Chittka L. 2008 The correlation of learning speed and natural foraging success in bumble-bees. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **275**, 803.

49. Kohno H, Yoda K. 2011 The development of activity ranges in juvenile Brown Boobies Sula leucogaster. *Ibis* **153**, 611–615.

50. Degen J *et al*. 2015 Exploratory behaviour of honeybees during orientation flights. *Anim. Behav.* **102**, 45–57.

51. Yoda K, Kohno H, Naito Y. 2004 Development of flight performance in the brown booby. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **271**, S240–S242.

52. De Grissac S, Bartumeus F, Cox SL, Weimerskirch H. 2017 Early-life foraging: Behavioral responses of newly fledged albatrosses to environmental conditions. *Ecol. Evol.* **7**, 6766–6778.

53. Hamer KC, Schreiber EA, Burger J. 2001 Breeding biology, life histories, and life history–environment interactions in seabirds. In *Biology of marine birds*, pp. 230–275. CRC Press.

Annexe 5 : Manuscrit en préparation

Individual Foraging Site Fidelity does not emerge from memory use over short temporal scale in Northern gannets

Julien Collet[1,2], Ewan D Wakefield[3], Ian R Cleasby[4], Tom W Bodey, Stephen Votier, Stuart Bearhop, Henri Weimerskirch[1] & Keith C. Hamer

[1]Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, 79360 Villiers-en-Bois, France,

[2]Ecole Normale Supérieure de Lyon, 69007 Lyon, France,

Abstract

Many central place foragers display individual foraging site fidelity IFSF, a specific form of home ranging whereby each individual mainly exploit a restricted spatial sector compared to the colony as a whole. Different behavioural mechanisms could be at play for the emergence of such patterns in the absence of territorial behaviour. IFSF could emerge from different individuals responding differently to the same environmental cues (individual cue-specialization), or individuals could be have the same response to the environment but rely on their individual memory. Being explicit about spatial attributes being memorized and over which time scales, it is possible to develop and test predictions on path properties supporting the memory hypothesis. Here we use data collected on successive trips made by 31 individual Northern gannets within the same breeding season to determine if the observed IFSF could result from individuals remembering and returning to areas where they encountered prey on their last foraging trip, as identified from Area-Restricted-Search (ARS) behaviour. Overall only 2 out of 5 predictions received support but with low quantitative levels. ARS areas of previous trips were approached more than expected by chance, but only in less than 30% of cases. We found no evidence for individuals specifically orienting towards past ARS areas, or anticipating their distance from the nest. Outbound straightness was similar between birds returning to past ARS areas and those switching foraging sector. The few potential instances of trip-to-trip memory use may have been mainly restricted to foraging areas near the coastline. We conclude that the important IFSF observed in Northern gannets is not due to the use of trip-to-trip memory of fine scale foraging areas. Our results provide conflicting support to either longer term memory use or the individual cue specialization hypothesis. We also developed analytical tools, including a procedure to identify changes of direction within wide ranging tracks, which will help movement ecologists tackle navigational and cognitive questions in wild animals.

Introduction

Individuals need to find feeding resources for body maintenance and/or reproductive functions and offspring development (Stephens & Krebs, 1986). One widely adopted strategy in the animal kingdom to find resources is to move and search for them in the environment (O'Brien, Browman, & Evans, 1990). Very often however, single mobile individuals exploit only a restricted part of the habitat available and suitable to their population, a pattern termed home ranging (Börger, Dalziel, & Fryxell, 2008; Burt, 1943; Powell & Mitchell, 2012). A special case is widely described in colonial central place foragers: Individual Foraging Site Fidelity (IFSF; Patrick et al., 2014; E. D. Wakefield et al., 2015). Here, each foraging individual departs along successive foraging trips within a consistent range of direction, narrower than the range of all directions followed by the whole colony. This spatial partitioning results in resource partitioning and/or apparent habitat specialization (Patrick et al., 2014; E. D. Wakefield et al., 2015), and thus affects the competition between individuals (Brown & Orians, 1970; Riotte-Lambert, 2016, Chapter 3; Riotte-Lambert, Benhamou, & Chamaillé-Jammes, 2015). The familiarity of an individual with an area could increase its efficiency within it (Forrester, Casady, & Wittmer, 2015; Irons, 1998; Piper, 2011; Riotte-Lambert et al., 2015; Stamps, 1995), hence providing a plausible evolutionary mechanism by which such specialization may be maintained. Different strategies (e.g. "win-stay-loose-shift", or "always stay") could be followed by individuals or species, affecting the spatial and temporal scales over which such fidelity occurs (Davoren, Montevecchi, & Anderson, 2003; Switzer, 1993; E. D. Wakefield et al., 2015). However the proximal behavioural mechanisms (i.e. individual decision-making rules on where and when to go) leading to these patterns could be diverse and complex (Börger et al., 2008), and differently redistribute resources among individuals of a population. Understanding these mechanisms is thus fundamental to appreciate how populations exploit their environment and make predictions on how they may react to global changes (Gaillard et al., 2010; Gilroy & Sutherland, 2007; Morales et al., 2010; Riotte-Lambert, 2016; Van Moorter, Rolandsen, Basille, & Gaillard, 2016).

IFSF could arise from ecologically identical individuals possessing different personal information, without the need for direct interference between them. Simple models of foragers remembering recently visited patch are sufficient for the emergence of home ranges that spontaneously segregate among neighbours (Riotte-Lambert et al., 2015; Van Moorter et al., 2009; E. D. Wakefield et al., 2013). Alternatively, and still without the need for direct interference, IFSF could emerge from individual specialization, with different individuals responding differently to a common set of environmental cues (Patrick et al., 2014; E. D. Wakefield et al., 2015). In the latter case, no memory process need be involved as long as environmental cues are relatively stable in space and time. Differentiating between these alternative explanations in wild populations has revealed to be challenging owing to the current spatio-temporal resolution of most available environmental data, in particular in the marine environment (Patrick et al., 2014). Here we develop predictions on

path properties that would be more parsimoniously explained by a memory rather than cue-specialization hypothesis. We test these predictions on a wide-ranging foraging seabird, the Northern gannet (*Morus bassanus*), for which high (but not absolute) levels of IFSF have been reported in virtually all studied colonies (Garthe, Montevecchi, Chapdelaine, Rail, & Hedd, 2007; Keith C. Hamer, Phillips, Hill, Wanless, & Wood, 2001; Emeline Pettex et al., 2012; Soanes, Atkinson, Gauvain, & Green, 2013; E. D. Wakefield et al., 2015). Few studies already attempted to explicitly test for memory use in wild foraging seabirds (Goyert, 2015; Regular, Hedd, & Montevecchi, 2013; E. D. Wakefield et al., 2013) and none considered or discussed the alternative hypothesis of individual cue-specialization. Understanding these mechanisms and the cues naturally used by wild populations is nevertheless crucial for instance if we want to anticipate potential ecological traps (Gilroy & Sutherland, 2007; Greggor, Clayton, Phalan, & Thornton, 2014; Sherley et al., in press).

Learning theory suggests that the sources of information individuals should use to make decisions (environmental cues, social cues and/or individual memory) largely depend on their expected reliability across time, and thus ultimately on the spatio-temporal dynamics of resources distributions (Fagan et al., 2013; Laland, 2004; McNamara & Houston, 1987). Marine resources have a dynamic distribution governed at large scales by bottom-up, bio-physical processes (E. Wakefield, Phillips, & Matthiopoulos, 2009). Despite a long-held belief that they were largely unpredictable (Fagan et al., 2013; McNamara & Houston, 1987; Sims et al., 2008), recent work has claimed that seabirds may be able to somehow anticipate their prey distribution when departing at sea on a foraging trip (Keith C. Hamer et al., 2001; Irons, 1998; E. Pettex, Bonadonna, Enstipp, Siorat, & Grémillet, 2010; Regular et al., 2013; Weimerskirch, 2007), at least under certain scales and in some oceanographic habitats (E. Wakefield et al., 2009; Weimerskirch, 2007). Indeed they often display commuting trips with relatively straight path portions between the colony and the main foraging area (Weimerskirch, 2007). Although widely reported at short scales (up to 40km), use of social information such as local enhancement (e.g. Machovsky-Capuska, Hauber, Libby, Amiot, & Raubenheimer, 2013; Thiebault, Mullers, Pistorius, & Tremblay, 2014; E. D. Wakefield et al., 2013) seems insufficient to explain both high IFSF and high straightness at large spatial scales (several 10s to 100s of kilometers). In the case of Northern gannets, they forage in neritic, temperate waters that are structured by tidal dynamics near the coast and thermal fronts further away (K. C. Hamer et al., 2009; E. D. Wakefield et al., 2015). It has been shown that breeding gannets often range several tens or hundreds of kilometers from the colony (Keith C. Hamer et al., 2001; Keith C. Hamer, Phillips, Wanless, Harris, & Wood, 2000; E. D. Wakefield et al., 2013) and preferentially associate with relatively persistent fronts to forage (Scales et al., 2014). Fronts are narrow zones that can extend over tens or hundreds of kilometers, so that the range of directions individuals can follow to reach them is often wider than the range of directions used by a given individual (E. D. Wakefield et al., 2015). Individuals mostly exploit each a restricted sector from the colony, even across years (E. D. Wakefield et al., 2015), but the maximum range of successive foraging trips, the exact

direction at departure, and the exact locations of foraging spots still show important is within-individual variability, especially at fine spatial scales (E. D. Wakefield et al., 2015).

To determine whether gannets rely on memory to decide on their departure direction, and better distinguish with the cue-specialization hypothesis, we need to be explicit about what they could be memorizing and over which time scales, as it can strongly affect their resulting behavioural and movement patterns (Fagan et al., 2013). Like most seabirds, gannets are long-lived animals with a relatively high immature mortality thought to reflect a period of learning foraging skills (Daunt, Afanasyev, Adam, Croxall, & Wanless, 2007; MacLean, 1986; Orgeret, Weimerskirch, & Bost, 2016; Votier, Grecian, Patrick, & Newton, 2011; Yoda, Kohno, & Naito, 2004). It has been proposed that individual gannets may be canalized early in life into a range of preferred foraging areas (E. D. Wakefield et al., 2015), which could help explain observed long-term (inter-annual) IFSF. Under this hypothesis, the direction taken at departure on each new trip would thus be chosen under a restricted but constant distribution determined by the early life experience of the individual, but factors affecting the exact departure direction on a trip-to-trip basis would remain unexplained. An alternative, non-mutually exclusive memory hypothesis would be that individuals rely on their most recent personal information to determine their direction at departure, and would remember and aim for the area where they encountered prey in their last foraging trip. In this case, they could for instance memorize the direction and possibly the distance of this area from the nest (Keith C. Hamer et al., 2007), or they could alternatively rely on a more comprehensive Euclidean representation of space whereby they would be able to compute their relative position to this target from different locations along their track, and be able to progressively correct their navigation as they travel (Bennett, 1996; Francesco Bonadonna, Benhamou, & Jouventin, 2003; Fagan et al., 2013; Sarel, Finkelstein, Las, & Ulanovsky, 2017). In addition, because IFSF is reportedly not absolute in Northern gannets (individuals sometimes switch sectors ; E. D. Wakefield et al., 2015), we can also look at whether the high straightness observed in the outbound path depends on them returning to past prey encounter areas, or also extend to cases where they fly in “new” sectors. Here we develop tests and specific null expectations to determine the relative support each hypothesis receive from observing geometrical path properties. Any support for the different memory predictions would require making stronger assumptions on the environmental gradients dynamics to rescue the cue-specialization hypothesis, hence making it less parsimonious.

For this we use GPS tracking data collected over several successive trips of 31 individuals breeding in the large colony of Bass Rock, East Scotland. We identify Area-Restricted-Search (ARS) behaviour as proxies for prey encounters (K. C. Hamer et al., 2009). We first examine and quantify the hypothesis of a low fine-scale overlap between ARS areas of successive trips. Then we test 1. Whether a trip is more likely to approach an ARS area from the previous trip than from any other trip by the same individual (testing for a higher fine-scale fidelity at shorter temporal scales), 2. whether the probability to approach the ARS

area from the previous trip is higher than the probability to approach the ARS area from the subsequent trip (if individuals memorize past ARS, approach them, but eventually forage elsewhere), 3. Whether outbound path straightness is higher when they do approach a previous ARS area than when they fly in a new sector (testing whether flying straight requires short-temporal-scale memory), 4. Whether the average travelling speed is increased when past ARS areas were further from the nest (testing distance memorization of ARS areas), 5. Whether we can observe along the tracks more re-orientations towards past than towards future ARS areas (testing whether they seem to "aim" towards past ARS, even if not eventually approached, more than what would be expected given observed levels of fidelity at this temporal scale).

Material and Methods

Study Site and Sampling

Fieldwork took place between mid-June and mid-August 2012 at the large gannet colony (~75,000 breeding pairs; Murray et al. 2015) at Bass Rock, SE Scotland (56.08°N, 2.64°W). We caught adult gannets attending young chicks at the nest with a 6-m telescopic pole fitted with a wire crook. Upon capture, we fitted birds with a metal British Trust for Ornithology ring and an individually numbered plastic colour ring. A GPS logger (i-gotu 200 or 600; Mobile Action Technology, Taiwan) weighing 30g was attached to the upper side of the three central tail feathers of each bird (n = 33 birds in total) using Tesa© tape. Total handling time was ~15 minutes and after release, birds returned almost immediately to their nest and resumed normal behaviour. Birds were tracked for 4-7 days, after which time they were recaptured and the loggers retrieved. Loggers weighed <2% of body mass (3kg) and previous studies (Cleasby et al., 2015; K. C. Hamer et al., 2009; Keith C. Hamer et al., 2007) (Hamer et al. 2007, 2009; Cleasby et al. 2015) recorded that such loggers had no discernible effects on trip durations or body masses of birds. Loggers were programmed to record location data at 2 minute intervals. Locations at the colony were removed prior to data analysis, and night locations were not considered in the analyses as gannets are diurnal foragers (Keith C. Hamer et al., 2000) but no additional data filtering was required.

Identifying Area Restricted Search (ARS) Behaviour

Gannets display Area Restricted Search (ARS) behaviour, characterized by increased sinuosity and decreased speed of travel, when they encounter putative prey patches (K. C. Hamer et al., 2009; Votier et al., 2010; E. D. Wakefield et al., 2015). To identify ARS areas along tracks we applied the Residence Time method (RT; Barraquand & Benhamou 2008). This technique measures with a circle of a given radius moving along the track the time individuals spend in different areas before leaving them (allowing for leaving and coming back to the circle within a given time-to-return parameter). Tracks were resampled to obtain a location every 1km. We then computed the RT for each of these points, using a radius of 5km and a return time parameter of 2h. Gannets at this colony were previously estimated

from First Passage Time (FPT) analysis to adopt ARS behaviour at an average scale of 9km (K. C. Hamer et al., 2009). However, this method slightly overestimates ARS scales relative to RT (Barraquand & Benhamou, 2008; Scales et al., 2014) and using radii of 1 or 10km instead of 5km in our analysis did not qualitatively alter our results. We then segmented the RT time series using Lavielle's method (Barraquand & Benhamou, 2008; Lavielle, 2005) with each segment assigned a value of 1 (ARS) or 0 (not ARS) depending on whether it was above or below a threshold RT value, determined as twice the average RT for all tracks combined.

Assessing fine scale individual ARS fidelity

Several predictions are based on the assumption that gannets prey are dynamic at fine spatial scales over successive trips, and thus that feeding areas are not strictly identical across trips. Here we seek to validate this assumption.

For each track, we assessed whether the Minimum Convex Polygons (MCPs) corresponding to each ARS area was at least partly overlapping with MCPs of the ARS areas of other trips by the same individual.

We report the percentage of trips where ARS areas overlapped at least partly with the preceding trip's ARS. We compare this to the average percentage of overlap with other trip's ARS from the same individual (increasing time lag).

Prediction 1: Are gannets more likely to approach last trip's ARS than more ancient ARS?

We expect that if individuals use memory of past trip's ARS areas, they could approach these areas, even if they do not eventually forage there again. Moreover, if indeed ARS areas are not identical across trips, and gannets rely on their most recent personal information, they should be more likely to approach ARS areas of the immediately preceding trip rather than ARS areas of more ancient trips. This is thus testing the temporal scale over which the memory could operate, however note that if potential environmental cues are slowly moving, this prediction could also fit the cue-specialization hypothesis.

To test this prediction, we assess for each trip t whether it passes through ARS MCPs of past trips from the same individual (yes: 1, or 0: no). We establish the percentage of trips flying through the immediately preceding trip's ARS, and compare it to a distribution of such percentages obtained by randomly permuting (100 times) the trip order within each individual list of successive trips.

Prediction 2: Are gannets more likely to approach present trip's ARS than next trip's ARS?

If individuals approach remembered past ARS areas but then tend to forage elsewhere, at fine spatial scales we could expect them to be more likely to approach ARS areas of their previous trip than ARS areas from their next trip. If memory operates at longer time scales, or if individuals specialize on their response to environmental cues, we rather expect no probability differences in approaching past or future ARS areas.

We thus compare the percentage of trips flying through past trip's ARS areas (as calculated for prediction 1) to the percentage of trips flying through next trip's ARS areas. We again use a binomial GLMM with individual identity as a random factor.

Prediction 3: Are gannets flying less straight when switching foraging sector?

Straightness is a measure often used to evaluate the efficiency with which individuals navigate towards a goal of known location (e.g. a nest; Benhamou, 2004; Guilford & Biro, 2014; E. Pettex et al., 2010). The high straightness of the outbound portion of foraging tracks in several seabird species has been used as an argument to suggest they use memory??? (E. Pettex et al., 2010; Regular et al., 2013). If this anticipation relies on memorizing past trip locations of prey encounters, we could thus expect more efficient (straighter) path when individuals aim to these past ARS areas than when they switch foraging sector.

Straightness is usually calculated as the ratio between the straight line distance between two points A and B and the actual distance covered by the animal to reach B from A (Benhamou, 2004). Hence a straightness value of 1 indicates a perfect straight line, and the closer to 0, the more meandrous the path was. In central place foragers, it is necessary to distinguish between the outbound path (from the nest to a foraging area) and the homing path (from a foraging area to the nest), but there is no formal definition of where the outbound path should end.

Northern gannets show some intra-individual variability in their maximum range from the colony across successive trips (E. D. Wakefield et al., 2015). There could thus be situations where they aim for a goal but stop before reaching it to exploit an encountered opportunity, or conversely continue further once the goal is reached if no prey is found there. Hence measuring straightness between the nest and either the furthest point from the colony or the first new ARS behaviour may introduce noise to test our hypothesis. Instead, we define the end of the outbound path in function of the locations of past ARS areas, to determine whether they aimed there as "a first intention".

For each ARS area (i = 1 ... n) of the previous trip of an individual, we determine its distance from the nest, and identify the first location of the current trip reaching this distance from the nest, as a potential outbound end. We then calculate the distance di between this point and the corresponding past ARS, and when several ARS occurred in the previous trip, we retain as the actual outbound end the potential outbound end point with the minimum distance di from the corresponding ARS. This minimum distance MinDev = min(di) is used as a measure of range fidelity. When past ARS areas were further than the maximum range of the current trip, we define the outbound end as the first point reaching a distance from the nest equal to 67% of the maximum range of the current trip, and MinDev as the minimum distance the individual would have passed from past ARS area would it have kept the same resulting direction indefinitely.

Once the outbound end has been defined, we calculate the straightness index from the nest to it, and we test whether this straightness decreases with the distance MinDev between the outbound end and the associated past ARS area. Potential night positions, or intermediate ARS positions are excluded from the straightness calculation (replacing them by their first and last location and a straight line in between). We use a Linear Mixed Model with individual identity as a random factor.

Prediction 4: Are gannets flying initially faster when past ARS areas were further?

If gannets memorize the distance between the nest and their ARS areas, and aim towards these past ARS areas in subsequent trips, they may increase their travel speed when aiming for ARS areas further away. Indeed it has been shown that they home faster when they reached further maximum range from the nest, as if compensating to limit total trip duration (Keith C. Hamer et al., 2007; see also Shiomi, Yoda, Katsumata, & Sato, 2012).

We identify the distance between the nest and the past ARS area that was approached the closest during current trip (as explained for prediction 3). We calculate the average speed during the outbound path (as defined for prediction 3), excluding night and potential ARS locations. We test whether the average speed increase with increasing nest – past ARS distances, with a Linear Mixed Model with individual identity as a random factor.

Prediction 5: Are gannets showing evidence of aiming towards past ARS along their trip?

In many displacement experiments, where seabirds were released in unknown sectors far from their colony, individuals were able to home back, often very efficiently (F Bonadonna et al., 2005; Francesco Bonadonna et al., 2003; Gagliardo et al., 2013). The open sea generally presents very few natural barriers to movement of flying creatures, compared to the terrestrial environment, and further this environment seems relatively dynamic, with few stable “landmarks”. Hence it is plausible that seabirds can rely on a Euclidean cognitive representation of space and would be able to update their navigation plan along their way to reach a target of known location (Francesco Bonadonna et al., 2003; Pollonara et al., 2015; Wallraff, 2004). Further, straightness of homing birds (e.g. homing pigeons: Guilford & Biro, 2014; gannets: E. Pettex et al., 2010) very rarely reaches 1, so that even when birds know their destination, they necessarily deviate from the straight line towards it. This means that they later have to re-orient towards it during their trip.

Here, we test whether they could use such capacities to aim towards memorized past ARS areas. Indeed, independently of whether individuals eventually approach these past ARS areas, they may target these places before finding alternative foraging opportunities, and we may observe the signature in the form of re-orientations towards them.

To test this hypothesis, we first developed a statistical procedure that identifies significant changes of direction within tracks. We modified the Change-Point Test algorithm developed to identify re-orientations in relatively short-range terrestrial animals (Byrne, Noser, Bates, & Jupp, 2009), to better suit our needs. Our procedure relies on applying the

permutation statistical test proposed in Byrne et al (2009), this time within a circle moving along the track. For each track position, we thus test whether the direction before is different from the direction afterwards, at the scale of the circle radius. Hence, contrary to the initial procedure, our changes of direction are explicitly scale-dependent, and they are identified independently of where they eventually led to. Technical details are presented in Supplementary Materials. Here we identified in all tracks significant changes of direction at a scale of 30km (i.e. a change point C means the direction from the last point 30km before C to C is different from the direction from C to the first point 30km after C), to avoid considering reactions to local stimuli at finer scales (gannets can use visual cues at up to 30 to 40km; Thiebault et al., 2014).

We then investigated whether the corresponding direction after significant changes ("re-orientations") accurately pointed towards past trip's ARS areas, more than expected by chance. For this we calculated how far the bird would have passed from these past ARS areas would it have kept this direction infinitely constant. We only considered re-orientations where past ARS areas were "in front" of the birds (at more than 30km), i.e. where they were already getting closer to them before the change of direction. To determine what we could quantitatively expect to be accurate navigation towards a target, we did a similar calculation for re-orientations with the nest "in front". We thus calculated for these "homing re-orientations" how close individuals would have passed from their nest would they have kept constant their new direction. We modelled this homing accuracy with a Linear Mixed Model in function of the distance from the re-orientation point to the nest, and with a linearly increasing variance structure (the error is ultimately roofed by and thus increases with the distance from the nest). These results are presented in Supplementary Materials.

We expect that some re-orientations will mechanically point accurately towards past ARS areas because individuals present IFSF whatever the mechanism for it. To design meaningful chance expectations, we thus compared the probability to point towards past-trip's ARS areas with the probability to point towards next-trip's ARS areas. We used a binomial GLMM with 1 as a response if the direction after the change was more accurate than average homing accuracy levels, and incorporated trip and bird identity as random factors. To limit pseudo-replication, all re-orientations that were less than 30km apart were grouped as one, and only the last considered for the analyses. We also discarded re-orientations when land masses were present in between them and the putative target, as gannets avoid flying over land. We did not include a spatial or temporal autocorrelation term as its theoretical structure was difficult to predict, models were already complex to implement, and we assumed that the possible bias it could introduce would not be different between future or past ARS areas.

Results

We analyzed 114 trips from 31 individuals for which we had a previous trip from the same individual containing at least one ARS area. ARS areas had a variable surface size (mean 97.8km², median 27.8km², 25 - 75% IQRs: 13.5 – 72.8km²; Fig.1).

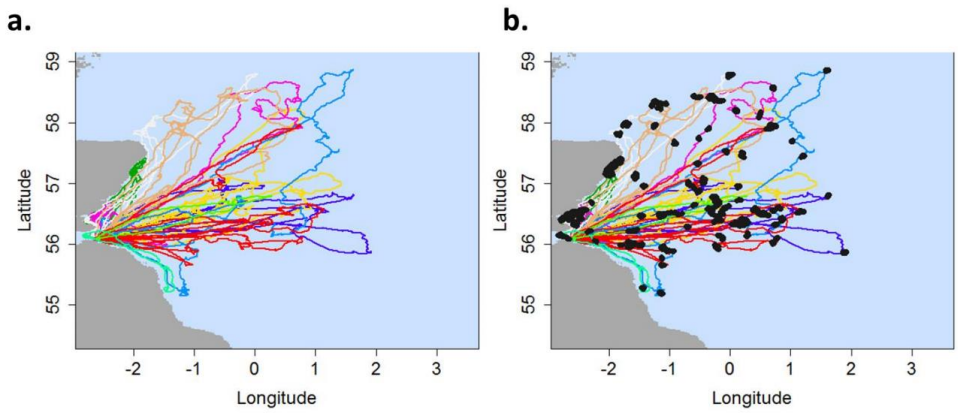


Figure 1: Successive tracks from a random subsample of 10 individuals illustrating strong Individual Foraging Site Fidelity (a; one color per individual), with ARS areas identified in dark grey from Residence Time at a radius scale of 5km (b)

Fine-scale Individual ARS fidelity

From these 114 trips, only 9 (7.9%) had ARS areas overlapping with past-trip ARS areas. This percentage is not higher than that obtained for individual consistency at larger temporal scales: over our 100 within-individual random permutations of trip order, this proportion was higher than 7.9% in 9 cases ($p>0.09$; average percentage 5.7%, maximum 10.0%). At fine spatial scale individual ARS fidelity is thus relatively low across trips.

Prediction 1: Are gannets more likely to approach past trip's ARS than more ancient ARS?

31 trips crossed at least one past-trip ARS area (27.2%). This is more than for larger temporal scales (random permutation of trip order: $p<0.01$; average percentage 17.8%, maximum 24.2%), and this percentage seems to decay with time (Fig.2).

From the 37 ARS areas crossed by the subsequent trip, 70.3% were crossed before the maximum range from the colony was reached, hence potentially as a "first-aim" (n=26, for 22 tracks from 15 individuals), the other 29.7% occurred while the bird was homing back to its nest. However 73.0% of ARS areas crossed by the subsequent trip were within 40km of the coastline, whereas only 38.4% of all ARS areas are within 40km of the coastline (n=331, $\chi^2=38.3$, $p<0.001$).

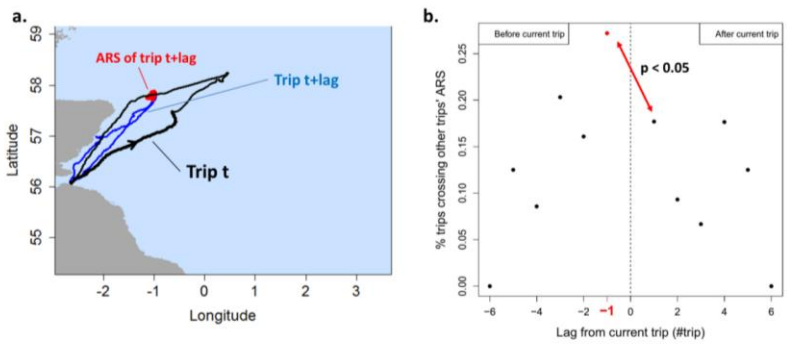


Figure 2: ARS of trip t-1 (a; in red) is crossed by subsequent trip t of the same individual, but without ARS fidelity (ARS t does not overlap ARS t-1). The proportion of trip t crossing ARS of trip t+lag, for different lags (in number of trips) is shown in b.

Prediction 2: Are gannets more likely to approach past trip's ARS than next trip's ARS?

As predicted we detect a slight temporal asymmetry as there is a higher percentage of trips crossing the previous trip's ARS area than trips crossing the next trip's ARS area (17.7%; t195=2.090, p=0.03).

Prediction 3: Are gannets flying less straight when switching foraging sector?

In contrast with our prediction, first-aim phase straightness (Fig. 3 ; intercept 0.89 +/- 0.01) was not found to decrease when birds departed in "new" directions (t69=-0.827, p=0.41). This result holds even if we use $\log_{10}$(*MinDev*) to emphasize on small rather than large *MinDev* values (t69=-0.978,p=0.33).

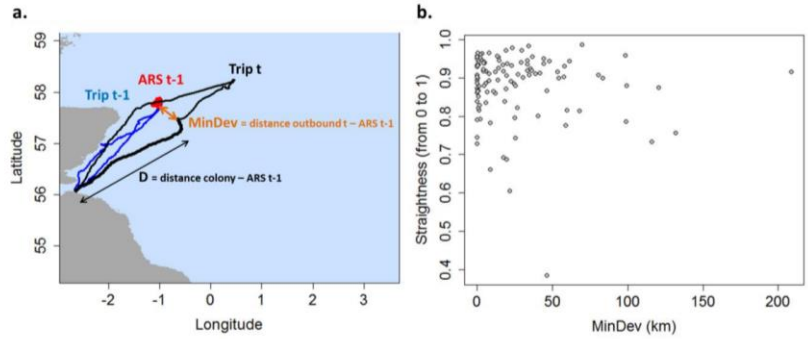


Figure 3: MinDev measures the minimum distance in km between an ARS of the previous trip t-1, and the first point in trip t at the same distance D from the colony (a). Straightness of the first-aim phase (in bold black on trip t in a) does not depend on MinDev (b).

Prediction 4: Are gannets flying initially faster when past ARS areas were further?

Average homing speed slightly increased in trips with higher maximum range from the colony: +1.81 (+/- 0.9) km/h every extra 100km (t132=1.961, p=0.05). However, looking at trips with *MinDev*<10km, first-aim phase average speed did not increase when past-trip ARS areas were further away from the nest (t17=-1.195, p=0.25).

Prediction 5: Are gannets showing evidence of aiming towards past ARS along their trip?

Homing navigation error was increasing and increasingly variable with increasing distance from the nest (SuppInfo).

We retained 92 changes of direction where past-trip ARS area was in front of the bird and no land barrier was in between. In 21.8% of them, the direction after the change was directed towards past-trip ARS area with a navigation error lower than the average homing accuracy. It concerned 20 trips from 14 individuals. This proportion decreased with distance from the past ARS area (-0.014 +/- 0.006, t56=-2.477, p=0.02; Fig. 4).

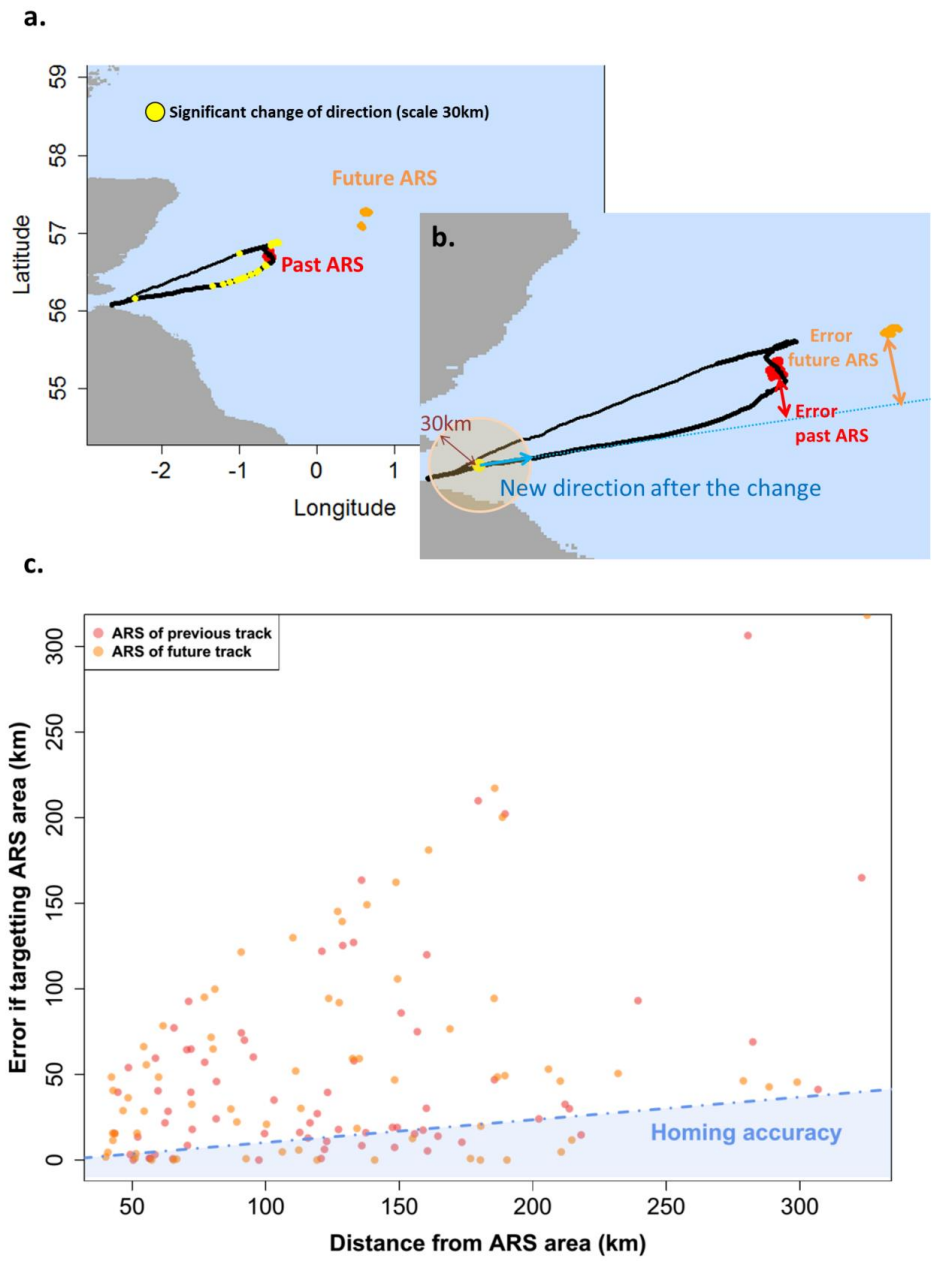


Figure 4: We can identify changes of direction along tracks at explicitly defined scales (here 30km ; a) and see how they relate to putative goals (the nest in the homing phase, past or future ARS for our hypothesis). For a given change of direction (b), we can extrapolate where the bird would have flown if no subsequent change of direction occurred, and to what distance it would have then passed from the putative target (nest for homing accuracy, ARS for our hypothesis).

Finally (c), we look at the proportion of changed directions that are directed towards past vs future ARS within homing accuracy levels.

Contrary to our predictions, this proportion was not different from the proportion of new directions towards future-trip ARS areas (23.0%, n=87; t56=-1.437, p=0.15 ; Fig. 4) and did not decrease slower with distance than for future-trip ARS areas (t56=1.521, p=0.13).

Discussion

We present the most comprehensive test of memory use to date in a wild foraging seabird. Overall, few of the predictions for the use of fine-scale memory at short temporal scales (trip to trip) were met. Quantitatively, the percentage of tracks that approached back past ARS areas is relatively low (<30%), and we found no evidence of individuals aiming towards or anticipating the distance to these areas. Moreover it seems that the very high straightness characterizing most gannets foraging trips (E. Pettex et al., 2010) also concerns trips where the individual switched its foraging sector. Hence we conclude that gannets do not mainly rely on a short-temporal scale memory of past foraging areas to determine their foraging sector. Below we discuss further the results in light of the longer term memory and cue-specialization hypotheses, and we discuss the potential implications for the ecology and evolution of gannets and seabirds.

The probability to approach ARS areas of the previous trip were significantly higher than the probability to approach ARS areas of more ancient trips, or than the probability to approach ARS areas of the next trip. This is consistent with the use of trip-to-trip memory of past ARS areas. The fact that we found no evidence for re-orientations towards these areas along the trip, and no evidence for the anticipation of their distance from the nest, suggests that individuals could rely more on memorizing the direction at departure to reach these areas rather than other spatial attributes (Bennett, 1996; Fagan et al., 2013). Moreover, ARS areas that indeed were approached back in subsequent trips were mostly near the coastline. Together with the temporal asymmetry observation, it suggests that some individuals may have occasionally relied on memorizing that past trip ARS areas were along the coast. Nevertheless, in absolute value these returns concerned less than 30% of tracks, and we can expect that the odds to approach past ARS areas by chance from other fidelity mechanisms are above zero (for instance 17% of tracks crossed future ARS areas where no memory can directly be involved). Thus in the majority of cases gannets probably relied on another strategy.

Evolutionarily speaking, the reason not to mainly rely on such a strategy could be two fold. The cognitive costs of memorizing ARS areas on each trip may be elevated (Burns, Foucaud, & Mery, 2010), as these areas constantly change (only 7.9% of overlap at very-fine scale), and their spatial location may be less well defined compared to the colony for instance. The benefits of using such a strategy may also be too low, if prey indeed are unlikely to remain available at the same spots across consecutive tracks, and no more useful information on their current location can be gained by approaching back their past occurrence (Fagan et al., 2013; McNamara & Houston, 1987). The fact that most returns to past ARS areas concerned coastal zones provides some support to the costs hypothesis; however even in the coastal case the overlap of ARS areas along successive trips was also low. Moreover it is not clear whether the prey dynamics are comparable near or off the coast, such that our results suggest that prey are too dynamics at such spatio-temporal scales for short-temporal scale memory use to be an efficient strategy for gannets.

What factors determine the sector over which individuals decide to forage on each trip remain to be determined, and distinguishing between longer-term memory processes and the cue-specialization hypothesis would require longer-term longitudinal data and/or finer-resolution for environmental datasets on cues potentially meaningful to gannets (Patrick et al., 2014; E. D. Wakefield et al., 2015). At longer time-scales, fine-spatial-scale memory information is likely to be unreliable if used alone (E. Wakefield et al., 2009; Weimerskirch, 2007), such that either larger spatial scales attributes (e.g. on direction at departure only) should be memorized, or more complex cognitive skills such as inference capabilities (i.e. forming anticipations of prey locations at places different from those memorized from past encounters) could be involved. On the other hand some may argue that the high straightness of gannets tracks support the memory rather than cue-specialization hypothesis (E. Pettex et al., 2010; Regular et al., 2013; Weimerskirch, 2007), however searching theory shows that at least for non-central place foragers, following a straight line until a patch is found is the most efficient strategy in case of completely unpredictable patchy resources (Bartumeus, da Luz, Viswanathan, & Catalan, 2005; Benhamou & Collet, n.d.), because it maximizes the surface searched for. Hence we recommend that the straightness index should be used in predictability studies as a comparative tool rather than in its absolute value; to evaluate whether flight efficiency increases in the presence of a potential source of information, as in experiments of learning homing routes (Guilford & Biro, 2014; Pollonara et al., 2015). Knowing which sources of information can be used and how by individuals to determine their foraging sector is necessary if we want to anticipate ecological traps or changes in evolutionary forces due to global changes (Gilroy & Sutherland, 2007; Sherley et al., in press).

Finally, while we did not find evidence for Euclidean navigation towards past ARS areas, no conclusions should be drawn on navigational capacities of gannets. The statistical tool we developed to identify changes of direction in wide-ranging tracks could reveal very helpful to tackle neglected questions in movement ecology of wild animals such as whether individuals change directions preferentially close to specific areas ("landmarks") or more continuously along their journeys. It could also help quantify how accurately animals are able to navigate towards a known target as we started to explore with homing gannets. More generally there is a growing trend to try and integrate advances in cognitive and navigational sciences with field studies on wild animals where experimental procedure can be challenging to implement (Byrne & Bates, 2011; Greggor et al., 2014), taking advantage in the case of movement ecology of the high accuracy of GPS data now frequently collected. Our variant of the CPT procedure complements the range of analytical tools already available to movement ecologists for this type of questions (Benhamou, 2004, 2006; Byrne et al., 2009; Nams, 2006).

In conclusion, IFSF in gannets does not emerge from individuals mainly relying on a trip-to-trip memory of past foraging areas. If such results can be generalized to the numerous other seabird species displaying high levels of IFSF (Patrick et al., 2014; Weimerskirch, 2007), this could for instance mean that putting adults in contact with prey patches in new sectors would probably not be an efficient strategy to "educate" populations to forage in new sectors in cases of ecological traps (Sherley et al., in press). It also provide additional support for the idea that prey have relatively dynamic distributions at such fine spatio-temporal scales, even in highly structured temperate waters. Finally, because most theoretical models for the emergence of home ranges from memory use postulated rather short-term memories (Börger et al., 2008; Riotte-Lambert et al., 2015; Van Moorter et al., 2009), that spatial dynamics of the marine habitat tends to increase with increasing

temporal scales (E. Wakefield et al., 2009; Weimerskirch, 2007), and that social information use is insufficient to explain IFSF, it leaves open the question of which mechanism is at play in the emergence of IFSF and what determines seabird decision making about their foraging sector on a trip-to-trip basis.

Acknowledgments

We thank Sir Hew Hamilton-Dalrymple for access to the Bass Rock and Maggie Sheddan and the Scottish Seabird Centre for logistic support and advice. Fieldwork was carried out with approval from the British Trust for Ornithology and Scottish Natural Heritage. Funding was provided by the Natural Environment Research Council (Standard Grant NE/H007466/1 to K.C.H., S.B., and S.C.V.).

References

Barraquand, F., & Benhamou, S. (2008). Animal Movements in Heterogeneous Landscapes: Identifying Profitable Places and Homogeneous Movement Bouts. *Ecology*, *89*(12), 3336–3348. https://doi.org/10.1890/08-0162.1

Bartumeus, F., da Luz, M. G. E., Viswanathan, G. M., & Catalan, J. (2005). Animal Search Strategies: a quantitative random-walk analysis. *Ecology*, *86*(11), 3078–3087. https://doi.org/10.1890/04-1806

Benhamou, S. (2004). How to reliably estimate the tortuosity of an animal's path:: straightness, sinuosity, or fractal dimension? *Journal of Theoretical Biology*, *229*(2), 209–220. https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2004.03.016

Benhamou, S. (2006). Detecting an orientation component in animal paths when the preferred direction is individual-dependent. *Ecology*, *87*(2), 518–528.

Benhamou, S., & Collet, J. (n.d.). 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*, *in press*.

Bennett, A. T. (1996). Do animals have cognitive maps? *Journal of Experimental Biology*, *199*(1), 219–224.

Bonadonna, F., Bajzak, C., Benhamou, S., Igloi, K., Jouventin, P., Lipp, H. ., & Dell'Omo, G. (2005). Orientation in the wandering albatross: interfering with magnetic perception does not affect

orientation performance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *272*(1562), 489–495. https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2984

Bonadonna, F., Benhamou, S., & Jouventin, P. (2003). Orientation in “featureless” environments: the extreme case of pelagic birds. In *Avian migration* (pp. 367–377). Springer.

Börger, L., Dalziel, B. D., & Fryxell, J. M. (2008). Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters*, *11*(6), 637–650. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01182.x

Brown, J. L., & Orians, G. H. (1970). Spacing Patterns in Mobile Animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *1*(1), 239–262. https://doi.org/10.1146/annurev.es.01.110170.001323

Burns, J. G., Foucaud, J., & Mery, F. (2010). Costs of memory: lessons from “mini”brains. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, rspb20102488.

Burt, W. H. (1943). Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals. *Journal of Mammalogy*, *24*(3), 346–352. https://doi.org/10.2307/1374834

Byrne, R. W., & Bates, L. A. (2011). Cognition in the wild: exploring animal minds with observational evidence. *Biology Letters*, *7*(4), 619–622. https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0352

Byrne, R. W., Noser, R., Bates, L. A., & Jupp, P. E. (2009). How did they get here from there? Detecting changes of direction in terrestrial ranging. *Animal Behaviour*, *77*(3), 619–631. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.11.014

Cleasby, I. R., Wakefield, E. D., Bodey, T. W., Davies, R. D., Patrick, S. C., Newton, J., … Hamer, K. C. (2015). Sexual segregation in a wide-ranging marine predator is a consequence of habitat selection. *Mar Ecol Prog Ser*, *518*, 1–12.

Daunt, F., Afanasyev, V., Adam, A., Croxall, J. P., & Wanless, S. (2007). From cradle to early grave: juvenile mortality in European shags Phalacrocorax aristotelis results from inadequate development of foraging proficiency. *Biology Letters*, *3*(4), 371–374.

Davoren, G. K., Montevecchi, W. A., & Anderson, J. T. (2003). Search strategies of a pursuit-diving marine bird and the persistence of prey patches. *Ecological Monographs*, *73*(3), 463–481.

Fagan, W. F., Lewis, M. A., Auger-Méthé, M., Avgar, T., Benhamou, S., Breed, G., … Mueller, T. (2013). Spatial memory and animal movement. *Ecology Letters*, *16*(10), 1316–1329. https://doi.org/10.1111/ele.12165

Forrester, T. D., Casady, D. S., & Wittmer, H. U. (2015). Home sweet home: fitness consequences of site familiarity in female black-tailed deer. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *69*(4), 603–612.

Gagliardo, A., Bried, J., Lambardi, P., Luschi, P., Wikelski, M., & Bonadonna, F. (2013). Oceanic navigation in Cory's shearwaters: evidence for a crucial role of olfactory cues for homing after displacement. *The Journal of Experimental Biology*, *216*(15), 2798–2805. https://doi.org/10.1242/jeb.085738

Gaillard, J.-M., Hebblewhite, M., Loison, A., Fuller, M., Powell, R., Basille, M., & Van Moorter, B. (2010). Habitat–performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *365*(1550), 2255–2265. https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0085

Garthe, S., Montevecchi, W., Chapdelaine, G., Rail, J.-F., & Hedd, A. (2007). Contrasting foraging tactics by northern gannets (Sula bassana) breeding in different oceanographic domains with different prey fields. *Marine Biology*, *151*(2), 687–694. https://doi.org/10.1007/s00227-006-0523-x

Gilroy, J. J., & Sutherland, W. J. (2007). Beyond ecological traps: perceptual errors and undervalued resources. *Trends in Ecology & Evolution*, *22*(7), 351–356.

Goyert, H. F. (2015). Foraging specificity and prey utilization: evaluating social and memory-based strategies in seabirds. *Behaviour*, *152*(7–8), 861–895.

Greggor, A. L., Clayton, N. S., Phalan, B., & Thornton, A. (2014). Comparative cognition for conservationists. *Trends in Ecology & Evolution*, *29*(9), 489–495. https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.06.004

Guilford, T., & Biro, D. (2014). Route following and the pigeon's familiar area map. *The Journal of Experimental Biology*, *217*(2), 169–179. https://doi.org/10.1242/jeb.092908

Hamer, K. C., Humphreys, E. M., Magalhães, M. C., Garthe, S., Hennicke, J., Peters, G., … Wanless, S. (2009). Fine-scale foraging behaviour of a medium-ranging marine predator. *Journal of Animal Ecology*, *78*(4), 880–889. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01549.x

Hamer, K. C., Humphries, E. M., Garthe, S., Hennicke, J., Peters, G., Grémillet, D., … 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. https://doi.org/10.3354/meps338295

Hamer, K. C., Phillips, R. A., Hill, J. K., Wanless, S., & Wood, A. G. (2001). Contrasting foraging strategies of gannets Morus bassanus at two North Atlantic colonies: foraging trip duration and foraging area fidelity. *Marine Ecology Progress Series*, *224*, 283–290. https://doi.org/10.3354/meps224283

Hamer, K. C., Phillips, R. A., Wanless, S., Harris, M. P., & Wood, A. G. (2000). Foraging ranges, diets and feeding locations of gannets Morus bassanus in the North Sea: evidence from satellite telemetry. *Marine Ecology Progress Series*, *200*, 257–264. https://doi.org/10.3354/meps200257

Irons, D. B. (1998). Foraging area fidelity of individual seabirds in relation to tidal cycles and flock feeding. *Ecology*, *79*(2), 647–655.

Laland, K. N. (2004). Social learning strategies. *Animal Learning & Behavior*, *32*(1), 4–14.

Lavielle, M. (2005). Using penalized contrasts for the change-point problem. *Signal Processing*, *85*(8), 1501–1510. https://doi.org/10.1016/j.sigpro.2005.01.012

Machovsky-Capuska, G., Hauber, M., Libby, E., Amiot, C., & Raubenheimer, D. (2013). The contribution of private and public information in foraging by Australasian gannets. *Animal Cognition*, 1–10. https://doi.org/10.1007/s10071-013-0716-x

MacLean, A. A. (1986). Age-specific foraging ability and the evolution of deferred breeding in three species of gulls. *The Wilson Bulletin*, 267–279.

McNamara, J. M., & Houston, A. I. (1987). Memory and the efficient use of information. *Journal of Theoretical Biology*, *125*(4), 385–395. https://doi.org/10.1016/S0022-5193(87)80209-6

Morales, J. M., Moorcroft, P. R., Matthiopoulos, J., Frair, J. L., Kie, J. G., Powell, R. A., … Haydon, D. T. (2010). Building the bridge between animal movement and population dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *365*(1550), 2289–2301. https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0082

Nams, V. O. (2006). Detecting oriented movement of animals. *Animal Behaviour*, *72*(5), 1197–1203.

O'Brien, W. J., Browman, H. I., & Evans, B. I. (1990). Search strategies of foraging animals. *American Scientist*, *78*(2), 152–160.

Orgeret, F., Weimerskirch, H., & Bost, C.-A. (2016). Early diving behaviour in juvenile penguins: improvement or selection processes. *Biology Letters*, *12*(8), 20160490.

Patrick, S. C., Bearhop, S., Grémillet, D., Lescroël, A., Grecian, W. J., Bodey, T. W., … Votier, S. C. (2014). Individual differences in searching behaviour and spatial foraging consistency in a central place marine predator. *Oikos*, *123*(1), 33–40. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00406.x

Pettex, E., Bonadonna, F., Enstipp, M. R., Siorat, F., & Grémillet, D. (2010). Northern gannets anticipate the spatio–temporal occurrence of their prey. *The Journal of Experimental Biology*, *213*(14), 2365–2371. https://doi.org/10.1242/jeb.042267

Pettex, E., Lorentsen, S.-H., Grémillet, D., Gimenez, O., Barrett, R. T., Pons, J.-B., … Bonadonna, F. (2012). Multi-scale foraging variability in Northern gannet (Morus bassanus) fuels potential foraging plasticity. *Marine Biology*, *159*(12), 2743–2756.

Piper, W. H. (2011). Making habitat selection more "familiar": a review. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *65*(7), 1329–1351.

Pollonara, E., Luschi, P., Guilford, T., Wikelski, M., Bonadonna, F., & Gagliardo, A. (2015). Olfaction and topography, but not magnetic cues, control navigation in a pelagic seabird: displacements with shearwaters in the Mediterranean Sea. *Scientific Reports*, *5*, 16486. https://doi.org/10.1038/srep16486

Powell, R. A., & Mitchell, M. S. (2012). What is a home range? *Journal of Mammalogy*, *93*(4), 948–958. https://doi.org/10.1644/11-MAMM-S-177.1

Regular, P. M., Hedd, A., & Montevecchi, W. A. (2013). Must marine predators always follow scaling laws? Memory guides the foraging decisions of a pursuit-diving seabird. *Animal Behaviour*, *86*(3), 545–552.

Riotte-Lambert, L. (2016, October 18). *Se souvenir et revenir: Approche théorique et méthodologique des stratégies de déplacement récursif et de leurs conséquences populationnelles*. Université de Montpellier, Montpellier.

Riotte-Lambert, L., Benhamou, S., & Chamaillé-Jammes, S. (2015). How memory-based movement leads to nonterritorial spatial segregation. *The American Naturalist*, *185*(4), E103-16. https://doi.org/10.1086/680009

Sarel, A., Finkelstein, A., Las, L., & Ulanovsky, N. (2017). Vectorial representation of spatial goals in the hippocampus of bats. *Science*, *355*(6321), 176. https://doi.org/10.1126/science.aak9589

Scales, K. L., Miller, P. I., Embling, C. B., Ingram, S. N., Pirotta, E., & Votier, S. C. (2014). Mesoscale fronts as foraging habitats: composite front mapping reveals oceanographic drivers of habitat use for a pelagic seabird. *Journal of The Royal Society Interface*, *11*(100). https://doi.org/10.1098/rsif.2014.0679

Sherley, R. B., Ludynia, K., Dyer, B. M., Lamont, T., Makhado, A. B., Roux, J.-P., … Votier, S. C. (in press). Metapopulation Tracking Juvenile Penguins Reveals an Ecosystem-wide Ecological Trap. *Current Biology*. https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.12.054

Shiomi, K., Yoda, K., Katsumata, N., & Sato, K. (2012). Temporal tuning of homeward flights in seabirds. *Animal Behaviour*, *83*(2), 355–359. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.11.010

Sims, D. W., Southall, E. J., Humphries, N. E., Hays, G. C., Bradshaw, C. J., Pitchford, J. W., … Hindell, M. A. (2008). Scaling laws of marine predator search behaviour. *Nature*, *451*(7182), 1098–1102.

Soanes, L. M., Atkinson, P. W., Gauvain, R. D., & Green, J. A. (2013). Individual consistency in the foraging behaviour of Northern Gannets: Implications for interactions with offshore renewable energy developments. *Marine Policy*, *38*(0), 507–514. https://doi.org/10.1016/j.marpol.2012.08.006

Stamps, J. (1995). Motor learning and the value of familiar space. *American Naturalist*, 41–58.

Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory*. Princeton University Press.

Switzer, P. V. (1993). Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology*, *7*(6), 533–555.

Thiebault, A., Mullers, R. H., Pistorius, P. A., & Tremblay, Y. (2014). Local enhancement in a seabird: reaction distances and foraging consequence of predator aggregations. *Behavioral Ecology*, *25*(6), 1302–1310.

Van Moorter, B., Rolandsen, C. M., Basille, M., & Gaillard, J.-M. (2016). Movement is the glue connecting home ranges and habitat selection. *Journal of Animal Ecology*, *85*(1), 21–31.

Van Moorter, B., Visscher, D., Benhamou, S., Börger, L., Boyce, M. S., & Gaillard, J.-M. (2009). Memory keeps you at home: a mechanistic model for home range emergence. *Oikos*, *118*(5), 641–652.

Votier, S. C., Bearhop, S., Witt, M. J., 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*(2), 487–497. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01790.x

Votier, S. C., Grecian, W. J., Patrick, S., & Newton, J. (2011). Inter-colony movements, at-sea behaviour and foraging in an immature seabird: results from GPS-PPT tracking, radio-tracking

and stable isotope analysis. *Marine Biology*, *158*(2), 355–362. https://doi.org/10.1007/s00227-010-1563-9

Wakefield, E. D., Bodey, T. W., Bearhop, S., Blackburn, J., Colhoun, K., Davies, R., … Hamer, K. C. (2013). Space Partitioning Without Territoriality in Gannets. *Science*, *341*(6141), 68–70. https://doi.org/10.1126/science.1236077

Wakefield, E. D., Cleasby, I. R., Bearhop, S., Bodey, T. W., Davies, R. D., Miller, P. I., … Hamer, K. C. (2015). Long-term individual foraging site fidelity—why some gannets don't change their spots. *Ecology*, *96*(11), 3058–3074. https://doi.org/10.1890/14-1300.1

Wakefield, E., Phillips, R. A., & Matthiopoulos, J. (2009). Quantifying habitat use and preferences of pelagic seabirds using individual movement data: a review. *Marine Ecology Progress Series*, *391*, 165–182. https://doi.org/doi:10.3354/meps08203

Wallraff, H. G. (2004). Avian olfactory navigation: its empirical foundation and conceptual state. *Animal Behaviour*, *67*(2), 189–204. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.06.007

Weimerskirch, H. (2007). Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Bio-Logging Science: Logging and Relaying Physical and Biological Data Using Animal-Attached Tags Proceedings of the 2005 International Symposium on Bio-Logging Science Second International Conference on Bio-Logging Science*, *54*(3–4), 211–223. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.11.013

Yoda, K., Kohno, H., & Naito, Y. (2004). Development of flight performance in the brown booby. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *271*(Suppl 4), S240–S242.

Annexe 6 : Publication Mar. Ecol. Prog. Ser. 2015

This authors' personal copy may not be publicly or systematically copied or distributed, or posted on the Open Web, except with written permission of the copyright holder(s). It may be distributed to interested individuals on request.

Vol. 526: 199–205, 2015
doi: 10.3354/meps11233

MARINE ECOLOGY PROGRESS SERIES
Mar Ecol Prog Ser

Published April 22

Albatrosses redirect flight towards vessels at the limit of their visual range

Julien Collet[1,2,*], Samantha C. Patrick[1,3], Henri Weimerskirch[1]

[1]Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, 79360 Villiers-en-Bois, France,
[2]Ecole Normale Supérieure de Lyon, 69007 Lyon, France,
[3]School of Environmental Sciences, University of Liverpool, Nicholson Building, Browlow Street, Liverpool L69 3GP, UK

ABSTRACT: Seabird–fishery interactions are important to seabird ecology and conservation since some species obtain a significant amount of food from fisheries, but mortality from bycatch is a primary cause of population declines in several species. While the availability of high resolution GPS data for both seabirds and vessels over the past few years has allowed analyses of fine-scale behavioural responses of seabirds near fishing vessels, little information is available on the distance at which seabirds respond to vessels. Indeed, previous studies have focused on the foraging behaviour of individuals within the vicinity of vessels but have not considered the approach phase of birds. Here we provide such an estimate by examining changes in the flight direction of GPS-tracked wandering albatrosses breeding on the Crozet Islands in response to the toothfish fishing fleet operating around the breeding grounds, monitored using GPS vessel monitoring system data. We show that although we detect increases in feeding behaviour only when albatrosses are within 3 km of boats, they display clear changes in flight direction, towards vessels, at distances up to 30 km. This distance is nearly 3 times as large as previous estimates, almost reaching the theoretical maximum visual range of an albatross. We discuss these results in the light of previous estimates, and pinpoint factors likely to affect the attraction distance. We suggest that this simple estimate of attraction distance could be investigated in other seabird–fishery systems, to improve our understanding of the factors affecting seabird interaction behaviour, and thus better predict when overlap will lead to interactions.

KEY WORDS: Wandering albatrosses · Fisheries · Attraction distance · Foraging behaviour · GPS · Vessel monitoring system · VMS · Crozet · Visual range

Resale or republication not permitted without written consent of the publisher

INTRODUCTION

A large number of seabird species associate with fishing vessels, to access abundant and easy food, sometimes representing a substantial part of their diet (Garthe et al. 1996, Arcos & Oro 2002, Arata & Xavier 2003, Colabuono & Vooren 2007, Bugoni et al. 2010, Tew Kai et al. 2013). These interactions, however, present severe conservation issues (e.g. Oro et al. 1996, Votier et al. 2004, Grémillet et al. 2008, Bertrand et al. 2012), in particular because they are linked with accidental mortality through bycatch (e.g. Brothers et al. 1999, Tuck et al. 2003, Anderson et al. 2011), which is one of the primary threats to seabird populations worldwide (Croxall et al. 2012).

To determine whether birds are likely to interact with fisheries, the probability of encountering fishing vessels is generally estimated by comparing the overlap between the distributions of foraging birds with those of fisheries activities (e.g. Nel et al. 2002, Pichegru et al. 2009, Reid et al. 2013). These proxies can in turn be used to more accurately model the impact of bycatch on population dynamics (e.g. Tuck et al. 2001). However, overlap does not necessarily

*Corresponding author: julien.collet@ens-lyon.fr

© Inter-Research 2015 · www.int-res.com

Author copy

equate to interaction, nor to bycatch. Hence it appears essential to understand when overlap will lead to interaction, and for that purpose, a crucial parameter to take into account is the distance around vessels within which these interactions occur. However, very little work has been dedicated to precisely estimating at what distance birds react to and interact with fishing vessels (Ryan & Moloney 1988, Skov & Durinck 2001, Bodey et al. 2014, see also Thiebault et al. 2014), leading authors to rely on relatively arbitrary distances.

Recently, several authors have used simultaneous GPS tracking of seabirds and fishing boats (Vessel Monitoring System data: VMS) to conduct detailed analyses of individual-level behavioural interactions at fine spatial and temporal scales (Votier et al. 2010, 2013, Granadeiro et al. 2011, 2014, Torres et al. 2011, 2013, Bodey et al. 2014). Most authors noted changes in foraging behaviour in relation to the presence of fisheries, but Bodey et al. (2014) were the first to estimate the distance from boats at which individual birds switched to foraging behaviour directly from their data. Based on speed, acceleration and sinuosity, they distinguished 2 behavioural modes (Wakefield et al. 2013, Bodey et al. 2014): 'foraging' (sudden accelerations, or high turning rates and low speed) or 'commuting' (relatively straight trajectory and constant high speed). Using state space models they established that the presence of vessels increased the probability to switch from 'commuting' to 'foraging' at distances up to 11 km from boats. However, while this approach identified changes in behavioural state, it did not attempt to detect shifts in flight direction within a single behavioural state. Indeed, it is likely that seabirds start their approach from a greater distance, flying towards detected vessels ('commuting-like' behaviour) before really engaging in foraging behaviour.

Here we investigate the behavioural interactions of wandering albatrosses *Diomedea exulans* breeding on the Crozet Islands with the longline toothfish fisheries operating in the French Exclusive Economic Zone (EEZ) around Crozet. Wandering albatrosses are known to overlap widely with and to suffer bycatch mortality from fisheries worldwide (Nel et al. 2002, Xavier et al. 2004, Cuthbert et al. 2005, Walker et al. 2006, Otley et al. 2007, Reid et al. 2013), including individuals of this Crozet population (Weimerskirch et al. 1997a, Barbraud et al. 2013). In this study, we look at the distance from vessels at which birds start to switch towards more frequent foraging behaviour ('feeding distance'), but also at the distance at which they start to fly towards vessels. We thus provide the first estimate of the 'attraction distance': the distance at which seabirds show an approach response to fishing vessels.

MATERIALS AND METHODS

Albatross tracking data

The study was carried out on Ile de la Possession (Crozet Archipelago 46° S, 52 °E). A total of 69 incubating adult birds were equipped with GPS tags (igotU mobile technology): 43 in 2011 (from 14 January to 19 March) and 26 in 2012 (from 25 January to 11 March). Birds were caught on their nest and the GPS tags encased in heat shrink tubing were attached onto back feathers using adhesive Tesa tape. During tag attachment or recovery, birds were either restrained on the nest, or removed while the egg was secured, depending on what was most appropriate in each case. The total mass of attached devices (<32 g including the final package) was well under the 3% recommended threshold (Phillips et al. 2003). Birds were caught on the nest before they started a foraging trip for attachment of devices and on their return to the nest for recovery of tags. All GPS tags had a recording frequency of 15 min (for an expected battery life duration of more than 40 d, covering the wide range of incubation trip duration in this species). In total, 72 tracks were recorded (3 birds made 2 successive trips before being recaptured).

Fisheries data

In the Crozet EEZ, the 7 French longliners targeting Patagonian toothfish were the only legally active vessels operating during the study period. They usually alternated their periods of activity so that vessel density in the area rarely exceeded 3 or 4 at any given time. Data on vessel positions (using GPS technology) for each of these boats was obtained from VMS equipment made available by the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) administration. Vessel positions were recorded every hour. In addition, the exact setting and hauling positions with times were available for all longlines from the Pecheker database, hosted at the Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris (Gasco 2011, Pruvost et al. 2011, A. Martin & P. Pruvost unpubl. data). We combined VMS data with fisheries activity data to recreate vessel trips with fishing events. We then made a linear interpolation of positions to obtain 1 position every 10 min.

Author copy

Attraction distance: directed flight towards vessels

We assumed that a bird attracted to a vessel will demonstrate a flight precisely directed towards it. Therefore, for every GPS location for each bird, we considered each of the heading directions towards all surrounding vessels, together with the related distances to the boat. As we estimated boat locations every 10 min, any bird position will fall within 5 min of an estimated position of any vessel, giving a temporal resolution of 'simultaneous locations' of ±5 min.

For each bird position, we considered the difference between the real direction followed by birds (direction from bird position at time t to bird position at time $t + 1$) with the list of all possible directions the bird could have followed to reach 1 of the vessels present in the EEZ (boats positions at time $t \pm 5$ min). These angular differences α (see Fig. 1), between 0 (bird flying towards a boat) and 180° (bird flying away from a boat), should be uniformly distributed between 0 and 180° if seabirds are not reacting to vessels (and assuming boats and vessels are randomly distributed over the same area). However, this value will be near 0° for a bird flying towards a vessel, so that the α distribution will become more 0-skewed at distances where vessels attract birds. We thus looked at how the α distribution changed depending on the distance from vessels to estimate the range of attraction distances. To do so, we computed the proportion of α values < 10° of the direction of a vessel (i.e. probability $\alpha < 10°$), as a function of the distance (by bins of 1 km) from that vessel. We only used in-flight locations for this ratio (location where the calculated speed is >10 km h^{-1}, as albatrosses are unable to sustain flight at lower speeds; Weimerskirch et al. 2002) since travelling abilities and visibility of the boats are considerably reduced for birds sitting on the water, and strongly affected by drift and ocean currents. Each ratio point was established from more than 290 bird positions.

The proportion of $\alpha < 10°$ showed a steep decline followed by a more constant shape as a function of distance, with a clear and sudden transition. We thus modelled it with a piecewise linear regression (Toms & Lesperance 2003), which fits a segmented line to the data and estimates the most likely position of the change in slope. This break point was used as the estimate of the attraction distance: it is the threshold beyond which we do not observe more flights directed towards the boats than 'usual'. This 'baseline' value was compared to the random expectations (10°/180° = 0.056) under a uniform distribution. The R package segmented (Muggeo 2008) was used to apply the piecewise linear regressions (we initialised the break point at 1 km, and *a priori* fixed the number of break points to 1). The results were not significantly affected if we used a 5° threshold for α, or if we binned distances every 2 or 5 km.

Feeding distance: switches to very low apparent speed

Albatrosses have to sit on the water to capture their prey. They may also sit on the water behind a fishing vessel when they wait for offal releases. Thus any feeding behaviour will result in increased time spent sitting on the water, possibly interspersed with flight phases remaining over a small profitable spot. These behaviours associated with feeding will thus result in successive positions with very low apparent speed. As albatrosses cannot sustain flight at speeds of <10 km h^{-1} (Weimerskirch et al. 2002), positions where the apparent speed was lower than this threshold were considered to reflect feeding behaviour. To determine the distance from boats at which we observe that birds start to engage in feeding behaviour, we thus looked at the ratio of the number of low speed locations (<10 km h^{-1}) offset against the number of high speed locations (>10 km h^{-1}), in relation to the distance from boats (in bins of 0.5 km). We expect this ratio to increase when birds scavenge around vessels. We only considered daylight locations for this ratio. Indeed, at night, wandering albatrosses mainly rest on the sea surface (Weimerskirch et al. 1997b), and thus low speed positions are more likely to reflect resting than feeding, so that including them would possibly weaken the signal. For each distance bin, the ratio was established over >100 bird positions. As this low/high speeds ratio also showed a steep decline followed by a more constant shape with distance, a piecewise linear regression model was again applied to determine the distance from vessels at which this increase in the ratio began (with 1 break point, initialised at 500 m). Binning distances every 1 km did not qualitatively change the results.

All calculations were conducted in the R environment (R Development Core Team 2012), using routines that we developed.

Effects of GPS sampling regimes and errors in estimated boat position on our results

Both bird and vessel tracks were recorded here with a relatively low frequency compared to the time and

Author copy

spatial scales at which changes in bird behaviour could occur. Interpolating vessel positions partly overcomes this issue, but introduces some errors in estimated vessel locations. However, we argue here that this is unlikely to affect the conclusions of our study.

A first argument is that by taking a 10° threshold for analysing the α distribution, we overcome the potential lack of sensitivity caused by vessel location incertitude in the axis perpendicular to the bird direction. At a distance of 30 km, a 10° arc covers a field more than 5 km long (2.5 km long at 15 km), which we estimate to cover the magnitude of potential error in vessel position. Indeed, to have a quantitative idea of the magnitude of errors created by interpolation, we compared the interpolated tracks with inserted fishing events that we used in our analyses to tracks likewise interpolated every 10 min, but without inserting fishing events. The distance between simultaneous estimated locations of the same boats obtained by the 2 different methods was lower than 3 km in 95% of cases (max. 12 km, 70% less than 1 km; see also estimates of errors in interpolation of trawler VMS data by Granadeiro et al. 2011).

However, it could be objected that these small but non-negligible errors in boat positions are potentially causing inaccurate measurements of bird–vessel distances and directions. Our second argument, based on the assumption that errors in boat locations are independent of birds' locations, is that these errors are averaged out to a null value by our statistical treatment. As stated above, each ratio point used in our analyses (and illustrated in our 2 figures) is established over some hundreds of bird–vessel location couples. The apparent distances are *a priori* equally likely to be over or underestimated relative to the real bird–vessel distance, so that on average, our points should truly represent the distance bin into which they fall. Moreover, these ratio points are not themselves analysed, but used to reveal a general trend with distance, through regression. A similar reasoning applies to inaccurate measurements of apparent directions.

Finally, because we calculate bird direction *a posteriori* by looking at its next position, there remains a possibility that a flight directed towards a boat at an apparent large distance would have actually started only at a closer distance. This is a limit of the bird track sampling regime. However, we again believe that the statistical treatment will largely compensate for this overestimation risk. Having more frequent bird GPS positions might ascertain this, but at least in the case of albatrosses, it could also complicate the analyses because, depending on wind strength and direction, goal-directed flight might not look as straight at lower spatio-temporal scales.

RESULTS

Attraction distance

The proportion of bird positions directed towards boats presented a steep decline followed by a more

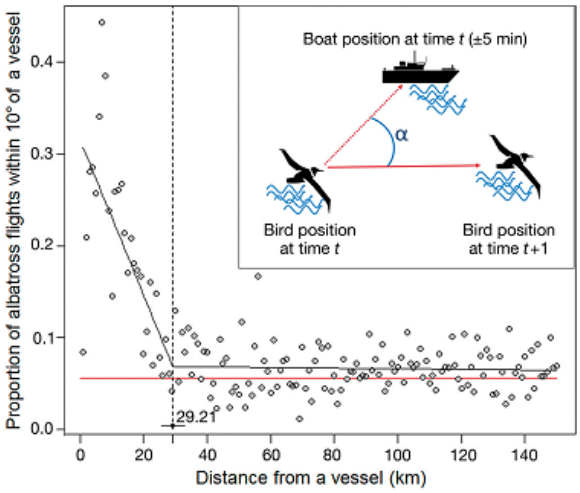


Fig. 1. The proportion of bird movements directed to within 10° of a vessel location. α measures the angular difference between the actual bearing followed by a bird at time *t* (to reach the location at time *t* + 1) and the hypothetical bearing it should have followed to reach the boat location (at the same moment *t*). The *y*-axis shows the probability that α < 10°, as a function of the distance from vessels. Each point is a ratio established over all positions falling into the corresponding distance bin (>290 positions to calculate each point). This is used to estimate the 'attraction distance' of albatrosses to vessels. This proportion is modelled by a 2-part piecewise linear regression (——). The proportion (——) expected from a uniform distribution (10°/180° = 0.056) that suggests random movement and (----) the breaking value of the piecewise regression at 29.2 km (95% CI: 25.5 to 32.9 km) are indicated. N = 72 tracks (69 individuals)

Author copy

constant shape with increasing distance from boats (Fig. 1). The break point between these 2 phases, which we use as an estimate of the attraction distance, was 29.2 km (95% CI: 25.5 to 32.9 km).

At distances larger than this threshold, birds did not show any sign of attraction to boats: the proportion of in-flight positions directed towards boats was very close to the value expected under a uniform angular distribution (10°/180° = 0.056, Fig. 1), suggesting random directions with respect to vessel locations outside of this range.

Feeding distance

The ratio of low versus high apparent speed positions steeply declined with distance from vessels, up to a threshold of 3.1 km (95% CI: 2.9 to 3.2 km), which we use as an estimate of the feeding distance (Fig. 2). Beyond this threshold distance, the ratio of low versus high apparent speed positions was relatively constant.

DISCUSSION

We propose here a new method to estimate the attraction distance of seabirds to fishing boats. This method specifically considers the phase during which birds are approaching vessels, which had to our knowledge never been precisely quantified (Ryan & Moloney 1988, Skov & Durinck 2001, Spear et al. 2004, Bodey et al. 2014). Wandering albatrosses were shown to be attracted to the Crozet fishing fleet from distances up to 30 km, while they started to display feeding behaviour only at much closer distances (3 km). This highlights the importance of taking this approach phase into account when considering behavioural reactions of seabirds to vessels, as previous estimates of 'reaction distances' (using various definitions or methodology) were generally of the order of magnitude of 10 km (Wahl & Heinemann 1979, Ryan & Moloney 1988, Skov & Durinck 2001, Bodey et al. 2014).

The attraction distance is likely to vary across different seabird–fishery systems. It could depend on a number of factors, such as the relative quality and quantity of resources available to birds at vessels (themselves linked to fishery type, boat and bird densities, 'natural' prey availability, etc.; Bartumeus et al. 2010, Tew Kai et al. 2013), flight energetics (albatrosses fly at virtually no cost, and might thus more easily afford large distance attractions) or detection capacities. It would thus be of great interest to investigate it in other systems in order to determine which factors are more influential, or how plastic this behavioural response is. It could also be useful in theory to help assess the bias in ship-based seabird counts for estimating seabird densities (Hyrenbach 2001, Spear et al. 2004).

Our attraction distance estimate is that of a maximum attraction distance, with actually few birds reacting to vessels at 30 km (Fig. 1). It can also be used as an estimate of the minimum detection distance capacity: our results indicate that some individual albatrosses seemed to be able to detect boats as far away as 30 km. This value is close to the theoretical distance (32 km; Thiebault et al. 2014) at which

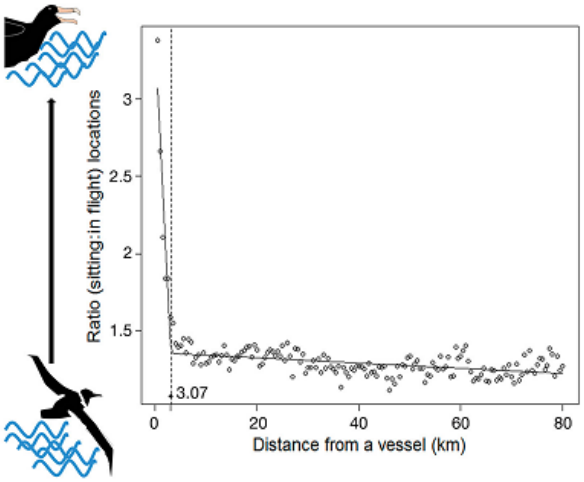


Fig. 2. The ratio of the number of locations with low apparent speed (<10 km h^{-1}, indicative of sitting and thus feeding) divided by the number of locations with high apparent speed (>10 km h^{-1}, indicative of travelling flight) in relation to distance from vessels is used to estimate the 'feeding distance' of albatrosses. Each point in the graph is established over >100 bird–vessel relative positions that fall into the corresponding distance bin. This ratio is modelled as a function of distance by a 2-part piecewise linear regression (——). The breaking value of the piecewise regression (----) at 3.1 km (95% CI: 2.9 to 3.2 km) is indicated. N = 72 tracks (69 individuals)

Author copy

fishing boats (approximately 15 m high above the sea here, possibly with aggregations of feeding birds flying around) would fall below the horizon for the eye of an albatross, which flies below 20 m from the sea surface (Tickell 2000). This suggests that vision could play a central role in this species for interactions with boats. Wandering albatrosses are thought to rely on olfaction to catch some of their prey (Nevitt et al. 2008, Mardon et al. 2010), but scent experiments also suggest that, in contrast to a number of other seabird species, they are not attracted by the odour of dimethyl sulphide produced at fisheries (Lequette et al. 1989, Nevitt et al. 1995). It would suggest that detection capacities could sometimes be a limiting factor in the attraction of albatrosses or other seabirds to vessels, which would indicate a high attractiveness of these boats.

This study highlights the relative complexity of behavioural responses of seabirds to fisheries, made available to investigation by GPS tracking data. We urge others to investigate these behavioural reactions in different seabird–fishery systems, to better understand the factors modulating behavioural responses. This will ultimately help policymakers to adopt more accurate and efficient measures to conciliate seabird conservation with fishery practices, by more accurately assessing risks of interactions from overlap information.

Acknowledgements. We are grateful to the administrators of the Pecheker database for making fisheries data available (Alexis Martin, Patrice Pruvost, Nicolas Gasco and Charlotte Chazeau). The Institiut Polaire Français Paul Emile Victor (IPEV, programme 109) and the Terres Australes and Antarctique Françaises (TAAF) provided logistical support. We thank Paul Tixier for insightful discussions about fishing operations and vessels, Mark Jessopp for helpful comments during the preparation of the manuscript, and 4 reviewers for their constructive remarks which greatly helped to improve the paper. This work would not have been possible without the contribution of all the fieldworkers of programme 109.

LITERATURE CITED

Anderson OR, Small CJ, Croxall JP, Dunn EK, Sullivan BJ, Yates O, Black A (2011) Global seabird bycatch in longline fisheries. Endang Species Res 14:91–106

Arata J, Xavier JC (2003) The diet of black-browed albatrosses at the Diego Ramirez Islands, Chile. Polar Biol 26: 638–647

Arcos JM, Oro D (2002) Significance of fisheries discards for a threatened Mediterranean seabird, the Balearic shearwater *Puffinus mauretanicus*. Mar Ecol Prog Ser 239: 209–220

Barbraud C, Tuck GN, Thomson R, Delord K, Weimerskirch H (2013) Fisheries bycatch as an inadvertent human-induced evolutionary mechanism. PLoS ONE 8:e60353

Bartumeus F, Giuggioli L, Louzao M, Bretagnolle V, Oro D, Levin SA (2010) Fishery discards impact on seabird movement patterns at regional scales. Curr Biol 20: 215–222

Bertrand S, Joo R, Arbulu Smet C, Tremblay Y, Barbraud C, Weimerskirch H (2012) Local depletion by a fishery can affect seabird foraging. J Appl Ecol 49:1168–1177

Bodey TW, Jessopp MJ, Votier SC, Gerritsen HD and others (2014) Seabird movement reveals the ecological footprint of fishing vessels. Curr Biol 24:R514–R515

Brothers NP, Cooper J, Lokkeborg S (1999) The incidental catch of seabirds by longline fisheries: worldwide review and technical guidelines and mitigation. FAO Fisheries Circular No. 937, FAO, Rome

Bugoni L, McGill RAR, Furness RW (2010) The importance of pelagic longline fishery discards for a seabird community determined through stable isotope analysis. J Exp Mar Biol Ecol 391:190–200

Colabuono FI, Vooren CM (2007) Diet of black-browed *Thalassarche melanophrys* and Atlantic yellow-nosed *T. chlororhynchos* albatrosses and white-chinned *Procellaria aequinoctialis* and spectacled *P. conspicillata* petrels off Southern Brazil. Mar Ornithol 35:9–20

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 Conserv Int 22:1–34

Cuthbert R, Hilton G, Ryan P, Tuck GN (2005) At-sea distribution of breeding Tristan albatrosses *Diomedea dabbenena* and potential interactions with pelagic longline fishing in the South Atlantic Ocean. Biol Conserv 121: 345–355

Garthe S, Camphuysen K, Furness RW (1996) Amounts of discards by commercial fisheries and their significance as food for seabirds in the North Sea. Mar Ecol Prog Ser 136:1–11

Gasco N (2011) Contributions to marine science by fishery observers in the French EEZ of Kerguelen. In: Duhamel G, Welsford D (eds) The Kerguelen Plateau, marine ecosystem and fisheries. Proc 1st Int Sci Symp on the Kerguelen Plateau (Concarneau, 2010), Société Française d'Ichtyologie, Paris, p 93–98

Granadeiro JP, Phillips RA, Brickle P, Catry P (2011) Albatrosses following fishing vessels: How badly hooked are they on an easy meal? PLoS ONE 6:e17467

Granadeiro JP, Brickle P, Catry P (2014) Do individual seabirds specialize in fisheries' waste? The case of black-browed albatrosses foraging over the Patagonian Shelf. Anim Conserv 17:19–26

Grémillet D, Pichegru L, Kuntz G, Woakes AG, Wilkinson S, Crawford RJ, Ryan PG (2008) A junk-food hypothesis for gannets feeding on fishery waste. Proc R Soc B Biol Sci 275:1149–1156

Hyrenbach KD (2001) Albatross response to survey vessels: implications for studies of the distribution, abundance, and prey consumption of seabird populations. Mar Ecol Prog Ser 212:283–295

Lequette B, Verheyden C, Jouventin P (1989) Olfaction in subantarctic seabirds: its phylogenetic and ecological significance. Condor 91:732–735

Mardon J, Nesterova AP, Traugott J, Saunders SM, Bonadonna F (2010) Insight of scent: experimental evidence of olfactory capabilities in the wandering albatross (*Diomedea exulans*). J Exp Biol 213:558–563

Author copy

Muggeo VM (2008) Segmented: an R package to fit regression models with broken-line relationships. R News 8: 20–25

Nel DC, Ryan PG, Nel JL, Klages NTW, Wilson RP, Robertson G, Tuck GN (2002) Foraging interactions between wandering albatrosses *Diomedea exulans* breeding on Marion Island and long-line fisheries in the southern Indian Ocean. Ibis 144:E141–E154

Nevitt GA, Veit RR, Kareiva P (1995) Dimethyl sulphide as a foraging cue for Antarctic Procellariiform seabirds. Nature 376:680–682

Nevitt GA, Losekoot M, Weimerskirch H (2008) Evidence for olfactory search in wandering albatross, *Diomedea exulans*. Proc Natl Acad Sci USA 105:4576–4581

Oro D, Jover L, Ruiz X (1996) Influence of trawling activity on the breeding ecology of a threatened seabird, Audouin's gull *Larus audouinii*. Mar Ecol Prog Ser 139: 19–29

Otley H, Reid T, Phillips R, Wood A, Phalan B, Forster I (2007) Origin, age, sex and breeding status of wandering albatrosses (*Diomedea exulans*), northern (*Macronectes halli*) and southern giant petrels (*Macronectes giganteus*) attending demersal longliners in Falkland Islands and Scotia Ridge waters, 2001–2005. Polar Biol 30:359–368

Phillips RA, Xavier JC, Croxall JP, Burger AE (2003) Effects of satellite transmitters on albatrosses and petrels. Auk 120:1082–1090

Pichegru L, Ryan PG, Le Bohec C, van der Lingen CD and others (2009) Overlap between vulnerable top predators and fisheries in the Benguela upwelling system: implications for marine protected areas. Mar Ecol Prog Ser 391: 199–208

Pruvost P, Martin A, Denys G, Causse R (2011) Pecheker-Simpa, a tool for fisheries management and ecosystem modelling. In: Duhamel G, Welsford D (eds) The Kerguelen Plateau, marine ecosystem and fisheries. Proc 1st Int Sci Symp on the Kerguelen Plateau (Concarneau, 2010), Société Française d'Ichtyologie, Paris, p 263–270

R Development Core Team (2012) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna

Reid TA, Wanless R, Hilton G, Phillips RA, Ryan PG (2013) Foraging range and habitat associations of non-breeding Tristan albatrosses: overlap with fisheries and implications for conservation. Endang Species Res 22:39–49

Ryan PG, Moloney CL (1988) Effect of trawling on bird and seal distributions in the southern Benguela region. Mar Ecol Prog Ser 45:1–11

Skov H, Durinck J (2001) Seabird attraction to fishing vessels is a local process. Mar Ecol Prog Ser 214:289–298

Spear LB, Ainley DG, Hardesty BD, Howell SN, Webb SW (2004) Reducing biases affecting at-sea surveys of seabirds: use of multiple observer teams. Mar Ornithol 32: 147–157

Tew Kai E, Benhamou S, van der Lingen CD, Coetzee JC, Pichegru L, Ryan PG, Grémillet D (2013) Are Cape gannets dependent upon fishery waste? A multi-scale analysis using seabird GPS-tracking, hydro-acoustic surveys of pelagic fish and vessel monitoring systems. J Appl Ecol 50:659–670

Thiebault A, Mullers RHE, Pistorius PA, Tremblay Y (2014) Local enhancement in a seabird: reaction distances and foraging consequence of predator aggregations. Behav Ecol 25:1302–1310

Tickell WLN (2000) Albatrosses. Pica Press, Mountfield

Toms JD, Lesperance ML (2003) Piecewise regression: a tool for identifying ecological thresholds. Ecology 84: 2034–2041

Torres LG, Thompson DR, Bearhop S, Votier S, Taylor GA, Sagar PM, Robertson BC (2011) White-capped albatrosses alter fine-scale foraging behavior patterns when associated with fishing vessels. Mar Ecol Prog Ser 428: 289–301

Torres LG, Sagar PM, Thompson DR, Phillips RA (2013) Scale-dependence of seabird-fishery data analysis and management: Reply to Croxall et al. (2013). Mar Ecol Prog Ser 493:301–304

Tuck GN, Polacheck T, Croxall JP, Weimerskirch H (2001) Modelling the impact of fishery by catches on albatross populations. J Appl Ecol 38:1182–1196

Tuck GN, Polacheck T, Bulman CM (2003) Spatio-temporal trends of longline fishing effort in the Southern Ocean and implications for seabird bycatch. Biol Conserv 114: 1–27

Votier SC, Furness RW, Bearhop S, Crane JE and others (2004) Changes in fisheries discard rates and seabird communities. Nature 427:727–730

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. J Appl Ecol 47: 487–497

Votier SC, Bicknell A, Cox SL, Scales KL, Patrick SC (2013) A bird's eye view of discard reforms: bird-borne cameras reveal seabird/fishery interactions. PLoS ONE 8:e57376

Wahl TR, Heinemann D (1979) Seabirds and fishing vessels: co-occurrence and attraction. Condor 81:390–396

Wakefield ED, Bodey TW, Bearhop S, Blackburn J and others (2013) Space partitioning without territoriality in gannets. Science 341:68–70

Walker K, Elliott G (2006) At-sea distribution of Gibson's and Antipodean wandering albatrosses, and relationships with longline fisheries. Notornis 53:265–290

Weimerskirch H, Brothers N, Jouventin P (1997a) Population dynamics of wandering albatross *Diomedea exulans* and Amsterdam albatross *D. amsterdamensis* in the Indian Ocean and their relationships with long-line fisheries: Conservation implications. Biol Conserv 79:257–270

Weimerskirch H, Wilson RP, Lys P (1997b) Activity pattern of foraging in the wandering albatross: a marine predator with two modes of prey searching. Mar Ecol Prog Ser 151:245–254

Weimerskirch H, Bonadonna F, Bailleul F, Mabille G, Dell'Omo G, Lipp HP (2002) GPS tracking of foraging albatrosses. Science 295:1259

Xavier JC, Trathan PN, Croxall JP, Wood AG, Podestá G, Rodhouse PG (2004) Foraging ecology and interactions with fisheries of wandering albatrosses (*Diomedea exulans*) breeding at South Georgia. Fish Oceanogr 13: 324–344

Editorial responsibility: Scott Shaffer, San Jose, California, USA

Submitted: October 9, 2014; Accepted: February 8, 2015
Proofs received from author(s): March 28, 2015

Annexe 7: Publication Ecol. Evol. 2017

Received: 21 July 2016 | Revised: 2 November 2016 | Accepted: 8 November 2016
DOI: 10.1002/ece3.2677

ORIGINAL RESEARCH

WILEY Ecology and Evolution

Behavioral responses to encounter of fishing boats in wandering albatrosses

Julien Collet[1] | Samantha C. Patrick[2] | Henri Weimerskirch[1]

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

[2]University of Liverpool, Liverpool, UK

Correspondence
Julien Collet, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR 7372 CNRS – Université La Rochelle, Villiers en Bois, France.
Email: pro@colletj.fr

Funding information
Institut Paul Emile Victor (IPEV); Terres Australes et Antarctiques Françaises.

Abstract

Animals are attracted to human food subsidies worldwide. The behavioral response of individuals to these resources is rarely described in detail, beyond chances of encounters. Seabirds for instance scavenge in large numbers at fishing boats, triggering crucial conservation issues, but how the response to boats varies across encounters is poorly known. Here we examine the behavioral response of wandering albatrosses (*Diomedea exulans*), equipped with GPS tags, to longline fishing boats operating near their colony for which we had access to vessel monitoring system data. We distinguish between encounters (flying within 30 km of a boat) and attendance behavior (sitting on the sea within 3 km of a boat), and examine factors affecting each. In particular, we test hypotheses that the response to encountered boats should vary with sex and age in this long-lived dimorphic species. Among the 60% trips that encountered boats at least once, 80% of them contained attendance (but attendance followed only 60% of each single encounter). Birds were more attracted and remained attending longer when boats were hauling lines, despite the measures enforced by this fleet to limit food availability during operations. Sex and age of birds had low influence on the response to boats, except the year when fewer boats came fishing in the area, and younger birds were attending further from boats compared to older birds. Net mass gain of birds was similar across sex and not affected by time spent attending boats. Our results indicate albatrosses extensively attend this fishery, with no clear advantages, questioning impacts on foraging time budgets. Factors responsible for sex foraging segregation at larger scale seem not to operate at this fleet near the colony and are not consistent with predictions of optimal foraging theory on potential individual dominance asymmetries. This approach complements studies of large-scale overlap of animals with human subsidies.

KEYWORDS
competition, fisheries, foraging decisions, movement ecology, seabirds, vessel monitoring system

1 | INTRODUCTION

Animals often are attracted by food sources generated by human activities (Oro, Genovart, Tavecchia, Fowler, & Martínez-Abraín, 2013). Revealing the processes involved in these interactions can be key to improve the effectiveness of management measures. These food resources have contributed to the growth or maintenance of some populations, but also led to dependency on human activities (Bicknell, Oro,

This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.
© 2017 The Authors. *Ecology and Evolution* published by John Wiley & Sons Ltd.

Camphuysen, & Votier, 2013; Bugoni, McGill, & Furness, 2010; Oro et al., 2013). In the case of seabirds scavenging on fishery discards, the poor nutritional value of this food can affect reproductive success (Grémillet et al., 2008, 2016; Tew Kai et al., 2013). Accidental captures (bycatch) and collisions also negatively affect population dynamics through increased mortality (Anderson et al., 2011; Weimerskirch, Brothers, & Jouventin, 1997). Bycatch is one of the primary causes of population declines for more than 30 seabird species (Croxall et al., 2012). Moreover, these effects on populations or even communities can be complex when there are individual differences in the susceptibility to interact with boats (e.g., Barbraud, Tuck, Thomson, Delord, & Weimerskirch, 2013; Mills & Ryan, 2005; Tuck et al., 2015; Votier et al., 2004, 2010). Understanding which species, populations, and/or individuals are more susceptible to interact with fishing boats, and why, is thus of primary concern for population predictions and management.

Within species, there can be important variations in the extent of bird–boat interactions between (Granadeiro, Phillips, Brickle, & Catry, 2011) and within populations (e.g., García-Tarrasón et al., 2015; Granadeiro et al., 2011; Patrick et al., 2015; Votier et al., 2010). Individual variations in the extent of interaction can often be explained by individual variation in the overlap of foraging grounds with fishing areas. For instance, the frequent foraging sexual segregation of albatrosses and petrels worldwide can lead to sex-biased bycatch in these species (Bugoni, Griffiths, & Furness, 2011; Weimerskirch et al., 1997). Nevertheless, evidence is accumulating that individuals close to vessels may not always end up scavenging at them (Bodey et al., 2014; Sugishita, Torres, & Seddon, 2015; Torres, Sagar, Thompson, & Phillips, 2013a). Understanding why some individuals stop or not at boats may thus be an important but mostly overlooked parameter to account for, in complement to large-scale overlap assessment (Bodey et al., 2014; Croxall et al., 2013; Torres, Sagar, Thompson, & Phillips, 2013b).

In particular, dominance interactions may largely influence individual responses to boats and thus create variation in the risk of interaction between individuals overlapping over the same fleets. Indeed, inter- and intraspecies interference competition can be high when dense aggregations occur behind boats (Arcos, 2002; chap. 1; Cherel, Weimerskirch, & Duhamel, 1996; Furness, Ensor, & Hudson, 1992; Hudson & Furness, 1989). The assumption that competitive ability could affect attraction and response to boats is recurrent in the literature, but has rarely been tested (Arcos, Oro, & Sol, 2001; Bugoni et al., 2011; Ryan & Boix-Hinzen, 1999; Weimerskirch, Salamolard, Sarrazin, & Jouventin, 1993). This is probably largely due to the challenges of on-board observation conditions: The limited visual reach impedes the detection of nonattracted birds (Skov & Durinck, 2001); moreover, it can be difficult to distinguish and focus on single individuals for long periods of time, let alone identify its sex or age. Yet, we could expect from optimal foraging theory (OFT) that subdominant individuals would be less likely to join an aggregation at a boat when they find one (i.e., fly within attraction distance; Lee, Ounsley, Coulson, Rowcliffe, & Cowlishaw, 2016). They may also have lower energy yields (González-Solís, Croxall, & Wood, 2000; Lee et al., 2016) or be relegated further from the actual source of food (i.e., stay further from boats when attending them; Parker & Sutherland, 1986).

Wandering albatrosses (*Diomedea exulans*) are known to widely attend fishing boats (e.g., Ashford, Croxall, Rubilar, & Moreno, 1995; Cherel et al., 1996) where they can dominate agonistic interactions over smaller-sized species (Weimerskirch, Jouventin, & Stahl, 1986). They have suffered heavily from bycatch mortality worldwide (e.g., Nel et al., 2002; Otley et al., 2007; Weimerskirch et al., 1997), but little is known about individual variation in their interaction behavior with boats. Females are 20% smaller than males on average (Shaffer, Weimerskirch, & Costa, 2001), and when incubating, they tend to forage north of the colony, while males tend to go south where less fishing fleets operate (Weimerskirch et al., 2014). Competitive exclusion of smaller females by larger males has been suggested to explain these patterns (Weimerskirch et al., 1993; but see Shaffer et al., 2001; for an alternative hypothesis). In addition, reproductive performance varies with the age of individuals in this species (Froy, Phillips, Wood, Nussey, & Lewis, 2013; Pardo, Barbraud, & Weimerskirch, 2013; Weimerskirch, Lallemand, & Martin, 2005). It has been suggested that this could be related to changes in foraging areas and/or efficiency when aging (Lecomte et al., 2010; Patrick & Weimerskirch, 2015; Weimerskirch et al., 2014).

Here we examine the behavioral responses of wandering albatrosses from the Crozet Islands to the longline fishing fleet operating near the colony (seven boats in total). We used GPS-tracking data collected over three consecutive breeding seasons on incubating birds of known age and sex, together with GPS positions of boats as recorded for the vessel monitoring system (VMS). This fine-scale resolution data allowed us to define encounter events (birds remaining within attraction range of a boat, beyond on-board observation scope) and attendance behavior (sitting within very close range of a boat), hence to evaluate encounter rates, probability to join an encountered boat compared to simply fly past, and several parameters of attendance behavior. We investigated first the extent of overlap and attendance of wandering albatrosses with the fishing fleet operating close to the colony, second whether these responses to boats differed between sex, age, and/or breeding season, and third what could be the consequences of attendance behaviors and their variation for the net mass gain of birds at sea.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Bird data

The study was carried out on Ile de la Possession (Crozet Archipelago 46°S, 52°E). In total, 160 incubating adult birds were equipped with GPS tags (IgotU Mobile Action Technology) in 2011, 2012, and 2013 between mid-January and mid-March.

Birds were caught on their nest and the GPS tags, encased in heat shrink tubing, were attached onto back feathers using adhesive Tesa tape. The total mass of attached devices (<32 g including the final package, 0.3%–0.5% of the bird body mass) was well under the 3% recommended threshold (Phillips, Xavier, Croxall, &

Burger, 2003). Birds were recaptured on the nest after they left for at least one foraging trip. All GPS tags had a recording frequency of 15 min. In addition, 45 females (18 in 2011, 13 in 2012, and 14 in 2013) and 44 males (20 in 2011, 10 in 2012, and 14 in 2013) were weighed during both equipment of logger and recapture. As birds were not equipped during changeovers, we corrected these mass measurements to take into account rates of mass loss on the nest (Weimerskirch, 1995).

This population has been studied, and each individual banded since 1966 (Weimerskirch et al., 1997). For individuals that were not banded as chicks, we estimated their minimum age as the date of first capture plus 7 years, the youngest age of first breeding attempts (Weimerskirch et al., 1997). Sex was determined from a combination of size differences (Shaffer et al., 2001), copulation and plumage observations, and/or genetic analyses (Weimerskirch et al., 2005). For five individuals, we were uncertain of the age (n = 3) or sex (n = 2) and we removed them from the analyses.

For the remaining individuals, a total of 199 tracks were recorded, but only 194 occurred while at least one boat was present on the Crozet shelf (Table 1).

2.2 | Vessel data

We used data from VMS (boat GPS locations recorded every 1 hr) and fishing events (GPS points taken at the start and end of each line setting or hauling), both made available from the Pecheker database hosted at the Museum National d'Histoire Naturelle de Paris (Martin & Pruvost, unpublished data; Pruvost, Martin, Denys, & Causse, 2011). Following Collet, Patrick, and Weimerskirch (2015), we merged VMS data with fishing activity data to recreate trajectories, that were then linearly interpolated to estimate one point every 10 min. This 10-min resolution means that all bird locations would fall within 5 min of a vessel location, while keeping a large proportion of noninterpolated vessel GPS positions (~1/3–1/5). All VMS points were categorized either as "transit" or "fishing" according to fishing operation records.

In 2011 and 2012, seven vessels were active over the study period (though not necessarily all simultaneously; range 0–6, Table 1). In 2013, only four vessels came, with some periods where there were no active boats over the Crozet area.

This fleet complies with mitigation measures aimed at reducing albatross bycatch. These include setting lines only at night, when albatrosses are much less active, such that most interactions occur when boats are hauling lines (see Section 3).

2.3 | Behavioral modeling of the bird's response to boats

For each bird location, we determined simultaneous locations (±5 min) of each boat present and hence calculated the distance to each of the boats.

When this distance was less than 30 km, we considered the bird location within "attraction range," that is, close enough to potentially detect and approach the boat. Indeed, data show that wandering albatrosses display flight movement directed toward boats more than expected by chance up to ca. 30 km, coinciding with the theoretical visual scope limit (Collet et al., 2015).

If the location was within 3 km, and with a speed <10 km/hr (indicative of a bird sitting on the water), the location was considered as "attending behavior," with possible feeding attempts (albatrosses need to sit on the water to feed). Note that attendance behavior is necessarily within attraction range. This 3-km value was chosen because wandering albatrosses were shown to sit on the water more than usual at distances up to 3 km from boats (Collet et al., 2015).

We defined an "encounter event" as a distinct series of consecutive locations that remain within attraction range (30 km) of at least one boat, without exiting this range for more than four consecutive GPS locations (ca. 1 hr, "time-to-return" parameter). Encounter events are defined independently of whether they contain attendance behavior (Figure 1a). This in turn enables us to model the behavioral response of birds to boats within the conceptual framework of OFT, considering the boat as a patch. The 1-hr "time-to-return" value (i.e., allowing an exit of less than only four GPS locations) was chosen to limit assumptions on how long albatrosses can remember where previously encountered boats were, once having lost sight of them, while in the same time accounting for potential inaccuracies in bird–boat distances due to relatively low GPS acquisition frequency (at least one "true" boat position is recorded every hour).

Note that our choices for the attraction threshold and the time-to-return value limit "false negative" detections of encounter events, at the expense of potentially increasing false positive (i.e., no actual boat detection by the bird) or artificially splitting "true encounters." We include a sensitivity analysis for these two parameters (15–30 km, 0.5–24 hr) in S.I.1 that shows our conclusions are very robust to this choice.

From this decomposition, we could first calculate encounter rates of birds with boats. Then, we assessed the proportion of encounter events that did contain attendance behavior. Assuming that other birds are already attending this boat when our tracked individual makes a decision whether to attend the boat (large number of seabirds indeed attend this fleet; Cherel et al., 1996), this probability to attend a boat is analogous to a scrounging probability within the producer–scrounger framework (Lee et al., 2016). Finally, for each encounter event containing attendance behavior, we could also determine how much time birds spent in attendance behavior (calculated either in absolute value or relative to the whole encounter event duration), analogous to a residence time, and how close to vessels they were on average when doing so (assuming more food is available closer to vessels; Collet et al., 2015).

Because wandering albatrosses are less active at night and their visual range is considerably limited at night or when they sit on the sea surface, we only considered in our analyses the 70.5% of encounter events that contained at least one position with speed >10 km/hr (i.e., "flying") during daylight (day was defined by a solar elevation higher than 6° below the horizon). These retained encounter events included 93.5% of all locations classified as "attendance behavior."

TABLE 1 Trip-level statistics in relation to year, age and sex

		Males			Females			Year		
	Total	Total males	26+ years	<26 years	Total females	26+ years	<26 years	2011	2012	2013
Number of tracks (of individuals)	194 (156)	91 (71)	39 (30)	52 (41)	103 (85)	46 (38)	57 (47)	43 (43)	24 (24)	127 (107)
Max range (km)	1,052 ± 56	1,000 ± 97	1,002 ± 149	998 ± 128	1,098 ± 63	1,014 ± 95	1,165 ± 85	748 ± 102	977 ± 179	1,169 ± 69
Total distance covered (km)	4,685 ± 252	4,433 ± 399	4,418 ± 676	4,443 ± 487	4,907 ± 319	4,409 ± 423	5,310 ± 460	3,325 ± 406	4,537 ± 678	5,173 ± 328
Duration (days)	9.3 ± 0.3	8.7 ± 0.4	8.7 ± 0.7	8.7 ± 0.6	9.8 ± 0.5	10 ± 0.7	9.6 ± 0.7	9.1 ± 0.7	9.2 ± 0.8	9.4 ± 0.4
Average number of boats present during the trip	2.1 ± 0.1	2.2 ± 0.2	2.4 ± 0.3	2.0 ± 0.2	1.9 ± 0.1	2.0 ± 0.2	1.9 ± 0.2	4.0 ± 0.3	2.9 ± 0.0	1.2 ± 0.0
Proportion of trip over Crozet shelf (%)	40.2 ± 2.7	50.7 ± 4.2	53.6 ± 6.6	48.6 ± 5.5	30.9 ± 3.2	32.3 ± 5.2	29.8 ± 4.0	59.1 ± 5.8	42,0 ± 8.2	33.5 ± 3.1
% Of trips (# tracks. # individuals) with encounter event	60.3 (117, 100)	64.8 (59, 49)	69.2 (27, 23)	61.5 (32, 26)	56.3 (58, 51)	54.3 (25, 22)	57.9 (33, 29)	90.7 (39, 39)	87.5 (21, 21)	44.9 (57, 49)
% Of trips (# tracks. # individuals) attending boats when having the opportunity	77.8 (91, 81)	83.1 (49, 40)	92.6 (25, 22)	75.0 (24, 18)	72.4 (42, 41)	72.7 (18, 17)	77.1 (24, 24)	89.7 (35, 35)	66.7 (14, 14)	73.7 (42, 37)
Absolute time spent attending boats (hrs) during a trip, when >0	11.0 ± 1.0	9.7 ± 1.1	9.9 ± 1.7	9.5 ± 1.4	12.6 ± 1.6	15.3 ± 2.7	10.5 ± 2.0	12.5 ± 1.6	8.8 ± 2.4	10.5 ± 1.4
Proportion of trip spent attending boats (%) when >0	7.6 ± 0.7	7.5 ± 0.8	8.1 ± 1.4	6.9 ± 0.9	7.7 ± 1.1	9.0 ± 1.6	6.7 ± 1.5	8.1 ± 1.1	6.1 ± 1.8	7.7 ± 1.0

Note that age was treated as a continuous variable in all analyses. Statistics are means ± *SE* over all concerned trips.

2.4 | Statistical modeling of the factors influencing the behavioral response

We built five independent GLMMs (Figure 1b): one for encounter rate (number of encounters offset by trip duration, modeled with a negative binomial error structure), one for attendance probability at an encounter (binary response: attendance or not, modeled with a binomial error structure), and one for each of the parameters describing attendance behavior, average distance from boat (Gaussian error structure), duration (as the number of attending GPS locations in each encounter, modeled with a negative binomial error structure), and proportion of the encounter event spent attending (number of attending GPS locations offset by encounter duration, modeled with a negative binomial error structure). Response variables dealing with duration were accounted for by the relevant discrete number of GPS locations instead of absolute time value, because the distributions were largely zero-skewed and more accurately modeled through Poisson-like distributions than Gaussian distributions. We used negative binomial distributions to account for important overdispersion (Zuur, 2009).

Age and sex, and their interaction were included in all of the models. To account for large-scale boat density effects, we included the concurrent average number of boats over the Crozet shelf during the bird trip in the encounter rate model. However, for all other models, we rather included year and the year–sex and year–age interactions, grouping 2011 and 2012 together against 2013, as there was consistently much less boats in the area in 2013 (in figures, we illustrate each year separately). Including year rather than actual concurrent boat density seemed more relevant to us for models of behavioral decisions, as we do not see how individuals could have accurate information on the concurrent boat density, but they could have gathered some on the current year conditions, from past trips' experience. In addition, for all models except that of encounter rates, we included as

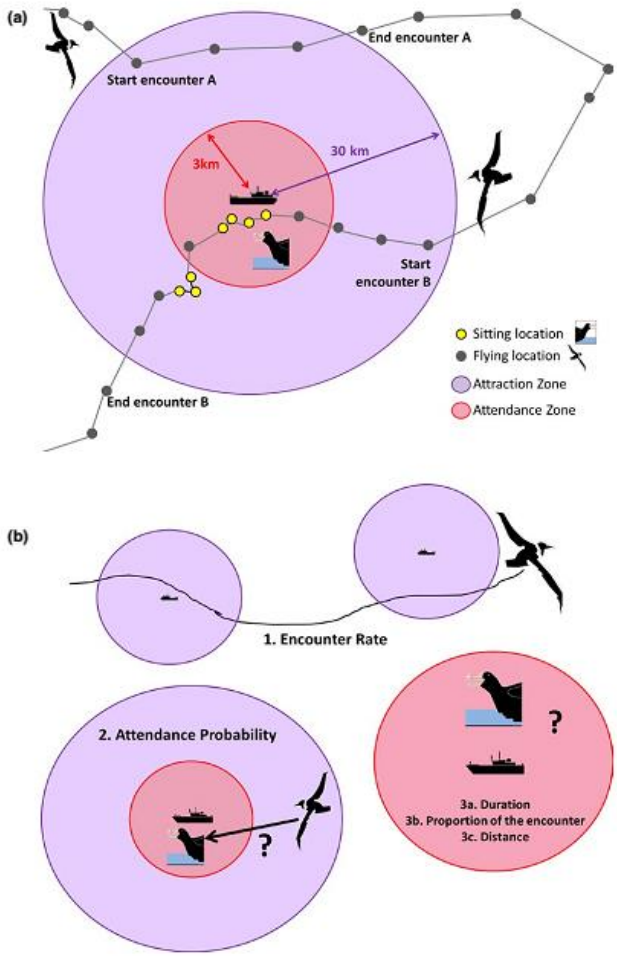


FIGURE 1 (a) Definitions used for modeling the behavioral response to boats (note that the circles actually move with the boat). Two hypothetical encounter events are depicted: (1) encounter without attendance, lasting 3 locations and (2) encounter followed by attendance, lasting 14 locations including four "attendance behavior" locations (speed <10 km/hr indicating sitting, in yellow, 29% of the encounter, at an average distance «3 km). There is a lag of six locs in between the two encounters, which is more than our threshold time-to-return value (four locs) so one and two are considered distinct encounters. (b) Models used in the analyses, following the definitions (see Table 2)

a covariate the average number of vessels present within 30 km of the bird during the encounter (indeed, in 11.0% of encounters, more than one boat at a time was within detection range). For all models except that of encounter rates, we also included a variable accounting for vessel fishing activity, and two different variables were calculated, one for attendance probability and one for attendance behavior parameters.

Sample sizes are given in Table 2. Random effects fitted were both trip ID and bird ID for all models except that of encounter rates, which is calculated at the trip level hence only included bird ID. First-order interaction terms were removed from models when nonsignificant, but all fixed (and random) effects were maintained in final models.

2.4.1 | Accounting for vessel fishing activity

In the case of the attendance probability at an encounter, it is the minimum time elapsed between the start of the encounter event (when the bird enters the 30-km circle) and either the end of the last fishing operations or the start of the next fishing operations (a fishing operation is either line setting or line hauling). This variable will be 0 if the vessel is fishing when the bird enters within 30 km of the boat, but could be for instance 30 min if the vessel stopped fishing half an hour before the encounter, or started fishing half an hour after the start of the encounter (Figure 3). This measure allows us to directly compare encounters with or without attendance behavior.

For all three models of attendance behavior, we accounted for the vessel activity by including the proportion of the encounter event with the vessel being in active fishing operations.

2.5 | Mass gain analyses

We modeled the mass gained at sea (g) in function of year, sex, and level of attendance to boats (the latter proportional to total trip duration). To test the hypothesis that females would obtain less offal at boats because of competition with larger males, we also included the interaction between sex and level of attendance to boats. Following results from Cornioley, Börger, Ozgul, and Weimerskirch (2016), we also included mass at departure as a covariate (using within-sex anomalies in mass at departure to account for size dimorphism). As we had no repeat measures for individuals, we used a linear model without random effects. Similar results were obtained when looking at mass gain rates (g/day at sea).

All analyses were conducted in the R environment. Codes are publically available at https://github.com/julco134/birboat, along with a subsample of relevant data.

3 | RESULTS

Foraging trips varied extensively in duration or distance travelled (194 trips ranging in duration from 2 to 29 days; see Table 1 for more details). All bird trips passed over the Crozet shelf to either reach oceanic waters or stay on the shelf edge. Some trips were mainly restricted within this shelf (Figure 2a,b), but most contained oceanic portions,

TABLE 2 Model outputs for the behavioral responses to boats (model numbers refer to Figure 1b)

Model	Description		Influencing factors (estimators ± standard errors)							
	Population average value	*N* (encounters, tracks, individuals)	Average number of boats	Boat activity	Age	Sex (F vs. M)	Age:sex	Year 2013	Yearage	Yearsex
1. Encounter rate	0.30 ± 0.03 per day of trip	*,194, 156	+0.45 ± 0.04		NS	NS	NS			
2. Probability to interact at an encounter	60.5%	390, 117, 100		+0.19 ± 0.07	NS	NS	NS	NS	NS	NS
3a. Time spent attending boat per encounter	4.34 ± 0.29 hr	236, 91, 81		+2.17 ± 0.33	NS	+0.39 ± 0.13	NS	NS	NS	NS
3b. Proportion of the encounter spent attending boats	28.8% ± 1.0%	236, 91, 81		+0.67 ± 0.24	NS	+0.21 ± 0.10	NS	−0.19 ± 0.09	NS	NS
3c. Average distance from boats when attending them, per encounter	1,254 ± 34 m	236, 91, 81		−569 ± 192	+5.88 ± 5.43	NS	NS	+656 ± 204	−18.88 ± 7.92	NS

Effects of the number of boats present within 30 km are indicated in the Section 3 and not reported here. Estimated ± SE are given when they were significant. N.S. for nonsignificant.

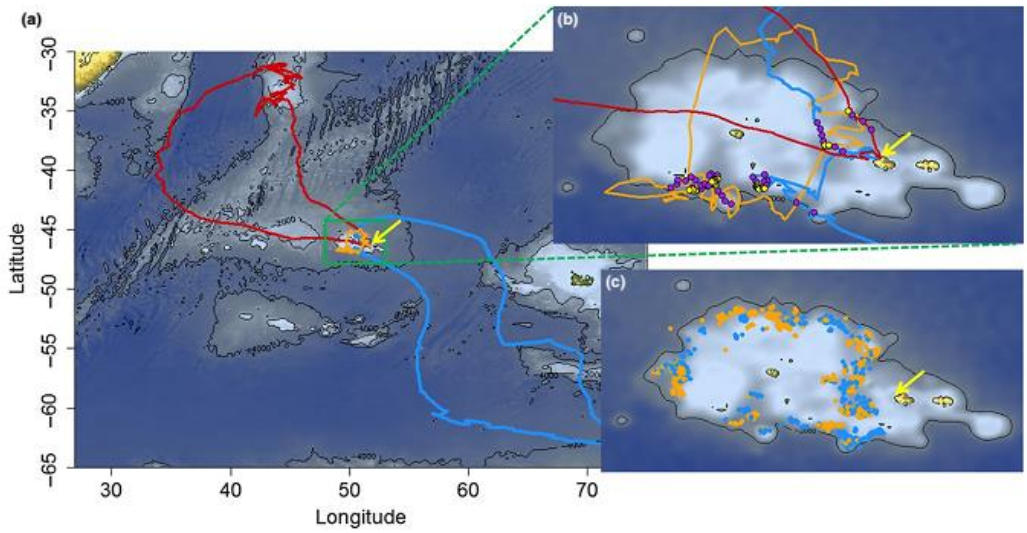


FIGURE 2 (a) Three typical foraging trips of wandering albatrosses from Crozet (yellow arrow). Two mostly oceanic trips, one from a female (in red, 15.5 days) and one from a male (in blue, 19.3 days), and one trip (in orange, from a female, 3.9 days) remaining over the Crozet shelf. (b) Zooms over the Crozet shelf. Locations in flight within 30 km of a boat shown in purple, and locations sitting within 3 km of a boat (attendance) shown in yellow. (c) All locations classified as attendance behavior for males (blue) and females (orange)

to variable extents (average 40% of time over the shelf; see Table 1, Figure 2a,b). Females tended to have longer trips in our sample, but the difference was not significant ($t = -1.560$, $p = .12$), and they spent proportionally less time over the shelf (−20.0% ± 5.3%, $t = 3.790$, $df = 172$, $p < .001$; Table 1), but did not spend less time attending boats ($z = -0.10$, $p = .99$; Table 1). Boat activity was restricted to the Crozet shelf edge, with boats transiting between different areas within it (Figure 2c).

3.1 | Encounter rate and probability to attend boats at encounters

About 60.3% of the 194 bird foraging trips passed at least once within 30 km of a boat during daytime (i.e., ≥1 "encounter event"). Attendance behavior (sitting within 3 km of a boat) occurred in only 60.5% of encounter events (236 of 390), but because trips could contain several encounters, attendance behavior eventually occurred in 79.5% of these trips with at least one encounter (Table 1). Attendance behavior represented 7.6% ± 0.7% of total trip duration on average (max 24.5%; Table 1) for birds attending at least once a boat.

Only the average number of boats present in the Crozet sector during the trip had a significant, positive effect on encounter rate ($z = 6.231$, $p < .001$; Table 2). Females and males had similar encounter rates (Table 2), and they attended boats over the same areas within the shelf (Figure 2c).

Age, sex, and year had no influence on the probability to attend after encounter (Table 2), but birds encountering transiting boats were less likely to attend boats than those encountering boats in fishing operation ($z = -2.580$, $p < .001$; Table 2, Figure 3). Birds were more likely to be attracted when several boats were within detection range (3.62 ± 1.29, $z = 2.807$, $p < .01$).

3.2 | Behavior while attending boats

The higher the fishing activity of the vessel during an encounter event, the longer in absolute time ($z = 12.43$, $p < .001$) or proportional time ($z = 2.828$, $p < .01$) birds spent attending it (Table 2). Birds attended at closer distances from the boat when boats were active ($\chi^2 = 8.800$, $df = 1$, $p < .01$; Table 2). The more the boats within 30 km, the more time remaining attending a boat at an encounter (0.80 ± 0.25, $z = 3.188$, $p = .001$), but it had no effect on the average distance from boats when attending ($\chi^2 = 0.157$, $df = 1$, $p = .69$), and there was a tendency to spend a lower proportion of the event attending (−0.32 ± 0.17, $z = -1.858$, $p = .06$) when more boats were present.

Hence at the population level, attendance behavior occurred mainly when boats were hauling lines (66.3% of all attending locations, day or night) or when no fishing operations were ongoing (31.5%) but rarely during line setting (2.1%). As a comparison, 56.3% of nonattending locations that were within 30 km of a boat occurred while no fishing operations were ongoing, 34.0% occurred during line hauling, and 9.6% during line setting.

Compared to males, females spent more time attending boats at each encounter event both in absolute value ($z = -2.921$, $p < .01$; Table 2) and in proportion to the encounter duration ($z = -2.140$, $p = .03$), although the differences appear rather small (Figure 4a,b).

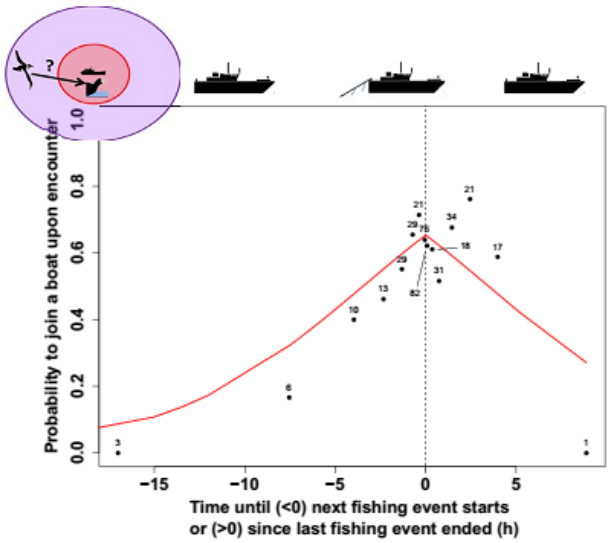


FIGURE 3 Observed (filled dots) and modeled (red solid line) probability to attend a boat upon encounter, depending on time to closest fishing activity at the start of the encounter. Numbers of observations over which proportions were calculated are indicated above each dot. Dashed line shows when the boat was active at the start of the encounter

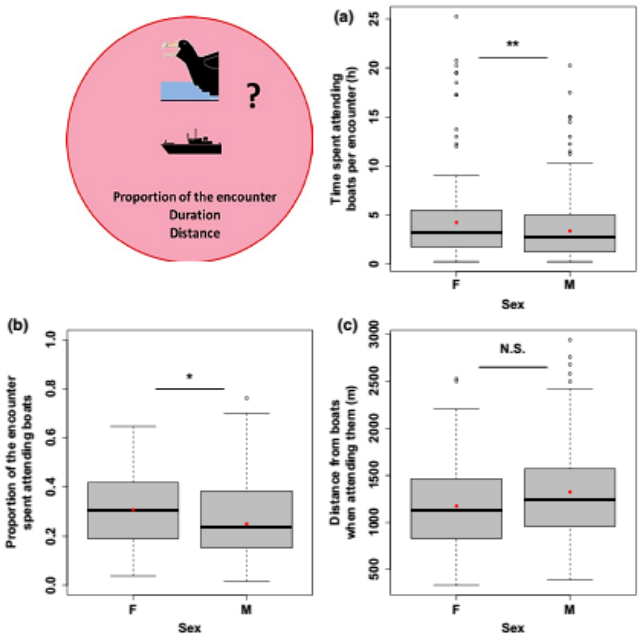


FIGURE 4 Sex effects on attendance behavior: duration (a), proportion of the whole encounter event (b), and average distance from boats (c). Modeled means (Table 2) are shown as red dots

Females were not further from boats when attending them (Figure 4c, Table 2).

Fewer vessels were active in 2013 compared to 2011 and 2012 (Table 1). In 2013, birds stayed the same absolute amount of time attending boats during each encounter as in other years (Table 2, Figure 5a). However, they spent proportionally more time out of the "attending area" during an encounter ($z = -2.372$, $p = .02$; Figure 5b), and on average stayed further from vessels when attending them (+656 ± 204 m; Figure 5c).

Age had no effect on the attendance behavior (Table 2), except in 2013 when younger birds were further from boats when attending them, compared to older birds ($\chi^2 = 5.815$, $df = 1$, $p = .02$, Figure 5c).

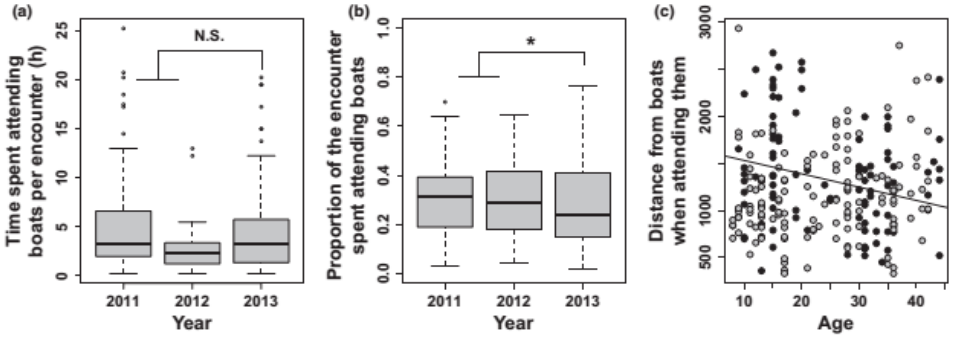


FIGURE 5 Year effects on attendance behavior: duration (a), proportion of the whole encounter events (b), and distance from boats (c). The year effect depended on the age of birds in 2013 (black dots, regression line drawn), but not in 2011–2012 (gray dots)

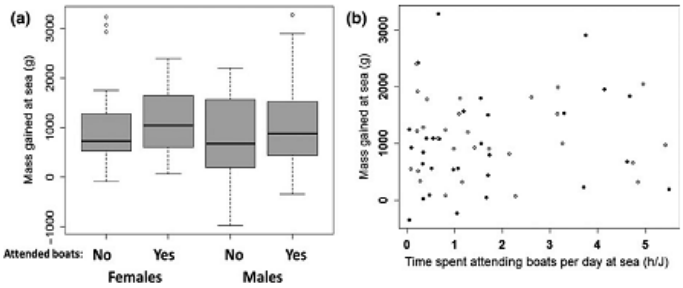


FIGURE 6 Net mass gained at sea by males (in black in B) and females (gray in B), whether or not they attend boats (a), and for those that did attend boats, in function of the proportion of their time at sea spent attending boats (b)

3.3 | Mass gained at sea

Birds with comparatively lower mass at departures (accounting for sex dimorphism) had higher absolute mass gains ($t = -5.821$, $df = 85$, $p < .001$).

Whether birds attended boats or not during their trip had no effects on their mass gain ($t = 0.886$, $df = 85$, $p = .38$; Figure 6a) without interaction with sex ($t = 0.858$, $df = 84$, $p = .39$, Figure 6a). Actually, males and females did not differ in mass gained at sea ($t = -1.091$, $df = 85$, $p = .28$). Mass gains were similar across years ($t < 0.601$, $df = 85$, $p > .55$).

When examining birds attending boats, the proportion of the total trip duration spent attending boats did not influence the mass gained at sea ($t = 0.162$, $df = 52$, $p = .87$; Figure 6b). Again, there were no sex effects ($t = -0.475$, $df = 52$, $p = .64$, Figure 6b), nor interaction between sex and time spent attending boats ($t = 0.370$, $df = 51$, $p = .71$), and no differences between years ($t < 0.901$, $df = 52$, $p > .37$).

4 | DISCUSSION

Our study is the first to decompose the behavioral response of seabirds to boats into encounter probability, attraction probability after encounter, and attendance behavior once at boats, and to relate each of these steps to boat activity or individual characteristics. Our results show that 60% of individuals of any age or sex encountered one or more boat, and 80% of them attended at least one of the boat encountered. Hence overall, nearly 50% of the birds tracked attended fishing vessels in the Crozet sector, and this number would have been much higher were it not a peculiar year of low boat presence (2013) that limited encounter rates. These results provide support for using individual large-scale foraging range overlap with boats as a reasonable proxy for interaction risks in this species (Croxall et al., 2013; Jiménez et al., 2015). Nevertheless, we add on growing evidence that a significant proportion of encounters (~60% here) are not immediately followed by interactions (Bodey et al., 2014; Sugishita et al., 2015; Torres et al., 2013a), suggesting that caution is required to derive precise quantitative prediction of interaction risk from mere overlap data (Croxall et al., 2013; Torres et al., 2013a,b).

Potential dominance effects mediated by sexual size dimorphism or age had a limited influence on behavioral response to boats. In particular, the sex or age foraging segregations observed at larger spatial scales in this species (Weimerskirch et al., 2014) did not operate at the scale of fleet attendance, with the exception of younger birds relegated further from boats in 2013 when less vessels were present overall. The modeling approach developed here allows the examination of behavioral decisions of animals exploiting human-generated resources using the predictions of optimal foraging theory. OFT predicts that

foraging decisions (when to join a patch, how long to exploit a patch, and how to distribute among and/or within patch) will differ with individual dominance (e.g., Lee et al., 2016; Parker & Sutherland, 1986). The strong size dimorphism between sexes in this species (Shaffer et al., 2001) is often assumed to lead to such sexual dominance asymmetry (González-Solís et al., 2000; Ryan & Boix-Hinzen, 1999; Weimerskirch et al., 1993) and thus to different behavioral responses to boats and/or sexual segregation at boats, as is observed at larger scale (Table 1; Weimerskirch et al., 1993, 2014). Our results show the opposite: Females and males attended boats in the same areas, had similar encounter rates with boats, and had the same probability to join a boat at an encounter. Females spent slightly higher amounts of time attending boats at each encounter than males and were not relegated further from boats when attending them. Hence, we found no evidence for competitive exclusion by larger males at boats. As a matter of fact, overall, females spent more time attending this fleet during their trip in terms of absolute time. Finally, males and females had similar mass gain, which was not influenced by the time spent attending boats. To our knowledge, the size-mediated competitive exclusion hypothesis has been reliably established in only one case for seabirds (González-Solís et al., 2000). The fact that it is not observed in wandering albatross, a highly dimorphic species, questions whether such intraspecific size dominance plays a significant role in seabird–fisheries interactions, and hence would affect how individuals distribute at boats when they overlap with the same fleets. Further work on other species is nevertheless required as wandering albatrosses both occupy a distinct position in seabird aggregations, where they dominate all other, smaller-sized species (Weimerskirch et al., 1986), and seem to be much less active at feeding aggregations compared to other albatrosses (Ashford et al., 1995; Cherel et al., 1996). Hence, the effects of intraspecific dominance may be lower in wandering albatrosses than for other species.

The availability of boats around the island influenced the relationships we found. When boat density was higher, encounter rates were higher. Moreover, when there were fewer boats available around the islands in 2013, attending birds were overall further from vessels than in other years and spent a lower proportion of time attending boats at each encounter (i.e., spent more time off the 3-km area while still remaining close to boats). Nevertheless, the absolute value of time spent attending boats at each encounter was similar across years, as was the attraction probability. This might be the result of an increased spatial competition if a similar number of seabirds concentrated around a fewer number of vessels. The 2013 effect on the attendance distance was most marked in younger rather than older birds (Figure 5c), suggesting that experience might play a role on the efficiency of individuals to position within aggregations when bird density increases because of lower boat density. This may be of importance as collisions or bycatch is more likely to occur closer to the boat rather than away when lines are in deeper waters. However, we stress that further work is needed to confirm this age pattern.

As sex and age were poor predictors, a large part of the variation in the attendance behavior remains to be explained. The value of 30 km we used for the attraction range may be an upper limit to the visual detection and therefore not always realized (Collet et al., 2015), so that birds may simply not have detected boats in most possible encounters (Weimerskirch, Capdeville, & Duhamel, 2000). Using more complex modeling approach to try estimating separately detection probability from attraction probability after detection, and including data on wind and/or weather, may be the way forward. The probability to be attracted increased when adopting more restrictive encounter definitions (such as shorter attraction range thresholds), but even then a non-negligible proportion of encounters were not "exploited" by birds (S.I.1).

We nevertheless found that a boat engaged in fishing operations was more likely to attract birds, and that birds stayed attending the boat for longer when these were actively fishing. This is despite the mitigation measures that have been implemented since the mid-2000 in the Crozet exclusive economic zone to reduce bycatch. These measures include the setting of lines only at night when diurnal albatrosses rest at the sea surface (explaining why attendance occurred mainly during hauling and why we excluded night locations for our analyses), the use of weighted lines for faster sinking speeds (wandering albatrosses are strict surface feeders), and ban of any discarding during fishing operations: Fishermen have to delay it to the end of operations, when possible even after a block of several neighboring lines have been hauled, and to favor nonfishing areas for doing so (J.O. des T.A.A.F. 2010, sec. Annexe II-Exercice de la pêche, and more recent ones).

The presence of government observers on-board each boat ensures that these measures are effectively enforced. Although these measures are extremely efficient to eliminate albatross bycatch by this fleet (approximately null in the past decade; Delord, Gasco, Weimerskirch, Barbraud, & Micol, 2005), our results suggest they may not diminish bird attraction to boats. Even more, it questions why birds keep attending boats, especially during fishing operations, while supposedly much less food is available to them. Either they benefit from the presence of subsurface feeders such as diving petrels (Jiménez, Domingo, Abreu, & Brazeiro, 2012) and/or depredating killer and sperm whales (Tixier et al., 2010), that could facilitate access to baits or captures to surface feeders, either a large proportion of the time spent attending boats actually is not food rewarded (Ashford et al., 1995; Cherel et al., 1996). While it seemed not to have impacts on mass gain, such a behavioral trap could affect time budgets and cause issues for chick-rearing birds with higher constraints on time and energy (see also Grémillet et al., 2008, 2016 for impacts of low food quality at boats). The facts that most individuals in our study may have been born before the implementation of these measures, and/or that this species can encounter other fleets further in their range, including during their sabbatical years, may help explain the persistence of this attraction during operations. Yet, there is anecdotal evidence that wandering albatrosses can quickly alter their foraging behavior after a change in food supplies (Gain, 1914 cited by Tickell, 2000), and our results indeed support some behavioral flexibility.

Another unknown aspect is how the presence of boats on the Crozet shelf affects wandering albatross foraging behavior at larger scales (Tew Kai et al., 2013). Fishing activity in the Crozet area started

in the late 1990s (Pruvost, Duhamel, Gasco, & Palomares, 2015), and incubating birds from this colony exploited the shelf slope area before the commencement of fisheries; however, the extent of this behavior at this time is unclear (Weimerskirch et al., 1993). We show here that the proportion of time attending this fleet had no effects on the mass gained at sea, and represented on average less than 8% of the time spent at sea, so that individuals from this colony can still largely rely on other food resources. Determining whether the encounter rates are too high to be opportunistic rather than the result of an active searching process is difficult.

To conclude, we show here that wandering albatrosses attended extensively the fishing fleet operating close to the breeding grounds. Individuals of all age and sex had similar encounter rates with this fleet and attended it in similar proportions, except when resources were scarce and younger birds appeared to be attending further from boats than older birds. Given the strong age and sex patterning found in the foraging behavior of this species at larger scale, our results suggest that segregation is limited at boats accessible to all individuals, supporting the use of overlap data to assess risks of encounters in this species. Further work is needed to determine whether this applies to other species or fisheries, where competition intensity may be different. We identified vessel operations as a factor affecting both attraction probability and time spent attending behind boats, despite enforced measures to reduce boat attractiveness. This may have unforeseen consequences on time budgets if boats act as poorly rewarding foraging cues, and it highlights that mitigation measures designed for limiting bycatch will probably have a limited impact for the reduction of seabird behavioral dependency on boats when it occurs. Furthermore, we add on growing evidence that a large proportion of encounters are not immediately followed by attending behavior, calling for caution when trying to derive quantified interaction probabilities from large-scale overlap data. Our results suggest that detection limits rather than bird decision-making may be involved in our case, although this will require further investigation. However, we stress that when encounter rates are no longer limiting factors (high boat density and/or predictability), the relationship between overlap and interaction levels may be far from linear. Finally, while we developed this approach in the context of seabirds–fisheries interactions, it could be adapted for other human activities attracting wildlife, or to gain fundamental insights into wild animal decision-making and/or detection capabilities.

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to the administrators of the Pecheker database (Alexis Martin, Patrice Pruvost, Nicolas Gasco, and Charlotte Chazeau) who kindly provided access to the VMS and longline data. Logistical and financial support was provided by the Institut Paul Emile Victor (IPEV) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises. This work would not have been possible without the contribution of all fieldworkers of IPEV Programme 109. We also thank two anonymous reviewers who provided constructive comments to help improve the manuscript.

CONFLICT OF INTEREST

None declared.

DATA ARCHIVING

A subset of the data is available with all relevant R codes at https://github.com/julco134/birboat. More data could be shared on request, but there is restriction on sharing vessel-related data.

REFERENCES

Anderson, O. R., Small, C. J., Croxall, J. P., Dunn, E. K., Sullivan, B. J., Yates, O., & Black, A. (2011). Global seabird bycatch in longline fisheries. *Endangered Species Research*, *14*, 91–106.

Arcos, J. M. (2002). *Foraging ecology of seabirds at sea: Significance of commercial fisheries in the NW Mediterranean*. Universitat de Barcelona.

Arcos, J., Oro, D., & Sol, D. (2001). Competition between the yellow-legged gull *Larus cachinnans* and Audouin's gull *Larus audouinii* associated with commercial fishing vessels: The influence of season and fishing fleet. *Marine Biology*, *139*, 807–816.

Ashford, J. R., Croxall, J. P., Rubilar, P. S., & Moreno, C. A. (1995). Seabird interactions with longlining operations for *Dissostichus eleginoides* around South Georgia, April to May 1994. *CCAMLR Science*, *2*, 111–121.

Barbraud, C., Tuck, G. N., Thomson, R., Delord, K., & Weimerskirch, H. (2013). Fisheries bycatch as an inadvertent human-induced evolutionary mechanism. *PLoS One*, *8*(4), e60353. doi: 10.1371/journal.pone.0060353

Bicknell, A. W. J., Oro, D., Camphuysen, K. C. J., & Votier, S. C. (2013). Potential consequences of discard reform for seabird communities. *Journal of Applied Ecology*, *50*, 649–658. doi: 10.1111/1365-2664.12072

Bodey, T. W., Jessopp, M. J., Votier, S. C., Gerritsen, H. D., Cleasby, I. R., Hamer, K. C., … Bearhop, S. (2014). Seabird movement reveals the ecological footprint of fishing vessels. *Current Biology*, *24*, R514–R515. doi: 10.1016/j.cub.2014.04.041

Bugoni, L., Griffiths, K., & Furness, R. (2011). Sex-biased incidental mortality of albatrosses and petrels in longline fisheries: Differential distributions at sea or differential access to baits mediated by sexual size dimorphism? *Journal of Ornithology*, *152*, 261–268. doi: 10.1007/s10336-010-0577-x

Bugoni, L., McGill, R. A., & Furness, R. W. (2010). The importance of pelagic longline fishery discards for a seabird community determined through stable isotope analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *391*, 190–200.

Cherel, Y., Weimerskirch, H., & Duhamel, G. (1996). Interactions between longline vessels and seabirds in Kerguelen waters and a method to reduce seabird mortality. *Biological Conservation*, *75*, 63–70.

Collet, J., Patrick, S. C., & Weimerskirch, H. (2015). Albatrosses redirect flight towards vessels at the limit of their visual range. *Marine Ecology Progress Series*, *526*, 199–205. doi: 10.3354/meps11233

Cornioley, T., Börger, L., Ozgul, A., & Weimerskirch, H. (2016). Impact of changing wind conditions on foraging and incubation success in male and female wandering albatrosses. *Journal of Animal Ecology*, *85*, 1318–1327. doi: 10.1111/1365-2656.12552

Croxall, J. P., Butchart, S. H. M., Lascelles, B., Stattersfield, A. J., Sullivan, B., Symes, A., & Taylor, P. (2012). Seabird conservation status, threats and priority actions: A global assessment. *Bird Conservation International*, *22*, 1–34. doi: doi: 10.1017/S0959270912000020

Croxall, J., Small, C., Sullivan, B., Wanless, R., Frere, E., Lascelles, B., … Yates, O. (2013). Appropriate scales and data to manage seabird-fishery interactions: Comment on Torres et al. (2013). *Marine Ecology Progress Series*, *493*, 297–300. doi: 10.3354/meps10599

Delord, K., Gasco, N., Weimerskirch, H., Barbraud, C., & Micol, T. (2005). Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islands, 2001–2003. *CCAMLR Science*, *12*, 53–80.

Froy, H., Phillips, R. A., Wood, A. G., Nussey, D. H., & Lewis, S. (2013). Age-related variation in reproductive traits in the wandering albatross: Evidence for terminal improvement following senescence. *Ecology Letters*, *16*, 642–649.

Furness, R. W., Ensor, K., & Hudson, A. V. (1992). The use of fishery waste by gull populations around the British Isles. *Ardea*, *80*, 105–113.

Gain, L. (1914). Oiseaux antarctiques. In Masson & Cie (Eds.,), *Deuxieme Expedition Antarctique Française—Sciences Naturelles* (pp. 1–200). Paris, France: Masson et cie.

García-Tarrasón, M., Bécares, J., Bateman, S., Arcos, J. M., Jover, L., & Sanpera, C. (2015). Sex-specific foraging behavior in response to fishing activities in a threatened seabird. *Ecology and Evolution*, *5*, 2348–2358. doi: 10.1002/ece3.1492

González-Solís, J., Croxall, J. P., & Wood, A. G. (2000). Sexual dimorphism and sexual segregation in foraging strategies of northern giant petrels, *Macronectes halli*, during incubation. *Oikos*, *90*, 390–398.

Granadeiro, J. P., Phillips, R. A., Brickle, P., & Catry, P. (2011). Albatrosses following fishing vessels: How badly hooked are they on an easy meal? *PLoS One*, *6*, e17467. doi: 10.1371/journal.pone.0017467

Grémillet, D., Péron, C., Kato, A., Amélineau, F., Ropert-Coudert, Y., Ryan, P. G., & Pichegru, L. (2016). Starving seabirds: Unprofitable foraging and its fitness consequences in Cape gannets competing with fisheries in the Benguela upwelling ecosystem. *Marine Biology*, *163*, 1–11. doi: 10.1007/s00227-015-2798-2

Grémillet, D., Pichegru, L., Kuntz, G., Woakes, A. G., Wilkinson, S., Crawford, R. J., & Ryan, P. G. (2008). A junk-food hypothesis for gannets feeding on fishery waste. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, *275*, 1149–1156. doi: 10.1098/rspb.2007.1763

Hudson, A. V., & Furness, R. W. (1989). The behaviour of seabirds foraging at fishing boats around Shetland. *Ibis*, *131*, 225–237.

Jiménez, S., Domingo, A., Abreu, M., & Brazeiro, A. (2012). Bycatch susceptibility in pelagic longline fisheries: Are albatrosses affected by the diving behaviour of medium-sized petrels? *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, *22*, 436–445.

Jiménez, S., Domingo, A., Brazeiro, A., Defeo, O., Wood, A. G., Froy, H., … Phillips, R. A. (2015). Sex-related variation in the vulnerability of wandering albatrosses to pelagic longline fleets. *Animal Conservation*, *19*, 281–295.

Journal Officiel des Terres Australes et Antarctiques Françaises (2010). *Arrêté n° 2010-53 du 30 août 2010 prescrivant les règles encadrant l'exercice de la pêche à la légine (Dissostichus eleginoides), aux raies (Bathyraja eatonii, Bathyraja irrasa, Raja taaf), au grenadier (Macrourus carinatus), autorisée dans les zones économiques exclusives de Crozet et de Kerguelen*.

Lecomte, V. J., Sorci, G., Cornet, S., Jaeger, A., Faivre, B., Arnoux, E., … Weimerskirch, H. (2010). Patterns of aging in the long-lived wandering albatross. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*, 6370–6375. doi: 10.1073/pnas.0911181107

Lee, A. E. G., Ounsley, J. P., Coulson, T., Rowcliffe, J. M., & Cowlishaw, G. (2016). Information use and resource competition: An integrative framework. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *283*, 20152550. doi: 10.1098/rspb.2015.2550

Mills, M. S., & Ryan, P. G. (2005). Modelling impacts of long-line fishing: What are the effects of pair-bond disruption and sex-biased mortality on albatross fecundity? *Animal Conservation*, *8*, 359–367.

Nel, D. C., Ryan, P. G., Nel, J. L., Klages, N. T. W., Wilson, R. P., Robertson, G., & Tuck, G. N. (2002). Foraging interactions between Wandering Albatrosses *Diomedea exulans* breeding on Marion Island and longline fisheries in the southern Indian Ocean. *Ibis*, *144*, E141–E154. doi: 10.1046/j.1474-919X.2002.00092.x

Oro, D., Genovart, M., Tavecchia, G., Fowler, M. S., & Martínez-Abraín, A. (2013). Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. *Ecology Letters*, *16*, 1501–1514. doi: 10.1111/ele.12187

Otley, H., Reid, T., Phillips, R., Wood, A., Phalan, B., & Forster, I. (2007). Origin, age, sex and breeding status of wandering albatrosses (*Diomedea exulans*), northern (*Macronectes halli*) and southern giant petrels (*Macronectes giganteus*) attending demersal longliners in Falkland Islands and Scotia Ridge waters, 2001–2005. *Polar Biology*, *30*, 359–368. doi: 10.1007/s00300-006-0192-8

Pardo, D., Barbraud, C., & Weimerskirch, H. (2013). Females better face senescence in the wandering albatross. *Oecologia*, *173*, 1283–1294. doi: 10.1007/s00442-013-2704-x

Parker, G. A., & Sutherland, W. J. (1986). Ideal free distributions when individuals differ in competitive ability: Phenotype-limited ideal free models. *Animal Behaviour*, *34*, 1222–1242. doi: 10.1016/S0003-3472(86)80182-8

Patrick, S. C., Bearhop, S., Bodey, T. W., Grecian, W. J., Hamer, K. C., Lee, J., & Votier, S. C. (2015). Individual seabirds show consistent foraging strategies in response to predictable fisheries discards. *Journal of Avian Biology*, *46*, 431–440. doi: 10.1111/jav.00660

Patrick, S. C., & Weimerskirch, H. (2015). Senescence rates and late adulthood reproductive success are strongly influenced by personality in a long-lived seabird. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *282*, 20141649. doi: 10.1098/rspb.2014.1649

Phillips, R. A., Xavier, J. C., Croxall, J. P., & Burger, A. E. (2003). Effects of satellite transmitters on albatrosses and petrels. *The Auk*, *120*, 1082–1090. doi: 10.1642/0004-8038(2003) 120[1082:EOSTOA]2.0.CO;2

Pruvost, P., Duhamel, G., Gasco, N., & Palomares, M. L. D. (2015). A short history of the fisheries of Crozet Islands. *Fisheries Centre Research Reports*, *23*, 31.

Pruvost, P., Martin, A., Denys, G., & Causse, R. (2011). Pecheker-Simpa, a tool for fisheries management and ecosystem modelling. *Proceedings of the 1st international Science Symposium on the Kerguelen Plateau (Concarneau, 2010)*, The Kerguelen Plateau, Marine Ecosystem and Fisheries: 263–270 pp.

Ryan, P. G., & Boix-Hinzen, C. (1999). Consistent male-biased seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery. *The Auk*, *116*(3), 851–854.

Shaffer, S. A., Weimerskirch, H., & Costa, D. P. (2001). Functional significance of sexual dimorphism in Wandering Albatrosses, *Diomedea exulans*. *Functional Ecology*, *15*, 203–210. doi: 10.1046/j.1365-2435.2001.00514.x

Skov, H., & Durinck, J. (2001). Seabird attraction to fishing vessels is a local process. *Marine Ecology Progress Series*, *214*, 289–298. doi: 10.3354/meps214289

Sugishita, J., Torres, L. G., & Seddon, P. J. (2015). A new approach to study of seabird-fishery overlap: Connecting chick feeding with parental foraging and overlap with fishing vessels. *Global Ecology and Conservation*, *4*, 632–644. doi: 10.1016/j.gecco.2015.11.001

Tew Kai, E., Benhamou, S., van der Lingen, C. D., Coetzee, J. C., Pichegru, L., Ryan, P. G., & Grémillet, D. (2013). Are Cape gannets dependent upon fishery waste? A multi-scale analysis using seabird GPS-tracking, hydroacoustic surveys of pelagic fish and vessel monitoring systems. *Journal of Applied Ecology*, *50*, 659–670. doi: 10.1111/1365-2664.12086

Tickell, W. L. N. (2000). *Albatrosses*. Mountfield, Sussex, UK: Pica Press.

Tixier, P., Gasco, N., Duhamel, G., Viviant, M., Authier, M., & Guinet, C. (2010). Interactions of Patagonian toothfish fisheries with killer and sperm whales in the Crozet islands Exclusive Economic Zone: An assessment of depredation levels and insights on possible mitigation strategies. *CCAMLR Science*, *17*, 179–195.

Torres, L. G., Sagar, P. M., Thompson, D. R., & Phillips, R. A. (2013a). Scaling down the analysis of seabird-fishery interactions. *Marine Ecology Progress Series*, *473*, 275–289. doi: 10.3354/meps10071

Torres, L. G., Sagar, P. M., Thompson, D. R., & Phillips, R. A. (2013b). Scale-dependence of seabird-fishery data analysis and management: Reply to Croxall et al. (2013). *Marine Ecology Progress Series*, *493*, 301–304. doi: 10.3354/meps10600

Tuck, G. N., Thomson, R. B., Barbraud, C., Delord, K., Louzao, M., Herrera, M., & Weimerskirch, H. (2015). An integrated assessment model of seabird population dynamics: Can individual heterogeneity in susceptibility to fishing explain abundance trends in Crozet wandering albatross? *Journal of Applied Ecology*, *52*, 950–959.

Votier, S. C., Bearhop, S., Witt, M. J., 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. doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01790.x

Votier, S. C., Furness, R. W., Bearhop, S., Crane, J. E., Caldow, R. W. G., Catry, P., ... Thompson, D. R. (2004). Changes in fisheries discard rates and seabird communities. *Nature*, *427*, 727–730. doi: 10.1038/nature02315

Weimerskirch, H. (1995). Regulation of foraging trips and incubation routine in male and female wandering albatrosses. *Oecologia*, *102*, 37–43.

Weimerskirch, H., Brothers, N., & Jouventin, P. (1997). Population dynamics of wandering albatross *Diomedea exulans* and Amsterdam albatross *D. amsterdamensis* in the Indian Ocean and their relationships with long-line fisheries: Conservation implications. *Biological Conservation*, *79*, 257–270.

Weimerskirch, H., Capdeville, D., & Duhamel, G. (2000). Factors affecting the number and mortality of seabirds attending trawlers and long-liners in the Kerguelen area. *Polar Biology*, *23*, 236–249.

Weimerskirch, H., Cherel, Y., Delord, K., Jaeger, A., Patrick, S. C., & Riotte-Lambert, L. (2014). Lifetime foraging patterns of the wandering albatross: Life on the move!. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology: "Charismatic marine mega-fauna"*, *450*, 68–78. doi: 10.1016/j.jembe.2013.10.021

Weimerskirch, H., Jouventin, P., & Stahl, J.-C. (1986). Comparative ecology of the six albatross species breeding on the Crozet Islands. *Ibis*, *128*, 195–213. doi: 10.1111/j.1474-919X.1986.tb02669.x

Weimerskirch, H., Lallemand, J., & Martin, J. (2005). Population sex ratio variation in a monogamous long-lived bird, the wandering albatross. *Journal of Animal Ecology*, *74*, 285–291. doi: 10.1111/j.1365-2656.2005.00922.x

Weimerskirch, H., Salamolard, M., Sarrazin, F., & Jouventin, P. (1993). Foraging strategy of wandering albatrosses through the breeding season: A study using satellite telemetry. *The Auk*, *110*(2), 325–342.

Zuur, A. F. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R, Statistics for biology and health*. New York, NY: Springer [etc.].

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found online in the supporting information tab for this article.

How to cite this article: Collet J., Patrick S.C., and Weimerskirch H. 2017, Behavioral responses to encounter of fishing boats in wandering albatrosses. *Ecology and Evolution*, 00:1–13. doi: 10.1002/ece3.2677.

Annexe 8: Publication Behav. Ecol. 2017

Behavioral Ecology

The official journal of the ISBE International Society for Behavioral Ecology

Behavioral Ecology (2017), 00(00), 1–11. doi:10.1093/beheco/arx097

Original Article

A comparative analysis of the behavioral response to fishing boats in two albatross species

Julien Collet,[a] Samantha C. Patrick,[b] and Henri Weimerskirch[a]

[a]Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR 7372 CNRS – Université La Rochelle, 405 Route de Prissé la Charrière79360 Villiers-en-Bois, France, and [b]School of Environmental Sciences, Brownlow Hill University of Liverpool, Liverpool L69 3GP, UK

Received 8 January 2017; revised 16 June 2017; editorial decision 17 June 2017; accepted 3 July 2017.

Anthropogenic food resources have significantly modified the foraging behavior of many animal species. They enhance large multi-specific aggregations of individuals, with strong ecological consequences. It is challenging to predict how individuals or species can differ in their reaction to these resources. For instance, there are wide variations in seabird species abundance behind fishing boats, and individual variations in interaction rates. Whether this is reflecting variations in fine-scale encounter rates or rather variations in attraction strength is poorly quantified. Here we compare the response of Wandering (WA) and Black-browed (BBA) albatrosses to fishing boats operating in sub-Antarctic waters. We use GPS tracking data from both birds and boats (Vessel Monitoring System). Attraction distances were similar between the 2 species (up to 30 km). BBA foraged further from fishing grounds and encountered boats less frequently than WA, but once they encountered a boat BBA were more strongly attracted (80% vs. 60% chance) and had a higher level of active interaction, compared to WA. Furthermore, in the absence of boats, BBA were rarely observed foraging over the habitat where the fisheries mainly operate, in contrast with WA. We thus report qualitative and quantitative differences in the response of these 2 species to the same fishing fleet. WA, the larger, more dominant and more generalist species was unexpectedly less attracted to fishing vessels. Comparing our results with previously published studies, we suggest that energetic requirements of individuals may be a crucial predictor for assessing risks of interactions with anthropogenic food resources.

Key words: **comparative behavior, fisheries, GPS tracking, seabirds, predictable anthropogenic food sources, vessel monitoring system data.**

INTRODUCTION

Human activities generate large amount of food available for wildlife, especially since the industrial revolution (Oro et al. 2013). Many such subsidies are concentrated in large quantities within highly predictable patch (in time and/or space). They include for instance dumps, fisheries discards, piles of carcasses or garden bird feeders (reviewed in Oro et al. 2013) and are, often referred to as Predictable Anthropogenic Food Sources (PAFS).The concentration of animals at these places is often higher than in more "natural" feeding contexts, with important and well-described consequences on individual behavior (Gilbert et al. 2016; Uyeda et al. 2015), epidemiology (Becker et al. 2015), population (Bino et al. 2010; Garthe et al. 1996; James et al. 2017) or community dynamics (Cortés-Avizanda et al. 2012; Heath et al. 2014; Newsome et al. 2015; Votier et al. 2004b). However some individuals foraging close to these food sources may never or rarely be attracted to them (Bodey et al. 2014; Newey et al. 2009; Skov and Durinck 2001). In addition to individual variation within populations or species, some species are never attracted to PAFS within their range (Hawkins 1982; Nevitt et al. 2004; Petyt 1995; Ramsay et al. 1997). Understanding the causes of this variation at the individual and species level is an important subject for research in behavioral sciences.

It is often believed that generalists rather than specialists, and/or larger and more dominant species are more likely to exploit PAFS. However, this view may not be supported by empirical data (see Oro et al. 2013). Alternatively, species or individuals could first differ in detection capacities, either qualitatively (sensory channels) or quantitatively. For instance, albatrosses and petrels are among the usual and most threatened ship-following species worldwide (Croxall et al. 2012). They are known to strongly rely on olfaction compared to other seabirds, and may be using distinct odor cues (Nevitt 2008; Nevitt et al. 1995). Large seabird species such as gannets or albatrosses can also use visual detection of conspecifics to detect food sources (Grunbaum and Veit 2003; Thiebault et al. 2014). Second, the ability to successfully forage at PAFS may be variable among individuals and species and in turn affect the

Address correspondence to Julien Collet. E-mail: pro@colletj.fr.

© The Author 2017. Published by Oxford University Press on behalf of the International Society for Behavioral Ecology. All rights reserved. For permissions, please e-mail: journals.permissions@oup.com

attraction probability. Observations onboard fishing boats clearly demonstrate the range of differences in foraging behavior exhibited by different seabird species. The capture mode (plunge-diving, surface seizing, kleptoparasitism), the dominance rank within the seabird aggregation, the aggressiveness of individuals and the selectivity in prey item size all vary widely between species and individuals (Arcos 2002; Ashford et al. 1995; Cherel et al. 1996; Hudson and Furness 1989). This can have an impact on inter and intraspecies competition level. The time and energy constraints affecting foraging can also differ within species depending on the breeding stage or status (e.g. incubating vs. chick-rearing adults), or the age or sex of individuals (e.g. Weimerskirch et al. 1993; Weimerskirch 1995). Optimal foraging theory predicts that all of these factors could affect foraging decisions such as the probability to join a foraging patch at a vessel, the time individuals spend in a patch, or their position within aggregations (Giraldeau and Caraco 2000; Stephens and Krebs 1986). A similar reasoning has recently been published to describe the natural history of scavengers (Kane et al. 2016), and indeed parallels are often drawn between scavenging behavior and interactions with PAFS. On the other hand because PAFS were developed recently (on evolutionary time scales) they may act as ecological traps (Schlaepfer et al. 2002; Sherley et al. 2017). In such a case, behavioral reactions to boats may not strongly differ between individuals or species (but see Barbraud et al. 2013).

The interaction between seabirds and fishing boats has been the focus of a tremendous number of studies worldwide. Currently, there are large efforts to assess on a coarse-scale (10s of km) the overlap between bird foraging areas and known fishing fleet target areas (Pichegru et al. 2009; Croxall et al. 2013; Tuck et al. 2015). This approach is motivated by acute conservation issues caused by seabird-fisheries interactions and associated mortality consequences (Anderson et al. 2011; Bicknell et al. 2013; Cury et al. 2011), as well as by the apparent reliance on this food resource for many populations (Bicknell et al. 2013). This approach nevertheless implicitly assumes that 2 populations or species with similar coarse-scale overlap with fisheries will show the same level of interaction. Yet for centuries, observers onboard boats have reported not only differences in seabird behavior (see above) but also large variation in species occurrence and abundance (e.g. Cherel et al. 1996; Hudson and Furness 1989; see Tickell 2000 for historical accounts in albatrosses), that did not necessarily reflect broader local seabird abundance (e.g. Bugoni et al. 2011; Oro and Ruiz 1997; Stempniewicz 1994; Weimerskirch et al. 2000). This suggests biases in behavioral attractions.

Accurately quantifying this bias in species composition from onboard observations is however challenging (Skov and Durinck 2001). Similarly, we can rarely infer the rates of individual turnover behind boats from onboard observations. Indeed it is very difficult to recognize and focus on particular individuals for extended periods of time or over the large distances they can cover when following boats (Bodey et al. 2014; Collet et al. 2015; Skov and Durinck 2001). As a result it is difficult to determine whether seabird aggregations are the outcome of a fraction of local individuals remaining for long times or a succession of individuals making up a large proportion of the local seabird community. On the latter issue, 2 lines of studies have brought complimentary information: diet studies assessing the amount of fisheries items consumed by individuals; and more recently analyses of fine spatio-temporal associations between individual birds and boats. The latter can now be assessed through simultaneous GPS tracking of birds and fishing boats. These studies reveal important variations in the amount of interactions with boats at the individual (Bodey et al. 2014; Granadeiro et al. 2011; Patrick et al. 2015; Ramos et al. 2009; Torres et al. 2013a; Votier et al. 2004a 2010), population (Granadeiro et al. 2013; Tew Kai et al. 2013) and species levels (Blaber et al. 1995; Bugoni et al. 2010). These studies however rarely quantified interaction opportunities of sampled individuals (i.e., whether they flew within detection range of a boat). Hence it is still challenging to determine whether individuals with low interaction rates or low discards levels in their diet "ignored" boats or simply did not encounter them at fine enough scales to detect them (Collet et al. 2017a). This question seems to have rarely been addressed in other PAFS systems (but see works on white storks: Gilbert et al. 2016; griffon vultures: Monsarrat et al. 2013; hares: Newey et al. 2009; or shearwaters: Soriano-Redondo et al. 2016).

Here, we compare the behavioral response to longline fishing boats between Wandering albatrosses (*Diomedea exulans*, hereafter WA) from Crozet Islands and Black-Browed albatrosses (*Thalassarche melanophrys*, BBA) from Kerguelen Islands, at different stages of their breeding season. Both are large size species known to interact with fishing boats in large extent worldwide (e.g. Granadeiro et al. 2013; Tuck et al. 2015). They breed on sub-Antarctic islands, often sympatrically, but they differ in habitat preferences during breeding: BBA are neritic-slope foragers remaining over shelf waters (Cherel and Weimerskirch 1995; Wakefield et al. 2011; Weimerskirch et al. 1997), while WA exploit a much wider range of bathymetric conditions, from sub-Antarctic shelf waters to subtropical and Antarctic oceanic areas (Weimerskirch et al. 2014). Both are surface-feeding seabirds, although BBA but not WA can occasionally dive to a few meters under the surface (Prince et al. 1994). It has been suggested that the smaller size of BBA may limit the size of food items they can swallow compared to WA (Ashford et al. 1995; Cherel et al. 1996). At boats, WA always dominate BBA during agonistic interactions (Weimerskirch et al. 1986). The dominance and wider diet of WA may lead to the hypothesis that they should forage more frequently at boats. However, this is not fully supported by onboard observations suggesting that BBA are more active within aggregations at boats (Ashford et al. 1995; Cherel et al. 1996).

We examine the response of these 2 species of albatross to the same fishing fleet that is operating in 2 sectors of the Southern Ocean: Kerguelen waters when BBA are incubating and rearing chicks, and then Crozet waters, when WA are incubating. We used fine-resolution GPS tracking data from seabirds coupled with GPS positions of vessels, recorded several times per hour (from Vessel Monitoring System and additional data on fishing operations). WA are attracted to boats at distances up to 30 km (Collet et al. 2015). We first assess whether this attraction distance is similar in BBA. Second we use these estimates as thresholds to statistically compare whether species differed in their probability to be attracted to boats they encountered, in their individual residence time once attracted and in their position within the seabird aggregation (distance from the boat when attending it). Finally, we compare to what extent each species "naturally" exploits the habitat used by boats when no boats were close by to assess how important boats are in habitat choice.

MATERIAL AND METHODS

Bird tracks

GPS loggers (I-GotU Mobile Technology) were deployed on breeding adult albatrosses, in December 2011–January 2012 for black-browed albatrosses at Cañon des Sourcils Noirs, Kerguelen, and

in January–March 2011 and 2012 for wandering albatrosses at Possession Island, Crozet Archipelago. Birds were caught on their nest and GPS loggers were attached to their back feathers with adhesive Tesa tape. Birds were released as soon as possible (generally within 5 min, never >15 min). They left the colony shortly after being released, to forage at sea, and were captured again on their nest upon their return to recover loggers. The mass of attached devices was c. 1% of the mass of BBA, c. 0.3% of the mass of WA, i.e. well below the 3% threshold suggested to effect bird behavior (Phillips et al. 2003). All procedures had been approved and authorized by the Ethics Committee of IPEV (Institut Paul-Emile Victor), the Comité de l'Environnement Polaire, and the administration of Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF).

Sixty-nine incubating WA were equipped with GPS loggers recording fixes every 15 min. 72 incubating trips were recorded for this species, all of them occurred while boats were operating on the Crozet shelf. For BBA, GPS loggers were programmed to record positions every 2 min: we down-sampled to 1 fix in every 7, to have a recording frequency of 14 min, comparable to that of WA. 77 chick-rearing BBA and 9 BBA in late incubation phase were equipped, with several consecutive trips recorded particularly during chick-rearing. A total of 189 trips (>12 h) were recorded for BBA, all of which occurred while boats were present within a 350 km radius around the focal bird. We assigned the 261 trips to 3 species-breeding stage categories for our analyses: BBA incubation (n = 12), BBA-chick rearing (n = 177), and WA incubation (n = 72).

Preliminary analyses did not reveal sex effects on analyzed parameters of boat interactions (WA: Collet et al. 2017a; BBA: Patrick and Weimerskirch 2014 and Weimerskirch et al, unpublished data). Hence, sex was not considered in the analyses presented here.

Boat data

VMS data (GPS fixes every 1 h) was provided by the Pecheker database (Gasco 2011), as longline fleets legally operate in French subantarctic waters off Kerguelen and Crozet. The same 7 boats operate every year in the Kerguelen EEZ until January and then in the Crozet EEZ until March, complying with fishing practices regulations (Journal Officiel des Terres Australes et Antarctiques Françaises 2010). In addition, for both Kerguelen and Crozet operations, we had the date, time and location of all lines set and hauled which we integrated into the VMS tracking data. The legislation imposes that line setting occurs only at night to limit bird interactions during these operations. Most interactions thus occurred during line hauling. Boat tracks were then interpolated to obtain a location every 10 min (as a trade-off between minimizing the ratio of real/interpolated boat positions, and minimizing the time lag between birds and boats locations).

Birds attraction and attendance distance thresholds

To analyze behavioral responses of seabirds to boats, we distinguished between encountering (i.e. entering within detection-attraction range) and attending boats (i.e. sitting within short distance from them). We first quantified encounter rates in each species, accounting for boat density and bird foraging trip duration. We then compared the response of the 2 species after boats had been encountered (e.g. probability of attending, time spent attending per encounter). To define an encounter, we estimated at what distance birds could potentially be attracted to boats ("attraction distance threshold"). This was done in Collet et al. (2015) for WA, and here we used the same methodology for BBA: we calculated the maximal distance at which birds were observed flying in the direction of boats (i.e., within 10°) more than expected from chance (i.e., 10/180 as expected for a uniform distribution of directions; Collet et al. 2015). We defined "attendance behavior" as birds sitting (speed < 10 km/h) within very close range from boats. The attendance distance threshold for WA was previously estimated at 3 km (Collet et al. 2015). To facilitate direct comparisons between species, we used the same 3 km threshold for both BBA and WA.

Comparison of behavioral responses of birds

Once each bird position had been assigned a status ("attendance" if sitting on the water within 3 km of a boat, "within attraction range" if located within 30 km of a boat, "none" in any other circumstances), we defined an encounter event as a series of consecutive locations remaining within the attraction range of a boat. When 2 such series were separated by less than 4 GPS positions outside the attraction range (i.e. ~1 h, the "time-to-return" threshold), we grouped them as a single encounter. An encounter event thus represents one "opportunity", seized or not, to attend a boat.

We compared encounter chances between the 3 species-breeding stage categories (WA-incubation, BBA-incubation, BBA-chick rearing), as the number of encounter events per trip. We used a 2-step GLMM to account for zero-inflation: a binomial model evaluating the probability to encounter at least one boat, followed by a negative binomial GLMM evaluating the number of encounters per trip for trips with at least one encounter. We included as covariates the trip duration and the average number of boats present within 350 km of the bird during the trip.

To compare the strength of attraction to boats between species, for each encounter event we determined whether there was at least one attending location during the encounter. We modeled this proportion in relation to the species-breeding stage category, using a GLMM with a binomial structure. Almost all BBA encounter events started within 1 hour of a fishing operation; hence, there was not enough variability at the start of encounters to test effects of boat activity on the probability of attraction, and this variable was not included in models. For consistency between species, we discarded WA encounter events that started more than 1 h from a fishing operation. We included as a covariate the average number of boats present within detection range (30 km) during the encounter.

For encounters which contained attendance, we compared the attendance behavior between the 3 species-breeding stage categories. Three response variables were used: the total duration of the encounter (which contained attendance events), the proportion of this encounter duration spent attending boats (sitting within 3 km, rather than simply remaining within 30 km), and finally, the average distance from boats when attending them (<3 km). For these 3 models, we also included the average number of boats present within detection range during the encounter, and a variable accounting for vessel fishing activity during the encounter. Indeed though all retained encounters started within 1 h of a fishing activity (see above), some ended well after the end of fishing activities. This fishing-activity covariate was the proportion of the whole encounter duration where the boat was actively fishing (rather than transiting). We tested for the interactions between boat activity and species, but removed it from final models when non-significant. We did not test the interaction between species and average number of boats as it was not variable enough to be biologically meaningful. We used a negative binomial structure for models of encounter duration and proportion

of time attending boats (with encounter duration as an offset), and a Gaussian structure for the average distance when attending.

Habitat selection with or without boats

To determine the extent of "natural" foraging that occurs in areas where boats are present, we first examined the duration of encounters (remaining within 30 km of a vessel) not containing attendance behavior, with a negative binomial GLMM.

Furthermore, we also compared the tendency of species to select habitats exploited by boats when no boats were present. Boats tended to operate over shelf-slope waters, so that most bird attendance occurred over waters between −600 and −1400 m deep (see Results). Since albatrosses are active during the day (Weimerskirch and Guionnet 2002), we developed a model using the number of daylight locations spent in areas of shelf-slope depth as the response variable (−600 km to −1400 m) when not within attraction range of a boat (>30 km). This was offset against the total number of trip locations during daylight. Explanatory variables included the species (BBA or WA) with a binary variable evident of whether a bird was sitting on the water (as a proxy for foraging attempt) or flying (as a proxy for habitat encountered). BBA colony at Kerguelen is located c. 120 km from the −1000 m isobath, whereas this isobath is about 15 km from the WA Crozet colony. Hence for this analysis we only considered BBA GPS locations that were >120 km from the colony to discard parts of tracks which were too close to the colony to encounter shelf slopes. This is a more conservative analysis, and qualitative results remained unchanged when including all BBA GPS locations. Likewise, we only considered WA GPS locations that were over the Crozet shelf area.

All analyses were carried out in R, using lme4 (Bates et al. 2015) and nlme (Pinheiro et al. 2016) for statistical models, packages geosphere (Hijmans et al. 2015) and tripEstimation for track analyses (Sumner and Wotherspoon 2010), and marmap (Pante and Simon-Bouhet 2013) for mapping.

RESULTS

During incubation and chick rearing, BBA foraged mainly over the Kerguelen shelf, and boat attendance occurred mainly on the shelf edge (Figure 1a and b). WA foraged mainly over oceanic waters but

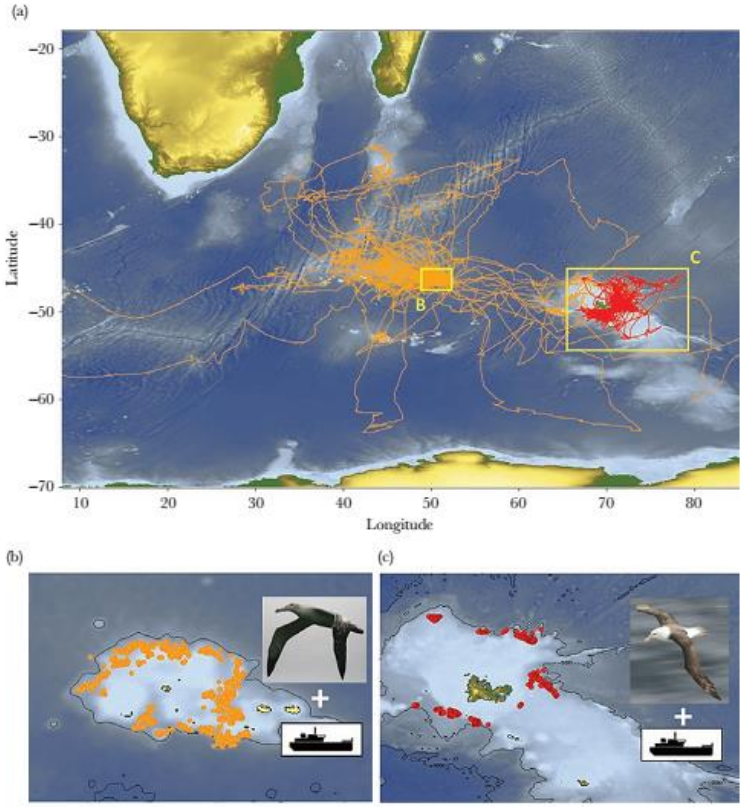


Figure 1
All studied tracks (a) from incubating WA from Crozet (orange) and chick-rearing and incubating BBA from Kerguelen (red). Colors reflect bathymetry, with lighter blues indicating shallower shelf waters. All bird GPS locations identified as "attending" boats (<3 km from a boat with speed<10 km/h) are shown for WA (b) and BBA (c) over the edge of Crozet and Kerguelen shelves respectively (black solid lines indicate 2000 m isobaths; see also Figure 5).

boat attendance occurred over the shelf edge of the Crozet islands (Figure 1a and c). The attraction distance to boats for BBA was 28.6 km (95% CI: 26.0–31.2 km; Figure 2a), i.e., similar to that of WA (29.2 km, 95% CI: 25.5–32.9 km, Figure 2b ; Collet et al. 2015). Trips were shorter in duration for chick-rearing BBA than for incubating BBA (t = 5.655, df = 118, P < 0.001; Figure 3a). WA trips were longer in duration than both chick-rearing BBA trips (t = 14.198, df = 130, P < 0.001; Figure 3a) and incubating BBA trips (t = 3.996, df = 75, P < 0.001), which have both been previously reported (Collet et al. 2017a; Patrick and Weimerskirch 2014).

In BBA, 42 trips lasted less than 24 h (41 from chick-rearing birds, 1 from an incubating bird), and during these short trips boats were encountered in only 2 occasions. However 53.1% of BBA tracks that lasted more than 24 h (78 out of 147 tracks, involving 64.3% of all tracked BBA individuals) contained at least one boat encounter. The probability of encountering at least one boat during a BBA trip >24 h increased with trip duration (z = 2.396, P = 0.02) and tended to be higher for incubating BBA than chick-rearing BBA (z = 1.878, P = 0.06, Figure 3b). In contrast, up to 86.1% of all WA tracks (62 out of 72) contained at least one boat encounter, which is more than for chick-rearing BBA (z = 2.586, P < 0.01, Figure 3b) but statistically similar to the proportion for incubating BBA (z = −0.133, P = 0.89). Overall the probability to encounter at least one boat tended to increase with the average number of boats present in the area (0.33 ± 0.18, z = 1.854, P = 0.06).

The number of encounters within one trip, when >0, was not related to trip duration (z = −1.066, P = 0.29) nor the average number of boats in the area (z = 0.623, P = 0.53). BBA mostly had only one encounter per trip (average when >0: 1.42 ± 0.79; Figure 3b) with no difference between reproductive stages (z = 0.625, P = 0.53). WA generally had several encounters per trip (average when >0: 3.47 ± 2.03; z = 5.299, P < 0.001; Figure 3b). In BBA, 79.1% of boat encounters resulted in boat attendance, a much higher proportion than for WA (57.8%, z = −2.560, P = 0.01, Figure 4a). There was no difference in this proportion between chick-rearing and incubating BBA (z = 0.548, P = 0.58). The number of boats within the detection range during the encounter had a positive effect on the probability of attending one of the boats (2.16 ± 1.03, z = 2.095, P = 0.04).

The duration of encounters which resulted in attendance behavior was variable (median 10.8 h, range 2.0–86.5 h), with no difference between species (z = −0.786, P = 0.43) nor breeding stage in BBA (z = −0.120, P = 0.91). Encounter events lasted longer when more boats were within detection range (0.66 ± 0.07, z = 9.467, P < 0.001) and for WA (1.06 ± 0.29, z = 3.704, P < 0.001), but not for BBA, (z = 0.175, P = 0.86) encounter events were longer when boats were actively fishing. The proportion of the total encounter duration which was actually spent attending boats (sitting within 3 km) was higher when boats were actively fishing (0.78 ± 0.20, z = 3.970, P < 0.001) for both BBA and WA (z = 0.713, P = 0.48). WA spent a lower proportion of the encounter duration attending boats than chick-rearing BBA (z = −5.794, P < 0.001; Figure 4c), but we did not detect differences between incubating WA and incubating BBA (z = 0.388, P = 0.31). Incubating BBA proportionally spent less time attending boats compared to chick-rearing BBA (z = −2.145, P = 0.03, Figure 4c). The number of boats within detection range had no effects on this proportion (z = −0.050, P = 0.96).

When attending boats, chick-rearing BBA were found closer to boats than WA (t = 4.859, df = 79, P < 0.001; Figure 4d) but not closer than incubating BBA (t = 1.336, df = 79, P = 0.19). The average distance from boats when attending was not affected by the number of boats within attraction range (t =−0.629, df = 43, P = 0.53) nor by their fishing activity (t =−1.650, df = 43, P = 0.11), in both species (t =−0.525, df = 42, P = 0.60). Encounters that did not contain attendance were generally short (2.1 ± 1.2 h, median 1 h 15 min, Figure 5a) and did not differ in duration between species nor reproductive stages (chick-rearing BBA vs. WA: z = 1.150, P = 0.25; vs incubating BBA: z = −0.139, P = 0.89). The duration did not depend on the number of boats within detection range (z = 1.446, P = 0.15) nor on their fishing activity (z = 0.125, P = 0.90).

Attendance behavior occurred mainly over shelf-slope waters (mean −1140 ± 31 m, Figures 1 and 5b, e, f) where fisheries operate around Crozet and Kerguelen. When no boats were present within detection ranges, WA regularly sat on the surface (a pre-requisite for feeding) over shelf-slope waters (Figure 5b, d), whereas BBA less frequently sat over these waters (Figure 5b, c; t = 3.605, df = 244, P < 0.001).

DISCUSSION

We showed clear differences in the behavioral response to boats between chick-rearing BBA in Kerguelen and incubating WA in Crozet, which interact with the same toothfish longline fleet.

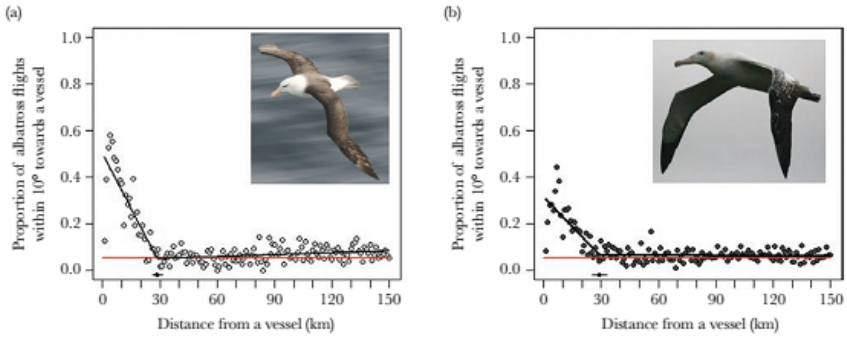


Figure 2

Proportion of flights directed (<10°) towards a boat for BBA (a) and for WA (b, re-drawn from Collet et al. 2015), as a function of the distance from boats. The red, straight line indicates null expectations (10/180) for birds not attracted to boats. The broken black line is the fitted segmented linear regression, with a breakpoint for BBA estimated at 28.6 km. The breakpoint estimated for WA from the same methodology was 29.2 km (Collet et al. 2015).

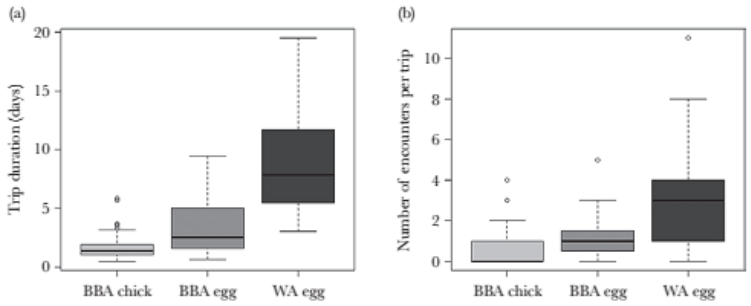


Figure 3
Trip duration (a) and numbers of encounter per trip (b) for the different species and breeding stages. Trip duration had only limited and non-linear influence on the number of encounters during trips (see Results).

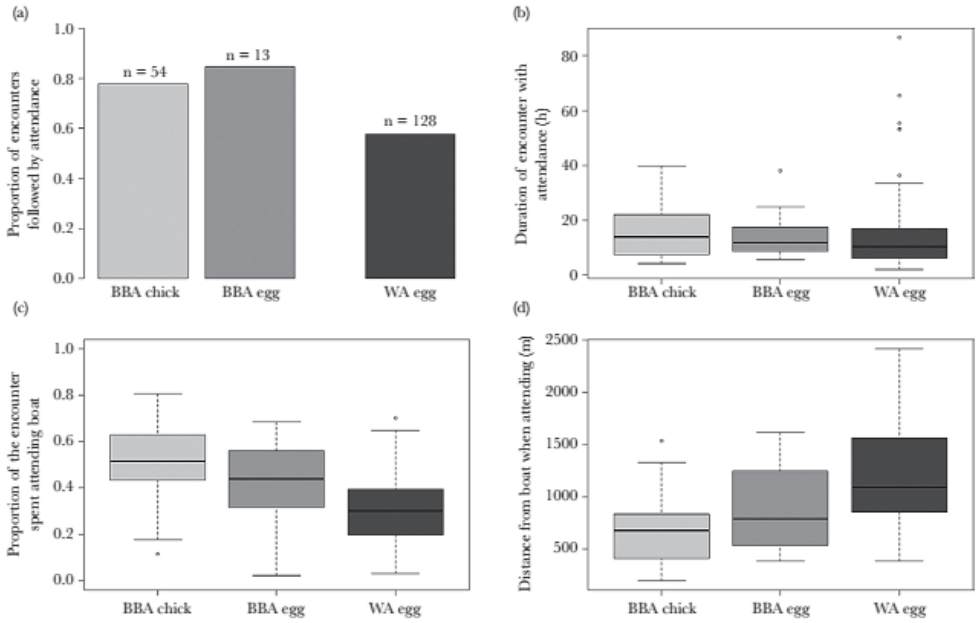


Figure 4
Probability to be attracted (a) and behavior when attending: total duration of encounters (b), proportion of the encounter duration spent attending (c) and average distance from boats when attending (d) for different species and breeding stages.

Overall, attraction distances were similar between the 2 species. However, BBA encountered boats less frequently than WA; but once boats were encountered, BBA showed stronger attractions and more active interactions with boats, compared to WA. In addition, we found evidence that WA naturally foraged over shelf-slope waters where fisheries mainly operate, whereas BBA targeted these areas mainly to attend boats.

It is generally considered that larger, more dominant species and generalist species are more likely to attend PAFS (Bicknell et al. 2013, but see Oro et al. 2013). In our system, WA clearly dominate all agonistic interactions over BBA and any other species present at boats (Weimerskirch et al. 1986). Moreover, WA can forage over a wide variety of marine habitats (Weimerskirch et al. 2014), compared to BBA which seem to be mainly restricted to neritic waters (Cherel and Weimerskirch 1995; Copello et al. 2014; Wakefield et al. 2011; Weimerskirch et al. 1997). Hence, our results suggest that the smaller and less generalist species was actually the more strongly attracted to boats. In Spain, it was shown that shearwaters could extensively attend boats, despite being outcompeted and dominated by gull species (Arcos 2002) which are traditionally seen as more generalists than procellariiformes (see also Oro et al. 2013). Our results also seem consistent with onboard observations of the behavior of birds close to boats. Indeed BBA tend to be more actively involved in multi-species feeding aggregations than WA (Ashford et al. 1995; Cherel et al. 1996).

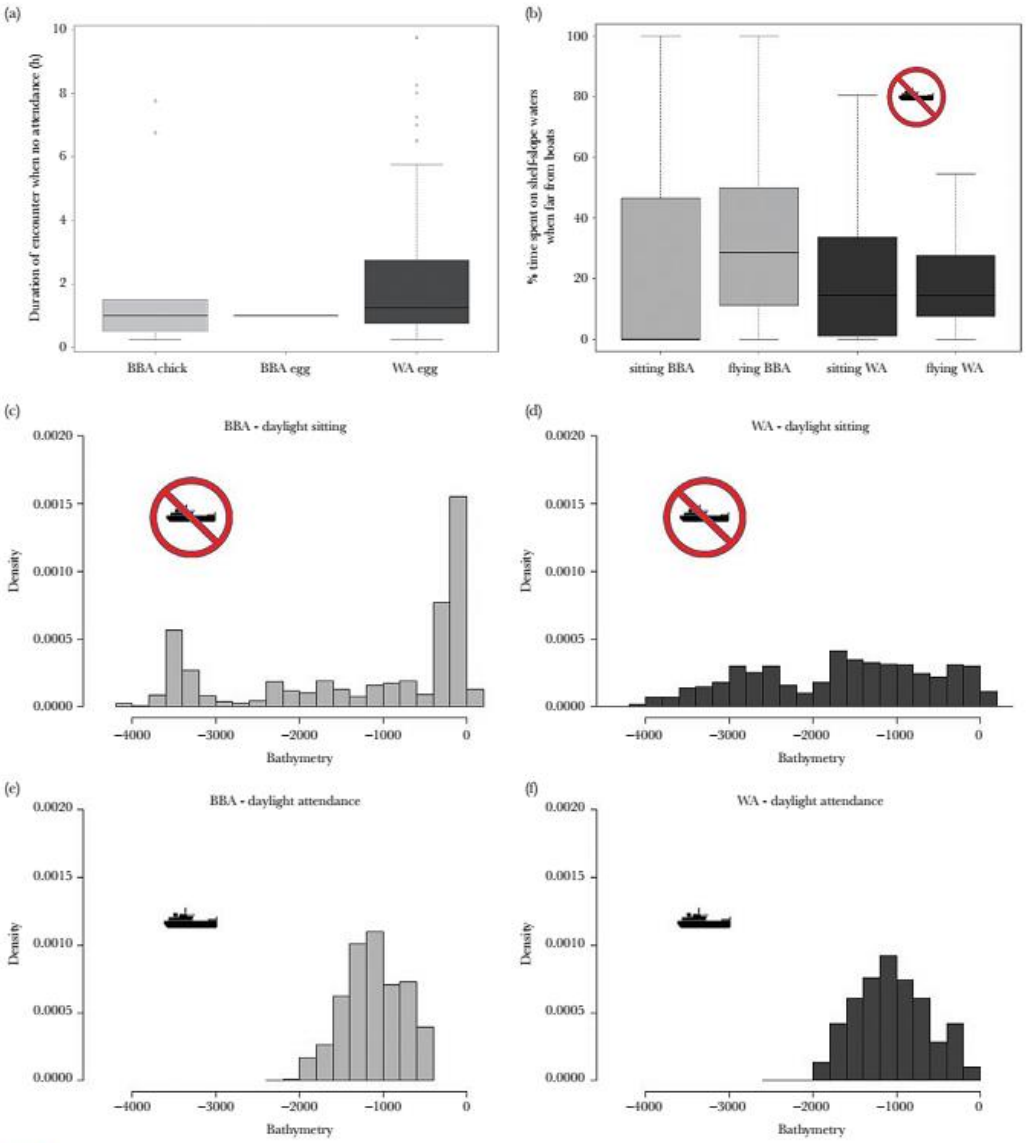


Figure 5
Behavior when not attending: duration of encounters when no attendance occurred (a), proportion of the trip duration spent sitting or flying over shelf-slopewaters when no boats were within 30 km (b), and bathymetry distribution when BBA (c) and WA (d) were sitting >30km from any boat compared to bathymetry distribution when BBA (e) and WA (f) were sitting within 3 km of a boat.

Seabirds provisioning young chicks are more constrained energetically than incubating individuals (Ricklefs 1983; Weimerskirch and Lys 2000). It is striking to note that here the most constrained birds, i.e. BBA brooding chicks, were more strongly attracted to boats. In Spain, during breeding white storks increased efforts to join and forage on dumps, compared to the non-breeding season (Gilbert et al. 2016). Cape gannets and griffon vultures were shown to switch on PAFS mainly when natural prey were scarcer (Monsarrat et al. 2013; Tew Kai et al. 2013). Scopoli's shearwaters in the Mediterranean Sea increased feeding on baited hooks

from longlining boats when the density of trawling boats decreased (Soriano-Redondo et al. 2016). At Kerguelen, boats are generally encountered relatively far from the BBA colony, such that encounters were more likely for birds foraging further. During the chick-rearing season, these may be individuals pushed out in less profitable waters by more dominant individuals (Patrick and Weimerskirch 2014). Indeed, shyer BBA in this population have been found to be more likely to range over shelf-slope areas (Patrick and Weimerskirch 2014), although no difference in their overlap with boats was detected. We also showed that although BBA less frequently sat on the water (a pre-requisite for feeding) on shelf-slope areas when no boats were present, they still spent a non-trivial part of their trip flying over these areas. The relatively low boat density in the region implied that very few sampled BBA individuals encountered boats across several of their consecutive trips, limiting opportunities to test for individual repeatability in this behavior (Patrick et al. 2015). Further work is needed to evaluate whether the BBA which attend boats in Kerguelen could be the less competitive individuals, forced to forage in lower quality waters. More generally, if PAFS especially attract animals with higher energetic requirements at the expense of more natural food, it may exacerbate issues related to the nutritional quality of these food resources (Grémillet et al. 2008 2016).

Alternatively, part of the behavioral differences between species reported here may be caused by differential detection capacities beyond direct visual scope (Martin 1998; Martin and Prince 2001; Nevitt et al. 2004, 1995). The maximum distance of direct attraction was similar between BBA and WA, and higher than other estimates from seabird species in the North Sea (Skov and Durinck 2001). This distance of 30 km roughly corresponds to the distance beyond which boats would fall below the horizon line for a flying albatross (Collet et al. 2015), although WA have been reported to reach higher flight heights than BBA when soaring (Pennycuick 1982). While this suggests that both species strongly rely on visual detection of boats, they could also be attracted by indirect cues such as local enhancement through seabird aggregations around boats. BBA have been shown to react to local enhancement (Grunbaum and Veit 2003), but whether this may also be the case for WA is unknown. Our analyses also do not exclude the hypothesis of a potential olfaction mechanism for attraction from further distances (Mardon et al. 2010; Nevitt et al. 2008, 1995), beyond visual scope. Birds might be able to detect a food source through its smell without being able to accurately target it (i.e. within 10° accuracy) before seeing it. Anecdotal dynamic visualization of concurrent WA-boat tracks suggests attractive responses could at times occur as far as 50 km, clearly beyond horizon distance. The direct approach reported here may thus at times only represent the final stage of attraction. Such inter-species differences in mechanisms of large scale detection of food patch are known for vultures, and thought to be the cause of community disruptions now that highly predictable "vulture restaurants" are available (Cortés-Avizanda et al. 2012). On the other hand, we also reported differences between breeding stages in BBA. Although sample sizes were small, it suggests that detection capacities are not solely responsible for all observed differences.

Another important question arising from our results is the extent to which habitat selection analyses can be quantitatively biased by not accounting for the presence of PAFS. BBA are considered in the literature as shelf and shelf-slope foragers (Cherel et al. 2000; Copello et al. 2014; Wakefield et al. 2011; Weimerskirch et al. 1997). Diet analyses of chick-rearing BBA in our study population indicated a significant but relatively low prevalence of fish and invertebrate prey known to occur on slope but not shelf waters (Cherel et al. 2000). However an important part of these slope-water prey are also found in the gut content of *Dissostichus eleginoides* (Cherel et al. 2004), the main target species of the fishing boats in the area. Slope-water prey found in BBA gut contents may, at least partly, reflect secondary ingestion (Cherel and Klages 1998, but see Xavier et al. 2012). Indeed our results suggest that most of the time spent sitting at the sea surface of shelf-slope waters by BBA occurred around boats, and that these areas were not "naturally" selected by individuals when no boats were present, in contrast to WA. The recent development of GPS loggers able to record radar emissions from encountered boats could help quantify the risk of bias in habitat selection analyses for other populations, even when VMS data is not available, which is commonly the case (Weimerskirch et al. forthcoming).

Finally, our results have also strong implications for the conservation of seabird species. First, many populations worldwide are at risk of being caught in long lines (Anderson et al. 2011). Our results emphasize the need to directly quantify the behavioral response of seabirds at boats if we are to accurately estimate interaction risks quantitatively (Croxall et al. 2013; Torres et al. 2013b). Overlaying seabirds foraging areas over large scale maps of fishing activity enables us to estimate whether a population is at risk of encountering boats. Our results however show that the response to encountered boats can largely vary beyond encounter chances, and are currently challenging to predict, even qualitatively. Second, our results also highlight that even after mitigation measures are implemented to limit food availability to seabirds, and reduce bycatch risks, seabirds can still be strongly attracted to boats. In the particular case of the toothfish fishery operating in the French EEZs, it is important to quantify the amount of food seabirds can actually obtain now that mitigation measures have efficiently been implemented to reduce albatross bycatch (Delord et al. 2005; Journal Officiel des Terres Australes et Antarctiques Françaises 2010, sec. Annexe II-Exercice de la pêche). Indeed, lines are set only at night, so that baits are not accessible to diurnal albatrosses, to avoid them being hooked. In addition, fishermen are required to limit discards at maximum, and to restrict them to periods when boats are not hauling lines, which is when BBA and WA are more actively attending boats (see also Collet et al. 2017a). Being able to quantify the amount of food that albatrosses can obtain from the fishery is the next step to be able to interpret the differences in attraction between species.

In conclusion, we stress that more studies should attempt to describe individual foraging decisions relative to PAFS and the factors affecting them. Indeed our results clearly demonstrate that the attraction probability once in the vicinity of fishing boats, the residence time and the spatial distribution when attending boats, can largely vary between 2 similar species and during periods with different energetic requirements for the same species. This is in contrast with a study at the intra-specific scale in WA that overall showed minor variations across individuals of different age and sex (Collet et al. 2017a). We suggest that "hungry" individuals, with higher energetic needs and/or scarcer natural prey, rather than generalist species, may be the ones most likely to attend PAFS (Gilbert et al. 2016; Monsarrat et al. 2013; Tew Kai et al. 2013) given these food sources often present low nutritional quality (Grémillet et al. 2008). Furthermore, we show that despite huge efforts in French EEZs to limit the overlap between albatrosses and fisheries, attendance at vessels is still high. Such empirical studies are necessary to fuel a better theoretical understanding and a more

accurate predictive power of these interactions of wildlife with human activities in an era of rapid global changes.

FUNDING

Fieldwork was supported by the Terres Australes and Antarctiques Françaises (TAAF) and the programme 109 of the Institut Paul Emile Victor (IPEV). J.C. was supported by a PhD grant from the Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Française.

We thank all fieldworkers who invaluably helped with data collection. We are grateful to Nicolas Gasco, Charlotte Chazeau, Martin Pruvost and Guy Duhamel for providing access to VMS and fishing operations data.

Data accessibility: Analyses reported in this article can be reproduced using the data provided by Collet et al. (2017b).

Handling editor: Bob Wong

REFERENCES

Anderson OR, Small CJ, Croxall JP, Dunn EK, Sullivan BJ, Yates O, Black A. 2011. Global seabird bycatch in longline fisheries. Endanger Species Res. 14:91–106.

Arcos JM. 2002. Foraging ecology of seabirds at sea: significance of commercial fisheries in the NW Mediterranean. Barcelona (Spain): Universitat de Barcelona.

Ashford JR, Croxall JP, Rubilar PS, Moreno CA. 1995. Seabird interactions with longlining operations for Dissostichus eleginoides around South Georgia, April to May 1994. CCAMLR Sci. 2:111–121.

Barbraud C, Tuck GN, Thomson R, Delord K, Weimerskirch H. 2013. Fisheries bycatch as an inadvertent human-induced evolutionary mechanism. PLoS ONE. 8:e60353.

Bates D, Machler M, Bolker B, Walker S. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. J Stat Softw. 67:1–48.

Becker DJ, Streicker DG, Altizer S. 2015. Linking anthropogenic resources to wildlife–pathogen dynamics: a review and meta-analysis. Ecol Lett. 18:483–495.

Bicknell AWJ, Oro D, Camphuysen KCJ, Votier SC. 2013. Potential consequences of discard reform for seabird communities. J Appl Ecol. 50:649–658.

Bino G, Dolev A, Yosha D, Guter A, King R, Saltz D, Kark S. 2010. Abrupt spatial and numerical responses of overabundant foxes to a reduction in anthropogenic resources. J Appl Ecol. 47:1262–1271.

Blaber SJM, Milton DA, Smith GC, Farmer MJ. 1995. Trawl discards in the diets of tropical seabirds of the northern Great Barrier Reef, Australia. Mar Ecol Prog Ser. 127:1–13.

Bodey TW, Jessopp MJ, Votier SC, Gerritsen HD, Cleasby IR, Hamer KC, Patrick SC, Wakefield ED, Bearhop S. 2014. Seabird movement reveals the ecological footprint of fishing vessels. Curr Biol. 24:R514–R515.

Bugoni L, Griffiths K, Furness R. 2011. Sex-biased incidental mortality of albatrosses and petrels in longline fisheries: differential distributions at sea or differential access to baits mediated by sexual size dimorphism? J Ornithol. 152:261–268.

Bugoni L, McGill RAR, Furness RW. 2010. The importance of pelagic longline fishery discards for a seabird community determined through stable isotope analysis. J Exp Mar Biol Ecol. 391:190–200.

Cherel Y, Duhamel G, Gasco N. 2004. Cephalopod fauna of subantarctic islands: new information from predators. Mar Ecol Prog Ser. 266:143–156.

Cherel Y, Klages N. 1998. A review of the food of albatrosses. In: Albatross Biology and Conservation. Chipping Norton (UK): Surrey Beatty & Sons. p. 113–136.

Cherel Y, Weimerskirch H. 1995. Seabirds as indicators of marine resources: black-browed albatrosses feeding on ommastrephid squids in Kerguelen waters. Mar Ecol Prog Ser. 129:295–300.

Cherel Y, Weimerskirch H, Duhamel G. 1996. Interactions between longline vessels and seabirds in Kerguelen waters and a method to reduce seabird mortality. Biol Conserv. 75:63–70.

Cherel Y, Weimerskirch H, Trouve C. 2000. Food and feeding ecology of the neritic-slope forager black-browed albatross and its relationships with commercial fisheries in Kerguelen waters. Mar Ecol Prog Ser. 207:183–199.

Collet J, Patrick SC, Weimerskirch H. 2017a. Behavioral responses to encounter of fishing boats in wandering albatrosses. Ecol Evol. 7:3335–3347.

Collet J, Patrick SC, Weimerskirch H. 2015. Albatrosses redirect flight towards vessels at the limit of their visual range. Mar Ecol Prog Ser. 526:199–205.

Collet J, Patrick SC, Weimerskirch H. 2017b. Data from: a comparative analysis of the behavioural response to fishing boats in two albatross species. Dryad Digital Repository. http://dx.doi.org/10.5061/dryad.qm28r.

Copello S, Pon JPS, Favero M. 2014. Spatial overlap of Black-browed albatrosses with longline and trawl fisheries in the Patagonian Shelf during the non-breeding season. J Sea Res. 89:44–51.

Cortés-Avizanda A, Jovani R, Carrete M, Donázar JA. 2012. Resource unpredictability promotes species diversity and coexistence in an avian scavenger guild: a field experiment. Ecology. 93:2570–2579.

Croxall J, Small C, Sullivan B, Wanless R, Frere E, Lascelles B, Ramirez I, Sato M, Yates O. 2013. Appropriate scales and data to manage seabird-fishery interactions: Comment on Torres et al. (2013). Mar Ecol Prog Ser. 493:297–300.

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 Conserv Int. 22:1–34.

Cury PM, Boyd IL, Bonhommeau S, Anker-Nilssen T, Crawford RJ, Furness RW, Mills JA, Murphy EJ, Osterblom H, Paleczny M, et al. 2011. Global seabird response to forage fish depletion–one-third for the birds. Science. 334:1703–1706.

Delord K, Gasco N, Weimerskirch H, Barbraud C, Micol T. 2005. Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islands, 2001–2003. CCAMLR Sci. 12:53–80.

Garthe S, Camphuysen K, Furness RW. 1996. Amounts of discards by commercial fisheries and their significance as food for seabirds in the North Sea. Mar Ecol Prog Ser. 136:1–11.

Gasco N. 2011. Contributions to marine science by fishery observers in the French EEZ of Kerguelen, Proceedings of the 1st international Science Symposium on the Kerguelen Plateau (Concarneau, 2010), The Kerguelen Plateau, Marine Ecosystem and Fisheries. 93–98 p.

Gilbert NI, Correia RA, Silva JP, Pacheco C, Catry I, Atkinson PW, Gill JA, Franco AM. 2016. Are white storks addicted to junk food? Impacts of landfill use on the movement and behaviour of resident white storks (Ciconia ciconia) from a partially migratory population. Mov Ecol. 4:7.

Giraldeau LA, Caraco T. 2000. Social foraging theory. Princeton (NJ): Princeton University Press.

Granadeiro JP, Brickle P, Catry P. 2013. Do individual seabirds specialize in fisheries' waste? The case of black-browed albatrosses foraging over the Patagonian Shelf. Anim Conserv. n/a-n/a. doi:10.1111/acv.12050.

Granadeiro JP, Phillips RA, Brickle P, Catry P. 2011. Albatrosses Following Fishing Vessels: How Badly Hooked Are They on an Easy Meal? PLoS ONE. 6:e17467.

Grémillet D, Péron C, Kato A, Amélineau F, Ropert-Coudert Y, Ryan PG, Pichegru L. 2016. Starving seabirds: unprofitable foraging and its fitness consequences in Cape gannets competing with fisheries in the Benguela upwelling ecosystem. Mar Biol. 163:1–11.

Grémillet D, Pichegru L, Kuntz G, Woakes AG, Wilkinson S, Crawford RJ, Ryan PG. 2008. A junk-food hypothesis for gannets feeding on fishery waste. Proc R Soc B Biol Sci. 275:1149–1156.

Grunbaum D, Veit RR. 2003. Black-browed albatrosses foraging on Antarctic krill: density-dependence through local enhancement? Ecology. 84:3265–3275.

Hawkins JM. 1982. Gannets feeding behind trawler. Notornis. 29:22.

Heath MR, Cook RM, Cameron AI, Morris DJ, Speirs DC. 2014. Cascading ecological effects of eliminating fishery discards. Nat Commun. 5:3893.

Hijmans RJ, Williams E, Vennes C. 2015. geosphere: Spherical Trigonometry. R package version 1.4–3. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing. Available from: https://cran.r-project.org/package=geosphere.

Hudson AV, Furness RW. 1989. The behaviour of seabirds foraging at fishing boats around Shetland. Ibis. 131:225–237.

James RS, Scott DM, Yarnell RW, Overall ADJ. 2017. Food availability and population structure: How do clumped and abundant sources of carrion affect the genetic diversity of the black-backed jackal? J Zool. 301:184–192.

Journal Officiel des Terres Australes et Antarctiques Françaises. 2010. Arrêté n° 2010–53 du 30 août 2010 prescrivant les règles encadrant l'exercice de la pêche à la légine (Dissostichus eleginoides), aux raies (Bathyraja eatonii, Bathyraja irrasa, Raja taaf), au grenadier (Macrourus carinatus), autorisée dans les zones économiques exclusives de Crozet et de Kerguelen.

Kane A, Healy K, Guillerme T, Ruxton GD, Jackson AL. 2016. A Recipe for Scavenging in Vertebrates - the natural history of a behaviour. Ecography. 40:324–334.

Mardon J, Nesterova AP, Traugott J, Saunders SM, Bonadonna F. 2010. Insight of scent: experimental evidence of olfactory capabilities in the wandering albatross (*Diomedea exulans*). J Exp Biol. 213:558–563.

Martin GR. 1998. Eye structure and amphibious foraging in albatrosses. Proc R Soc Lond B Biol Sci. 265:665–671.

Martin GR, Prince PA. 2001. Visual fields and foraging in procellariiform seabirds: sensory aspects of dietary segregation. Brain Behav Evol. 57:33–38.

Monsarrat S, Benhamou S, Sarrazin F, Bessa-Gomes C, Bouten W, Duriez O. 2013. How predictability of feeding patches affects home range and foraging habitat selection in avian social scavengers? PLoS ONE. 8:e53077.

Nevitt G, Reid K, Trathan P. 2004. Testing olfactory foraging strategies in an Antarctic seabird assemblage. J Exp Biol. 207:3537–3544.

Nevitt GA. 2008. Sensory ecology on the high seas: the odor world of the procellariiform seabirds. J Exp Biol. 211:1706–1713.

Nevitt GA, Losekoot M, Weimerskirch H. 2008. Evidence for olfactory search in wandering albatross, *Diomedea exulans*. Proc Natl Acad Sci. 105:4576–4581.

Nevitt GA, Veit RR, Kareiva P. 1995. Dimethyl sulphide as a foraging cue for Antarctic procellariiform seabirds. Nature. 376:680–682.

Newey S, Allison P, Thirgood SJ, Smith AA, Graham IM. 2009. Using PIT-tag technology to target supplementary feeding studies. Wildl Biol. 15:405–411.

Newsome TM, Dellinger JA, Pavey CR, Ripple WJ, Shores CR, Wirsing AJ, Dickman CR. 2015. The ecological effects of providing resource subsidies to predators. Glob Ecol Biogeogr. 24:1–11.

Oro D, Genovart M, Tavecchia G, Fowler MS, Martínez-Abraín A. 2013. Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. Ecol Lett. 16:1501–1514.

Oro D, Ruiz X. 1997. Exploitation of trawler discards by breeding seabirds in the north-western Mediterranean: differences between the Ebro Delta and the Balearic Islands areas. ICES J Mar Sci J Cons. 54:695–707.

Pante E, Simon-Bouhet B. 2013. marmap: A package for importing, plotting and analyzing bathymetric and topographic data in R. PLoS One. 8:e73051.

Patrick SC, Bearhop S, Bodey TW, Grecian WJ, Hamer KC, Lee J, Votier SC. 2015. Individual seabirds show consistent foraging strategies in response to predictable fisheries discards. J Avian Biol. 46:431–440.

Patrick SC, Weimerskirch H. 2014. Personality, foraging and fitness consequences in a long lived seabird. PLoS One. 9:e87269.

Pennycuick CJ. 1982. The Flight of Petrels and Albatrosses (Procellariiformes), Observed in South Georgia and its Vicinity. Philos Trans R Soc B Biol Sci. 300:75–106.

Petyt C. 1995. Behaviour of seabirds around fishing trawlers in New Zealand subantarctic waters. Notornis. 42:99–115.

Phillips RA, Xavier JC, Croxall JP, Burger AE. 2003. Effects of satellite transmitters on albatrosses and petrels. Auk. 120:1082–1090.

Pichegru L, Ryan PG, Le Bohec C, Van der Lingen CD, Navarro R, Petersen S, Lewis S, Van der Westhuizen J, Grémillet D. 2009. Overlap between vulnerable top predators and fisheries in the Benguela upwelling system: implications for marine protected areas. Mar Ecol Prog Ser. 391:199–208.

Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D; R Core Team. 2016. nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing. Available from: https://cran.r-project.org/package=nlme.

Prince PA, Huin N, Weimerskirch H. 1994. Diving depths of albatrosses. Antarct Sci. 6:353–354.

Ramos R, Ramírez F, Sanpera C, Jover L, Ruiz X. 2009. Diet of Yellow-legged Gull (*Larus michahellis*) chicks along the Spanish Western Mediterranean coast: the relevance of refuse dumps. J Ornithol. 150:265–272.

Ramsay K, Kaiser MJ, Moore PG, Hughes RN. 1997. Consumption of Fisheries Discards by Benthic Scavengers: Utilization of Energy Subsidies in Different Marine Habitats. J Anim Ecol. 66:884–896.

Ricklefs RE. 1983. Some considerations on the reproductive energetics of pelagic seabirds. Stud Avian Biol. 8:84–94.

Schlaepfer MA, Runge MC, Sherman PW. 2002. Ecological and evolutionary traps. Trends Ecol Evol. 17:474–480.

Sherley RB, Ludynia K, Dyer BM, Lamont T, Makhado AB, Roux JP, Scales KL, Underhill LG, Votier SC. 2017. Metapopulation tracking juvenile penguins reveals an ecosystem-wide ecological trap. Curr Biol. 27:563–568.

Skov H, Durinck J. 2001. Seabird attraction to fishing vessels is a local process. Mar Ecol Prog Ser. 214:289–298.

Soriano-Redondo A, Cortés V, Reyes-González JM, Guallar S, Bécares J, Rodríguez B, Arcos JM, González-Solís J. 2016. Relative abundance and distribution of fisheries influence risk of seabird bycatch. Sci Rep. 6:37373.

Stempniewicz L. 1994. Marine birds drowning in fishing nets in the Gulf of Gdansk (southern Baltic): Numbers, species composition, age and sex structure. Ornis Svec. 4:123–132.

Stephens DW, Krebs JR. 1986. Foraging theory. Princeton (NJ): Princeton University Press.

Sumner M, Wotherspoon S. 2010. tripEstimation: Metropolis sampler and supporting functions for estimating animal movement from archival tags and satellite fixes. R Package Version 00-33 [cited 2011 June 1]. Available from: https://cran.r-project.org/web/packages/tripEstimation/index.html.

Tew Kai E, Benhamou S, van der Lingen CD, Coetzee JC, Pichegru L, Ryan PG, Gremillet D. 2013. Are Cape gannets dependent upon fishery waste? A multi-scale analysis using seabird GPS-tracking, hydro-acoustic surveys of pelagic fish and vessel monitoring systems. J Appl Ecol. 50:659–670.

Thiebault A, Mullers RH, Pistorius PA, Tremblay Y. 2014. Local enhancement in a seabird: reaction distances and foraging consequence of predator aggregations. Behav Ecol. 25:1302–1310.

Tickell WLN. 2000. Albatrosses. Mountfield (Sussex): Pica Press.

Torres LG, Sagar PM, Thompson DR, Phillips RA. 2013a. Scaling down the analysis of seabird-fishery interactions. Mar Ecol Prog Ser. 473:275–289.

Torres LG, Sagar PM, Thompson DR, Phillips RA. 2013b. Scale-dependence of seabird-fishery data analysis and management: Reply to Croxall et al. (2013). Mar Ecol Prog Ser. 493:301–304.

Tuck GN, Thomson RB, Barbraud C, Delord K, Louzao M, Herrera M, Weimerskirch H. 2015. An integrated assessment model of seabird population dynamics: can individual heterogeneity in susceptibility to fishing explain abundance trends in Crozet wandering albatross? J Appl Ecol. 52:950–959.

Uyeda LT, Iskandar E, Kyes RC, Wirsing AJ. 2015. Encounter rates, agonistic interactions, and social hierarchy among garbage-feeding water monitor lizards (Varanus salvator bivittatus) on Tinjil Island, Indonesia. Herpetol Conserv Biol. 10:753–764.

Votier SC, Bearhop S, Ratcliffe N, Phillips RA, Furness RW. 2004a. Predation by great skuas at a large Shetland seabird colony. J Appl Ecol. 41:1117–1128.

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. J Appl Ecol. 47:487–497.

Votier SC, Furness RW, Bearhop S, Crane JE, Caldow RWG, Catry P, Ensor K, Hamer KC, Hudson AV, Kalmbach E, Klomp NI, Pfeiffer S, Phillips RA, Prieto I, Thompson DR. 2004b. Changes in fisheries discard rates and seabird communities. Nature. 427:727–730.

Wakefield ED, Phillips RA, Trathan PN, Arata J, Gales R, Huin N, Robertson G, Waugh SM, Weimerskirch H, Matthiopoulos J. 2011. Habitat preference, accessibility, and competition limit the global distribution of breeding Black-browed Albatrosses. Ecol Monogr. 81:141–167.

Weimerskirch H. 1995. Regulation of foraging trips and incubation routine in male and female wandering albatrosses. Oecologia. 102:37–43.

Weimerskirch H, Capdeville D, Duhamel G. 2000. Factors affecting the number and mortality of seabirds attending trawlers and long-liners in the Kerguelen area. Polar Biol. 23:236–249.
Weimerskirch H, Cherel Y, Delord K, Jaeger A, Patrick SC, Riotte-Lambert L. 2014. Lifetime foraging patterns of the wandering albatross: life on the move! J Exp Mar Biol Ecol. 450:68–78.
Weimerskirch H, Filippi DP, Collet J, Waugh SM, Patrick SC. Forthcoming 2017. Use of radar detectors to track attendance of albatrosses at fishing vessels. Conserv Biol.
Weimerskirch H, Guionnet T. 2002. Comparative activity pattern during foraging of four albatross species. Ibis. 144:40–50.
Weimerskirch H, Jouventin P, Stahl JC. 1986. Comparative ecology of the six albatross species breeding on the Crozet Islands. Ibis. 128:195–213.
Weimerskirch H, Lys P. 2000. Seasonal changes in the provisioning behaviour and mass of male and female wandering albatrosses in relation to the growth of their chick. Polar Biol. 23:733–744.
Weimerskirch H, Mougey T, Hindermeyer X. 1997. Foraging and provisioning strategies of black-browed albatrosses in relation to the requirements of the chick: natural variation and experimental study. Behav Ecol. 8:635–643.
Weimerskirch H, Salamolard M, Sarrazin F, Jouventin P. 1993. Foraging strategy of wandering albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry. Auk. 110:325–342.
Xavier JC, Cherel Y, Roberts J, Piatkowski U. 2012. How do cephalopods become available to seabirds: can fish gut contents from tuna fishing vessels be a major food source of deep-dwelling cephalopods? ICES J Mar Sci J Cons. 70:46–49.

Annexe 9 : Manuscrit soumis Biol. Lett.

Predictable is not attractive: Opportunistic interactions with boats in albatrosses

Running title:

Albatross fidelity and boats

Authors :

Julien Collet (corresponding author): pro@colletj.fr

Henri Weimerskirch: henri.weimerskirch@cebc.cnrs.fr

Authors' affiliation:

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR 7372 CNRS – Université de la Rochelle ; 79360 Villiers-en-Bois, France

Abstract

Fishing boats provide an easy alternative source of food for seabirds. Fishing boats are often consistent and predictable in where they operate. This may incite seabirds to repeatedly return to them, and could partly explain seabirds' individual site fidelity. Alternatively, seabirds may be "naturally" site-faithful and opportunistic with boats. In black-browed albatrosses, sector-faithfulness between pairs of successive foraging trips (n=85) was not influenced by boat encounters during the first trip. Yet, on average boats remained in a sector for longer times (14 days) than albatross trip duration (<5 days). Therefore, returning where boats were last encountered would yield much higher probability for albatrosses to encounter boats than choosing a foraging sector at random. Despite boat predictability, attraction to boats in this population of albatrosses thus appeared mainly as a local, opportunistic process. Our results suggest that predictability may not always be a good predictor of wildlife attraction to anthropogenic food resources.

Human activities generate food resources that are attracting and concentrating a large number of animals worldwide (reviewed in [1]), with important ecological and conservation consequences [1,2]. In seabirds for instance, there are important concerns that some populations may be dependent on food generated by fishing boat activities, making them vulnerable to changes in fishing practices [2].

Boats are generally consistent in their fishing locations, making an easy and predictable alternative to “natural food” resources [1]. However predictability, i.e. the possibility for seabirds to reliably anticipate future boat location, is rarely quantified [1,3]. Many seabirds display foraging site fidelity, and are prone to return to persistent locations of food resources [3–5]. We could expect individuals encountering fishing boats to return to the location of boat encounters on their next foraging trip [6]. So far evidence is inconclusive. Some populations (but not all [7,8]) contain individuals repeatedly feeding on fisheries resources [9,10]. However these repeated interactions could have simply arisen from opportunistic attraction of naturally site-faithful seabirds, with some individual birds not necessarily searching for boats but more likely to range within areas where fishing boats mainly operate.

We studied black-browed albatrosses (*Thalassarche melanophrys*, BBA), a species with high individual site fidelity between successive foraging trips [5] and a well-documented ship-following behaviour [7,11,12]. Consecutive trips of BBA were recorded by GPS tags during a breeding season at Kerguelen, South Indian Ocean. We compared them with GPS locations of the fishing fleet legally allowed to operate in the area [13].

We first tested the hypothesis that birds attending a vessel along a foraging trip had higher chances than other individuals to return to the same sector on their next trip (H1 bird faithfulness to sector of past boat encounter). Second we tested whether boats were predictably persistent in space between two BBA successive trips (H2 boat predictability). We tested H2 in two ways: we first checked whether birds faithful to the sector of past boat encounter increased their chance to encounter a boat again (H2a, effective boat location “prediction” from birds). However a negative

answer to H2a could either imply that birds were indeed opportunistic and did not search for boats or alternatively that boats are not persistent in space. We therefore quantified boat spatial autocorrelation over the duration of BBA successive foraging trips, averaging boats spatial behaviour recorded between 2002 and 2011 (H2b, average sector-scale boat consistency across years). We controlled for potential sex effects, as previous studies in this population noted differences in individual repeatability between males and females [5,12].

Materials & Methods

Bird data

GPS devices (IGotU Mobile Technology; c.a. 1% of average adult body mass) were attached on the back feathers of incubating and chick-rearing black-browed albatrosses (n=86) at Kerguelen (70.24°E, 49.68°S). Birds were handled twice for GPS deployment and recovery (generally <5min). The sex of birds was known for most individuals from the long term demographic database [12].

Conservatively, trips <24h (28.8%) were discarded from analyses and definition of “successive trips”, as they had extremely small chances to last long enough to encounter boats [11]. Conclusions were unaffected if we kept all trips.

Interactions with boats

We had access to the Pecheker database hosted at the Museum National d’Histoire Naturelle de Paris [13]. It contains the GPS timings and locations of all line settings and haulings of the seven longliners allowed to fish for Patagonian toothfish in the French Exclusive Economic Zone of the Kerguelen Plateau, every year since 2002. In addition, in 2011-2012 during the bird tracking period we had access to Vessel Monitoring System data (boat GPS location every hour).

We combined bird GPS locations with boat locations (linearly interpolating boat locations to match the higher bird GPS frequency); and calculated the corresponding distances between birds and

boats. Following [11] a bird observed sitting at the sea surface (apparent speed <10km/h) within 3km of a boat was considered "attending" this boat.

Bird fidelity analyses (H1)

Most BBA trips are "commuting" from the colony to a distal foraging part at maximum range where most of the trip duration is spent [3]. We therefore summarized information on the sector exploited by an individual during a foraging trip from its point of maximum distance from the colony (as in other studies [4]).

If birds are returning to locations of past boat encounters, we expect a similar direction at maximum range between successive trips. We thus defined "sector fidelity" as two successive trips with an angle <30° between their direction at maximum range. We then looked at the probability of sector fidelity (binomial GLMM) in function of whether a boat was encountered or not during the first trip of the pair, and in function of the sex of the individual.

Note that returning to the same sector (angle < 30°, coarse-scale fidelity of c.a. 10-100km) does not necessarily imply returning to the exact same boat location (fine spatial scale fidelity), nor to reach a similar maximum distance from the colony. However this simplification of tracks complexity into a single easily interpreted directional parameter is a necessary condition for fine-scale fidelity, and was sufficient to conclude on our hypotheses (H1 & H2).

Boat predictability analyses (H2)

If birds are searching for predictable boats consistent in location, they will increase their chance to find them by returning where they previously attended them (H2a). For each pair of successive trips, we examined the probability to attend a boat during the second trip of the pair, with a binomial GLMM. We modelled it with sex and a binary explanatory variable, taking a value of 1 when there was boat attendance during the first trip of the pair, and sector fidelity in the pair; and a value of 0 otherwise (no fidelity, or no boat attendance in the first trip).

A negative answer to H2a could either imply birds not searching for boats within their sector, or spatially unpredictable boats. To exclude the hypothesis of boat unpredictability, we quantified boat temporal persistence at the angular sector scale (H2b). Every year between 2002 and 2012, we assessed during the December-January period the boat presence/absence daily from fishing event location data, per angular sector of 30° around the colony. We used several years of boats data to assess the average predictability of boats across years that long-lived BBA might have regularly experienced. For a given time scale k, if the probability of boat persistence in a same sector during this time scale is higher than the probability of boat presence in a random sector, then returning to the sector of past boat encounters could theoretically increase chances to find boats again. We tested (H2B) whether the difference was significant for time scales k larger than the time elapsed between two successive BBA foraging trips. To assess statistical significance, we built for each k-value a binomial GLM accounting for year, sector and unconditional vs conditional probability, and report the p-value for the latter factor.

Results

Fishing boats operated on the shelf edge, in all directions and for >99% of fishing line locations at distance >100km from the BBA colony (Fig.1A), as in all years since 2002 (SI1A). BBA trips (n=158, from 71 individuals) mostly went either north-east (males and females) or south-west (mainly males) from the colony (Fig.1B). The bimodal distribution of BBA trip direction was consistent across the study period (Fig.1C), whereas boats progressively shifted from various fishing sectors towards the north-western part of the shelf after January 6 (Fig.1A&D). This sector-scale dynamics of boat distribution was very variable across years since 2002 (SI1B).

We had data on 85 pairs of successive trips in BBA (males: 58 pairs from 37 individuals; females: 27 pairs from 19 individuals). The angle between successive individual trips was less than 30° in 50.6% of cases, with no difference between sexes (z=-0.627, p=0.53, Fig.2A). In 50.6% of pairs of successive trips (n=43, 29 from males, 14 from females), a boat was attended during the first trip of the pair.

Boat attendance on the first trip did not affect the probability for the second trip to return to the same sector (H1; z=-1.198, p=0.23, Fig.2A).

Birds returning to the sector of previous boat attendance (n=19) were not more likely than the others (n=63) to attend boats again on their next trip (H2A; 47.4% vs 25.4% chance, respectively, z=-0.441, p=0.66).

On average, boat presence in a direction from colony persisted longer than the average BBA trip duration (H2B, Fig.2B): time at nest between trips in BBA was 1.76 ± 0.92 days (max: 5.26 days, Fig.2B). For time scales k≤14 days the probability of persistence in a sector was higher ($p<0.05$ when k≤14; p=0.06 at k=15), than the baseline probability (32.8 ± 2.0%) of boat presence in a sector (Fig.2C).

Discussion

We expected that sector fidelity would be enhanced by boat encounters in black-browed albatrosses searching for predictable boats. We found indeed that boat generally persisted in a sector longer than the average duration between two successive BBA trips. Boat encounters could therefore theoretically act as information for BBA to encounter boats again on their next trip (H2b). Yet the probability to be sector-faithful was not influenced by boat encounters (H1), and birds returning in the sector where they attended boats previously were not more likely than others to attend boats again at fine-scales (H2a). These results suggest that BBA chose their foraging sector independently of previous boat encounters, and that individual fidelity is independent of boat predictability.

BBA attend fishing boats in large numbers, fisheries-related food items are often found in their diet [14], and many individuals having the opportunity to interact with boats do so [11]. Yet our results suggest that BBA attraction to boats is mainly an opportunistic behaviour, that is a local, detection-scale process [11]. Similar results in South Atlantic, suggest as well no individual specialization in interactions with boats [7], although opportunities for boat encounters by BBA were

not quantified. Tracking data generally concerns breeding individuals, whereas the status of birds observed attending boats is not known: most birds attending boats may be from the non-breeding part of the population (young individuals, failed breeders, representing more than half of the total population) that are not time and energetically constrained as breeding birds are. Further work is also needed to determine what happens in years of poor natural food availability (2011-2012 can be considered "average" with that respect), and whether it depends on the age or status of individuals [8,12].

While predictability is often advanced as part of the explanation to the worldwide attraction of wildlife to anthropogenic food resources [1,15], it is rarely quantified *per se*. Moreover, in many cases "natural" resources may be less unpredictable to animals than previously thought [3,5]. The predictability of anthropogenic resources may therefore not always be a good predictor of wildlife attraction and behaviour, compared to its relative energetic profitability [8,11,16].

Acknowledgments

We thank Guy Duhamel, Charlotte Chazeau, Martin Pruvost, Nicolas Gasco, Anais Janc and all the contributors of the Pecheker database. We thank all the fieldworkers of Programme 109 funded by the Institut Paul-Emile Victor (IPEV) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises. We thank Karine Delord and Dominique Besson for the maintenance of the seabird demographic database. JC was funded by a PhD fellowship from Ecole Normale Supérieure de Lyon and the Ministère de la Recherche et de l'Enseignement Supérieur.

Data accessibility

Data on bird trips is available as supplementary material (S2).

Authors'contribution

JC and HW conceived the study, data was provided by HW, JC performed the analyses, both authors wrote the manuscript and approved the submitted version.

References

1. Oro D, Genovart M, Tavecchia G, Fowler MS, Martínez-Abraín A. 2013 Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. *Ecol. Lett.* **16**, 1501–1514. (doi:10.1111/ele.12187)

2. Bicknell AWJ, Oro D, Camphuysen K (C. J., Votier SC. 2013 Potential consequences of discard reform for seabird communities. *J. Appl. Ecol.* **50**, 649–658. (doi:10.1111/1365-2664.12072)

3. Weimerskirch H. 2007 Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* **54**, 211–223.

4. Patrick SC *et al.* 2014 Individual differences in searching behaviour and spatial foraging consistency in a central place marine predator. *Oikos* **123**, 33–40. (doi:10.1111/j.1600-0706.2013.00406.x)

5. Patrick SC, Weimerskirch H. 2014 Consistency pays: sex differences and fitness consequences of behavioural specialization in a wide-ranging seabird. *Biol. Lett.* **10**. (doi:10.1098/rsbl.2014.0630)

6. Switzer PV. 1993 Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evol. Ecol.* **7**, 533–555.

7. Granadeiro JP, Brickle P, Catry P. 2014 Do individual seabirds specialize in fisheries' waste? The case of black-browed albatrosses foraging over the Patagonian Shelf. *Anim. Conserv.* **17**, 19–26. (doi:10.1111/acv.12050)

8. Tew Kai E, Benhamou S, van der Lingen CD, Coetzee JC, Pichegru L, Ryan PG, Grémillet D. 2013 Are Cape gannets dependent upon fishery waste? A multi-scale analysis using seabird GPS-tracking, hydro-acoustic surveys of pelagic fish and vessel monitoring systems. *J. Appl. Ecol.* **50**, 659–670. (doi:10.1111/1365-2664.12086)

9. Patrick SC, Bearhop S, Bodey TW, Grecian WJ, Hamer KC, Lee J, Votier SC. 2015 Individual seabirds show consistent foraging strategies in response to predictable fisheries discards. *J. Avian Biol.* **46**, 431–440. (doi:10.1111/jav.00660)

10. Votier SC, Bearhop S, Ratcliffe N, Phillips RA, Furness RW. 2004 Predation by great skuas at a large Shetland seabird colony. *J. Appl. Ecol.* **41**, 1117–1128.

11. Collet J, Patrick SC, Weimerskirch H. 2017 A comparative analysis of the behavioral response to fishing boats in two albatross species. *Behav. Ecol.* **28**, 1337–1347.

12. Patrick SC, Weimerskirch H. 2014 Personality, foraging and fitness consequences in a long lived seabird. *PloS One* **9**, e87269.

13. Martin A, Pruvost P. 2007 Pecheker, relational database for analysis and management of halieutic and biological data from the scientific survey of the TAAF ficheries, Muséum National d'Histoire Naturelle.

14. Mariano-Jelicich R, Copello S, Seco Pon JP, Favero M. 2017 Long-term changes in Black-browed albatrosses diet as a result of fisheries expansion: an isotopic approach. *Mar. Biol.* **164**, 148. (doi:10.1007/s00227-017-3176-z)

15. Cortés-Avizanda A, Jovani R, Carrete M, Donázar JA. 2012 Resource unpredictability promotes species diversity and coexistence in an avian scavenger guild: a field experiment. *Ecology* **93**, 2570–2579.

16. Fluhr J, Benhamou S, Riotte-Lambert L, Duriez O. 2017 Assessing the risk for an obligate scavenger to be dependent on predictable feeding sources. *Biol. Conserv.* **215**, 92–98. (doi:10.1016/j.biocon.2017.07.030)

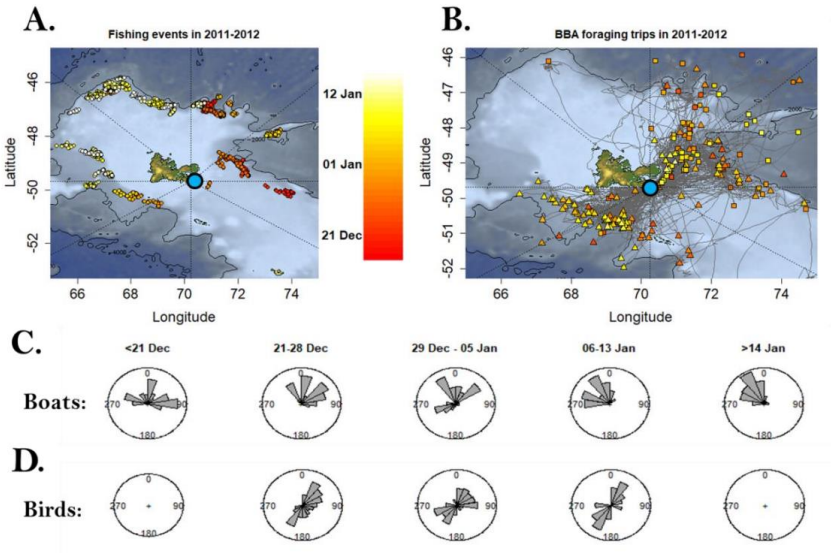


Figure 1: A. Boat fishing events during the BBA tracking period (2011-2012, colony: blue dot); blues indicate bathymetry (2000m isobaths as black lines). B. BBA foraging trips (grey lines), with the distal point of maximum range highlighted by triangles (males) and squares (females). C & D: dynamics of angular sector distribution (30° bins) around the colony, for boats (C) and birds (D), by 7-day periods.

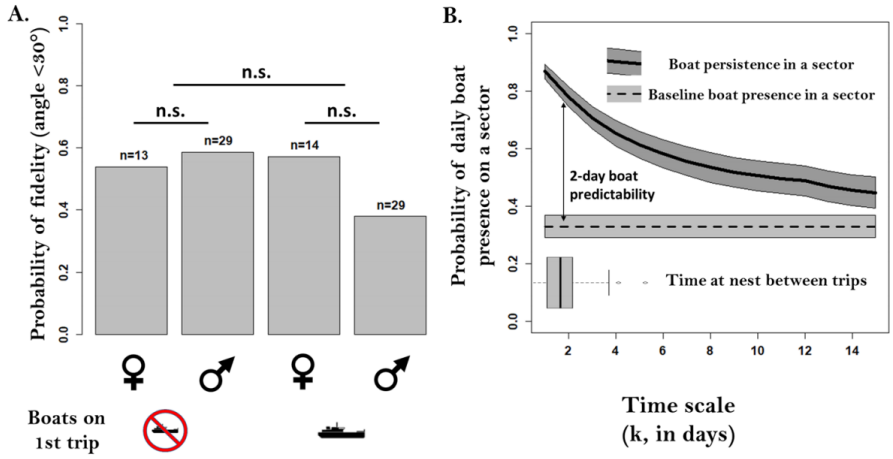


Figure 2 : A. Proportion of pairs of successive trips with fidelity as a function of sex and boat attendance during first trip (H1). B. Temporal scales of boat persistence within a 30°-sector around the colony (H2B), compared to the distribution of foraging trip duration (boxplot with median and quartiles), and to the probability to choose a sector at random with a boat present within (mean ± 2 s.e.).

Annexe 10 : Manuscrit accept. Sous rev. Mar Ecol. Prog. Ser.

Influence of depredating cetaceans on albatross attraction and attendance patterns at fishing boats

Running page head: Depredator's influence on seabirds behaviour

Authors and affiliations

Julien Collet[1*]

Gaétan Richard[1,2]

Anais Janc[1]

Christophe Guinet[1]

Henri Weimerskirch[1]

1. Centre d'Etudes Biologiques de Chizé UMR 7273 CNRS – Université de la Rochelle, 79360 Villiers en Bois, France

2. Lab-STICC UMR 6285, ENSTA Bretagne, 2 rue François Verny, 29806 Brest Cedex 9, France

* corresponding author : pro@colletj.fr

Keywords

Fisheries interactions – Seabird foraging – Depredation – Longliners – Trophic interactions – GPS tracking – Sub-Antarctic – Toothed whales

Abstract

Human fisheries inadvertently attract and provide food for a range of wild organisms worldwide with important ecological consequences. Some animals directly feed on human catch ("depredators", e.g. killer whales), causing economical losses and calling for wildlife management. However the impact of depredation (and its potential management) on the behaviour of the other scavengers attracted to vessels (e.g. seabirds) is unknown. We examined how the fine-scale behavioural response of wandering albatrosses to a toothfish longline fleet was influenced by the presence of depredating killer and/or sperm whales. We hypothesized that the presence of depredating whales might facilitate detection of and/or access to food at fishing vessels for surface-feeding albatrosses. We used seabird GPS tracking together with vessel monitoring system (GPS vessel tracking) coupled with systematic onboard records of depredators' numbers during three fishing seasons. We found that when albatrosses "encountered" vessels (n=254), they had the same probability to start attending vessels whether or not cetaceans were present. However, once attracted, they stayed attending the vessel longer when depredators were present. We conclude that birds are attracted to vessels independently of the presence of cetaceans, but that depredating whales probably facilitate access to food to surface feeding birds such as the wandering albatross. Scavenging behaviour doesn't appear to be strongly dependent on the presence of depredating cetaceans. It would probably be poorly affected by changes in cetacean behaviour. Such data is rare so we discuss how these results for wandering albatrosses could be generalized to other seabird species.

Introduction

Human fishing activities are now important elements of marine ecosystem functioning (Gislason et al. 2000, Pikitch et al. 2004). They directly impact targeted species stocks (Pauly et al. 2002, 2005). Often, they also have further indirect "domino" effects on the food web (Votier et al. 2004, Ainley & Blight 2009, Smith et al. 2011) and/or direct impacts on non-targeted species through bycatch (Crowder & Murawski 1998, Lewison et al. 2004, Harrington et al. 2005). Fisheries also serve as a substantial source of food for a range of organisms that scavenge near fishing vessels (e.g. seabirds, marine mammals, benthic invertebrates: Garthe et al. 1996, Ramsay et al. 1997, Catchpole et al. 2006, Read 2008). The ecological impacts of fisheries on scavenging populations should be accounted for when making fisheries management decisions in a sustainable ecosystem-based context (Pikitch et al. 2004). In particular, some animal populations may be dependent upon fishing activities, and they could be severely impacted by changes in fishing practices (Furness et al. 2007, Bicknell et al. 2013, Heath et al. 2014).

Among these fisheries scavengers, some large sub-surface predators directly eat human captures before they are hauled onboard, a case termed "depredation". This behaviour which is increasingly reported worldwide can have serious economic and ecological consequences (Gilman et al. 2008, Read 2008, Hamer et al. 2012). Additionally, some organisms such as seabirds and benthic invertebrates feed on discards, offal and baits, or lost captures generated by fishing activities, with much lower direct economic consequences (Garthe et al. 1996, Ramsay et al. 1997, Catchpole et al. 2006). Among these, albatrosses and petrels are natural scavengers often attracted to fishing vessels. The conservation status of albatrosses and petrels today is globally worrying (Croxall et al. 2012), the primary threat often is their incidental capture on long lines (Anderson et al. 2011,

Croxall et al. 2012, Pardo et al. 2017). Ecological and/or socio-economic considerations call for management of these interactions between vessels and wildlife, however little is known about the interactions between scavengers and depredators. If the presence of depredators influences the behaviour of scavengers like seabirds, measures aimed at reducing depredation may indirectly affect seabird populations.

Associations between foraging marine predators, including human fishermen, are frequent (Johannes 1981, Scott et al. 2012, Thiebot & Weimerskirch 2013) and often linked to facilitation of food access. Many seabirds in particular naturally rely on sub-surface predators to access their prey (Thiebot & Weimerskirch 2013). They are prone to approach and follow cetaceans swimming at the surface (Ridoux 1987, Sakamoto et al. 2009, Tremblay et al. 2014). The presence of deep-living species of cephalopods in albatross diet has suggested that these birds occasionally feed on cetacean vomit (Clarke et al. 1981, Imber 1992, Croxall & Prince 1994). The depredation behaviour of cetaceans is increasingly studied (Hamer et al. 2012, Guinet et al. 2015) but very little information is available on the importance of depredation to scavengers. Anecdotal observations onboard vessels suggest close associations between depredators and seabirds (Ashford et al. 1996, Tixier 2012). However we know of no studies attempting to quantify the influence of depredators on the overall seabird behaviour at vessels.

Regardless of cetacean presence, the behaviour of seabirds interacting with vessels can be decomposed into two (facultative) phases (Collet et al. 2015): a detection and approach phase followed by an “attendance” phase. The detection/attraction of seabirds to vessels can happen from distances up to c.a. 30km, as estimated from bird flight directions biased towards vessels in several species of procellariforms tracked by GPS (Collet et al.

2015, 2017a, Pirotta et al. 2018). In many cases however, individual birds within detection range of a vessel never approached vessels at closer distances, and did not directly interact with them (Tew Kai et al. 2013, Bodey et al. 2014, Collet et al. 2017b). The probability of attraction once within detection range varies with different factors potentially affecting the detection probability (e.g. weather) and/or the bird's motivation to interact (e.g. Bodey et al. 2014, Weimerskirch et al. 2000, Collet et al. 2017b). The presence of depredating cetaceans may increase seabird motivation to approach vessels if they facilitate food access to birds. Moreover their depredation activity, and/or the seabird aggregations around depredators may further increase the probability for nearby seabirds to detect vessels.

Once birds have approached and are close to vessels ("attendance phase"), they can engage in feeding attempts. They also spend a lot of time simply sitting on water close to vessels, resting or waiting for opportunities, and interacting or not with conspecifics and other species (e.g. Hudson & Furness 1989, Cherel et al. 1996). We will here refer to this complex mix of activities as "attendance behaviour", i.e. behavioural patterns clearly influenced by vessel presence. Some individuals within detection range of vessels might be "naturally foraging" independently of vessels (Torres et al. 2011, 2013, Collet et al. 2017a). It is however possible from telemetry data to observe clear changes in movement patterns when seabirds are very close to vessels (Torres et al. 2011, Bodey et al. 2014, Collet et al. 2015). For instance, wandering albatrosses (*Diomedea exulans*) within 3km of vessels have largely reduced apparent speeds compared to when they are further away from vessels, consistent with the above description of "attendance behaviour" (Collet et al. 2015, 2017a). The presence of depredating cetaceans may affect how long birds keep attending the vessel. In addition, birds that appear to attend vessels may in fact, at very fine spatial scales, be

more attracted to cetacean depredators than to the vessel itself, and we could observe birds at slightly larger distances from vessels in the presence of depredators.

Here we examined the case of wandering albatrosses interacting with the longline fleet targeting Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) off Crozet and Kerguelen Islands, Southern Indian Ocean. This fleet has been experiencing increasing depredation levels by killer (*Orcinus orca*) and sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in the past decades (Roche et al. 2007, Tixier et al. 2010, Guinet et al. 2015). Fishermen, scientists and authorities are currently seeking management solutions (Guinet et al. 2015, Tixier et al. 2015, Janc et al. 2018). Several species of seabirds are also attracted to this fishery (Cherel et al. 1996, Weimerskirch et al. 2000, Delord et al. 2005). The fleet complies with mitigation measures introduced by the CCAMLR in 1992 to reduce seabird bycatch (Delord et al. 2005), including nocturnal line setting. A previous study showed that attraction of breeding wandering albatrosses to this fleet reached its highest levels during hauling operations (Collet et al. 2017b). Yet, during hauling no discarding occurs to comply with mitigation measures, enforced by onboard observers. Moreover the lines are hauled rapidly, and their access prevented by the use of tori lines deterring birds, so that few birds attempt to directly feed around hooks during hauling (Cherel et al. 1996). Therefore, at this time, only occasional drops of fish from the hooks or the vessel's deck are available to seabirds (G. Richard & A. Janc, personal observations), and it is unlikely to provide food enough for all seabirds aggregated there. The frequent presence of depredating cetaceans during hauling may facilitate access to food to seabirds and explain the strong attraction of wandering albatrosses during hauling operations.

Our objective here is to quantify how wandering albatrosses behavioural responses to the toothfish longlining vessels around Crozet are impacted by the presence of depredating killer and sperm whales. To address this we use GPS movement data collected on incubating birds during three consecutive breeding seasons. We intersect these tracks with Vessel Monitoring System data (vessel GPS tracks) combined with onboard cetacean census data performed each time a line is hauled. Specifically we first test whether birds passing within detection range from vessels were more likely to be attracted when cetacean depredators were present (H1). Second we test whether the bird attendance behaviour at vessels (time spent attending vessels, distance from vessels when attending) was affected by the presence and the number of cetaceans (H2).

Materials & Methods

Bird movement data

Fieldwork was carried out during the incubation period of wandering albatrosses (January to March) in 2011, 2012 and 2013 on Possession Island, Crozet Archipelago (46°S 52°E). GPS tags (I-GotU mobile technology) encased in heat-shrinking tubing (final mass ~30g, <0.5% of body mass) were attached to the back feathers using Tesa tape on breeding adults captured on the nest. Tags recorded foraging trips at a frequency of one location every 15min. Birds were captured a second time to recover tags, generally after the bird had completed one trip, but several consecutive trips were recorded in some cases. Further details can be found in Collet et al (2017b).

Here we restrict our analysis to the 117 trips from 100 different incubating adult birds that encountered fishing vessels (see below) during their foraging trip. Age and sex of all birds were known from the population long-term monitoring database (Weimerskirch et al. 2014, Collet et al. 2017b).

Longline vessels data

All data on fishing vessel movements and operations, and on cetacean presence was provided by the Pecheker database hosted by the Museum National d'Histoire Naturelle de Paris (Martin & Pruvost 2007). This database has records of all legal fishing operations within the Crozet and Kerguelen Exclusive Economic Zones (EEZ). While illegal fishing can occur within these EEZ, it is rare and do not represent a significant proportion of albatross interactions with vessels (Weimerskirch H. et al. 2017). Incubating wandering albatrosses from Crozet forage from South Africa to Antarctica well beyond the limits of the EEZ (Weimerskirch et al. 2014). There they interact with vessels in various areas within the Indian Ocean (Weimerskirch H. et al. 2017), for which no vessel tracking data was available to us in the present study.

Each year seven demersal longline fishing vessels targeting mainly Patagonian toothfish are allowed to operate in the Kerguelen and Crozet EEZ (Pruvost et al. 2015). In January-March 2013, only four vessels operated in the EEZ for a reduced amount of time compared to other years. We treated this year separately from the two others in our models, following observations that wandering albatrosses spent less time attending vessels per encounter in 2013, and that in 2013 younger birds appeared to remain further from vessels than older birds when attending vessels (Collet et al. 2017b). All these vessels comply with the Vessel Monitoring System, recording their GPS location every 1 hour (i.e. the minimum time to ensure to have at least one non-interpolated vessel location). Moreover, the date, time and spatial coordinates of longlines at the beginning and the end of both setting and hauling operations were available. They were combined with VMS data to recreate fishing vessels tracks (resulting in a variable frequency of location records). We linearly interpolated these tracks (assuming straight line and constant speed, see

supplementary material for a discussion over this assumption) to obtain one location every 10 minutes. It allowed to match all bird GPS location with a concurrent vessel location within a 5 minutes interval. Concurrent distances between bird and fishing vessel locations were thus calculated for each bird GPS locations. In the main section we present analyses of interactions based on these interpolated vessel tracks. In the supplementary material, we discuss further this choice, and we present a simplified analysis based only on "real" recorded vessel locations, confirming that our conclusions are not a spurious effect of the error in interpolated vessel locations.

Cetacean data

Every time a longline was hauled, fisheries observers onboard each vessel recorded the presence or absence of (presumably depredating) killer and sperm whales, and, when present, their number and time of arrival relative to the beginning of hauling operations (minutes after the hauling started, 0 min if depredators were already present before hauling started). Cetacean presence was not assessed outside hauling events, and we treated these periods separately in the analyses. The presence and number of cetaceans were assessed from observations of fins and tails emerging from the surface (Tixier et al. 2010, Tixier 2012). Since all individuals do not necessarily surface simultaneously, observers were asked to provide estimates of the minimum and maximum group size of each cetacean species present. For our analyses we used the average of these two estimates.

Probability of albatross attraction to vessels (H1)

Wandering albatrosses can detect and be attracted to vessels from this fleet at up to 30km (Collet et al. 2015). However it is only at much closer distances (3km, see next section) that they show clear changes in behaviour ("attendance") consistent with albatrosses trying to obtain food from vessels (Collet et al. 2015). When albatrosses are between 3km and 30km

from vessels, it is therefore challenging to know whether their behaviour is influenced by vessels or not.

Anytime an albatross entered within 30km of a vessel, we defined the whole period where it remained within 30km of the vessel as one “encounter” (Collet et al. 2017b). When birds left the 30km buffer around vessels for less than 1h before re-entering it, we considered it as a single encounter (Collet et al. 2017b). This 1h threshold is the minimum time duration that still ensures that at least one bird location is matched with a recorded, non-interpolated boat location at a distance >30km. In 44% of encounters (including c.a. 35% of encounters that took place during hauling operations), birds were within 30km but never sat within 3km of vessels so that probably no direct interactions with boats occurred during the encounter (Collet et al. 2017b, see also Weimerskirch H. et al. 2017), revealing variations in attraction and/or detection. Here we first tested whether part of this variation could be linked to the presence/absence of depredating cetaceans (H1).

We assessed for each encounter whether or not there was at least one bird location classified as “vessel attendance behaviour” (see next section). We could then examine whether depredator’s presence increased the probability for birds to start attending vessels during an encounter. In the results section, we also report cases where whale presence/absence was not assessed, although these events were not included in statistical models. In most cases, this absence of assessment occurred when birds encountered boats outside of hauling operations, and thus are more likely to indicate whale absence than presence. In some cases however, depredator’s presence/absence was not assessed during a hauling operation, this may often be due to poor weather conditions and visibility (A. Janc & G. Richard, pers. obs.).

Statistically, for each encounter we used the variable “attendance or not” as a response in a binomial generalized linear mixed model (GLMM) with bird identity and trip number as random factors. Depredator’s presence/absence was included as an explanatory variable. We only accounted for depredator’s presence/absence at the beginning of the encounter: before the bird started attending the vessel, or before it left detection range without attendance. In other words, if the bird started attending the vessel while no cetaceans were present, and depredators later arrived while the bird was still attending the vessel, we considered this an encounter with no depredators. This is to better focus on the information available to the bird on depredator’s presence/absence when “making the decision” to start attending the vessel or not.

Previous analyses revealed no influence of age, sex or year on this response (Collet et al. 2017b). We nevertheless included these covariates in the model, and tested for the interaction between depredator’s presence and bird sex. Indeed in wandering albatrosses, females are smaller than males, which could hypothetically affect their respective abilities to access food within seabird aggregations around boats (see Collet et al. 2017b). The time elapsed between the start of the encounter and the closest hauling operation was also included in the model, as birds were shown to be much more attracted during or soon before or after hauling operations (Collet et al. 2017b).

Attendance behaviour (H2)

Attendance behaviour was defined as birds displaying speeds < 10km/h within 3km of a vessel. These low speeds are consistent with birds sitting at the sea surface for a large proportion of the 15min interval between GPS locations, which is what is expected from onboard observations of surface-seizing albatrosses either waiting for opportunities or making feeding attempts (Cherel et al. 1996). At such low distances, it is unlikely that this

behaviour is independent of vessel presence (i.e. simple “overlap” sensu Torres et al. 2013); and indeed the proportion of bird GPS locations with apparent speeds < 10km/h dramatically increased within 3km, compared to when birds were at further distances from vessels (Collet et al. 2015; see also supplementary information).

When birds were not attending vessels (beyond 3km and/or with speeds >10km/h) but within 30km of a vessel and thus potentially detecting it, we considered it could not be reliably determined whether their behaviour was linked to vessel presence and/or whether it represented independent foraging or resting (Collet et al. 2015, 2017b, a).

For each encounter event (see previous section) we established the proportion of locations that were classified as “attendance behaviour”. This can be interpreted as the time spent attending vessels (while being within detection/attraction distance). We then examined the influence of depredator’s presence and number on this proportion. To calculate this proportion, we used only bird locations concurrent to vessels locations where depredator’s presence/absence had been assessed (i.e. only during hauling operations). We modelled it with Negative Binomial GLMMs. We expected a higher proportion when depredators were present, and/or in higher numbers.

In addition, we also examined the average distance of birds from vessels when they were attending vessels (thus within 3km of them). The average was calculated for each encounter using only bird locations concurrent to vessel locations where depredator’s presence/absence had been assessed (i.e. only hauling operations). We used Gaussian linear mixed models as the average distance was generally far from the inner and outer bonds (0-3km). We expected that birds may be further from boats on average when depredators were

present and/or in higher numbers, if they were staying around cetaceans rather than waiting close to the vessel's deck to obtain food.

For each of these response variables, we proceeded in 2 steps: first, a binary variable assessing cetacean presence was included in the model (n=221), then the average number of cetaceans (both killer and sperm whales pooled) was included in a model applied only to a subset of data where cetaceans were present (n=163). We also checked whether including killer whale presence alone, or sperm whale presence alone influenced the results. For each model, bird identity and trip number were included as random factors.

We included as covariates the same factors than in the previous study (Collet et al. 2017b): age, sex and year; and we tested for the interaction between depredator's presence and bird sex. For the models on the attendance distance, we also included the interaction between year and age, as it was found significant in a previous study (Collet et al. 2017b), with younger birds attending further from vessels in 2013. Because depredator's presence/absence was only assessed during hauling, we did not include any covariate for fishing activity. All analyses were conducted in the R environment, using packages lme4 and nlme for statistical analyses and the geosphere package for the calculation of geographic distance and directions.

Results

Overall, we identified 469 "encounters" of wandering albatrosses with toothfish longline vessels (number of occurrences where a bird entered and remained within a 30km buffer around a vessel). Attendance behaviour (distance from vessel < 3km and apparent speed < 10km/h, Fig.1) occurred in 266 of these encounters (56.7%, (Collet et al. 2017b)), mainly during hauling operations (Collet et al. 2017b). Encounters containing attendance behaviour

lasted 14.0 ± 12.5h (average ± s.d., median 10.4h, range 1.0 – 82.2h), encounters without attendance behaviour lasted 2.0 ± 2.7h (average ± s.d., median 1h, range 15min – 15.3h). When within 3km of vessels, birds almost always had apparent speeds < 10km/h (Supp.Mat.). During hauling operations within the Crozet EEZ, vessels cruised at 2.8 ± 1.4 km/h. Longlines were 7.5 ± 3.1km long, and hauling of a longline lasted 3.1 ± 1.9h, with sets of neighbouring lines often operated in blocks (Richard et al. 2017). When encounters contained attendance behaviour, bird spent 3.8 ± 3.8h attending vessels (range 15min – 22.3h).

We recorded 355 albatross-fishing vessel encounter events where killer and/or sperm whale presence/absence was assessed, leaving 114 events where whale presence/absence data was not recorded (Fig.1). Of these 114 events, 32 (28.1%) occurred within 1h of a hauling operation, of which only 3 triggered bird attendance (9.4%, Fig.1). The remaining 82 events with no whale data contained bird attendance in 23.2% of cases (n=19, Fig.1).

Of the 355 encounter events where whale presence/absence was assessed, the assessment was made only after the bird had started attending the vessel in 101 cases (28.5%; Fig.1) so we could not reliably assess whether the initial attraction decision was influenced by depredators. The presence/absence of whales was assessed before the bird left the attraction range and before it started attending the vessel for the remaining 254 encounter events (from 82 different individuals and 95 different foraging trips). Whales were present in 50.4% of them (n=128 out of 254, Fig.1), and attendance occurred in 54.0% of these 128 encounters (n=68, Fig.1). Conversely, attendance started in 40.5% of encounters where no whales were present (51 out of 126 encounters, Fig.1). Whether whales were present or not at the start of these encounters did not influence the probability that the bird

attended the vessel (z=-1.160, p=0.25; Fig.1), and this was not dependent on sex (z=0.034, p=0.97). There was no detected effects in control variables (time to hauling operation: z=0.433, p=0.67; sex: z=0.488, p=0.63; age: z=-0.719, p=0.472, year 2013: z=1.265, p=0.21).

When whales were present at the beginning of the encounter (before the bird left the attraction range and before it started attending the vessel, n=128), the killer:sperm whale ratio was not different between encounters with or without bird attendance ($F_{1,67}$=1.006, df=, p=0.32). Sperm whales were present without killer whales in 101 of these 128 encounters (78.9%; 51 out of 101 contained bird attendance: 50.5%), both killer and sperm whales were present in 23 of them (18.0%; 15 out of 23 contained bird attendance: 65.2%), and only killer whales were present in 4 encounters (3.1%; 2 out of 4 contained bird attendance).

Birds spent a higher proportion of time attending vessels per encounter when cetaceans were present (predicted + 10.3 +/- 1.7%, z=2.023, p=0.04; Fig.2A). The interaction of whale presence and bird sex was marginally significant, with a tendency for a larger proportion of time spent attending vessels during whale presence in males than in females (interaction: z=1.692, p=0.09). The effects were not detectable when looking separately at the presence/absence of killer whales (z=-1.027, p=0.30) or sperm whales (z=1.515, p=0.13). Control variables had no noticeable effects on this time spent attending vessels per encounter (sex alone: z=-1.465, p=0.14, age: z=1.112, p=0.27; year 2013: z=-0.537, p=0.59). When whales were present, group size had no effect on the proportion of time birds spent attending vessels (z=-0.688, p=0.49; Fig.2B).

When birds did attend vessels, they were at the same distance from vessels whether or not cetaceans were present (t=-1.647, df=135, p=0.10; Fig.3A), with no interacting effects

with sex (t=-1.614, df=134, p=0.11). However, when cetaceans were present, birds attended vessels from increasing distance with increasing numbers of cetaceans (+23.7 +/- 7.4m/whale, t=3.216, df=89,p<0.01; Fig.3B). This effect of increased distance with increased number of cetaceans was also detected when looking only at killer whales' presence/absence (t=2.167, df=89, p=0.03), or only at sperm whales' presence/absence (t=3.190, df=89, p<0.01). Among control variables, as noted in Collet et al (2017b), older birds interacted closer to vessels in 2013 (but not in other years) compared to younger birds (t=1.973, df=80, p=0.05); but there was no effects of sex (t=1.496, df=80, p=0.14).

Discussion

Our study is the first to examine whether the presence of depredating cetaceans affects the scavenging behaviour of seabirds at vessels. We showed that cetacean presence and/or number modified bird behaviour attending vessels at close distance (H2), but not the initial bird attraction to vessels (H1). Depredator presence induced birds to stay longer attending vessels, and larger numbers of killer and/or sperm whales induced birds to attend further from vessels. However birds often started to attend vessels before depredator's presence (nearly 50% of attendance cases where whale presence/absence had been reliably assessed), and conversely many vessel encounters where depredators were present were not followed by bird attendance (whale presence in nearly 50% of reliable "missed opportunities").

The data used here (concurrent bird tracking, depredators' census and fishing vessel records of activity) is rarely available. Onboard observations are both challenging to conduct and not well adapted to assess the larger scale seabird approach phase (Collet et al. 2015). The coarse frequency of our GPS data (both on birds and vessels) warrants some care however to interpret the fine-scale behaviour of birds close to vessels. Nevertheless the low

speeds of both birds and vessels during hauling operations and the large number of bird locations recorded within 5min of recorded (non-interpolated) vessel locations (Supp.Mat.) provide support to the robustness of our estimations of bird-vessel distances. We will therefore try to discuss how our results may be generalized to other seabird species or fishing fleets.

Cetacean presence or absence was not necessary information for albatrosses to decide to start attending vessels or not. In the studied fleet, implemented mitigation measures supposedly reduced considerably the availability of food during operations for wandering albatrosses. Facilitation of food access by cetacean depredation was therefore a good candidate to explain variations in bird motivation to initially approach vessels of this fleet (Collet et al. 2017b), but we found no evidence for it. Cetacean presence might be difficult to detect at long distances when bird decisions are made. We showed previously that operating vessels were very attractive to birds (Collet et al. 2017b), and they are much more visible at a distance than whales. Our results are consistent with the view that attraction to vessels in albatrosses is mainly influenced by sight (Collet et al. 2015). In fisheries where these mitigation measures are not yet implemented (i.e. illegal fishing within EEZ and fisheries in unregulated international waters), more food should be available to seabirds, and depredation activities are thus unlikely to have more impacts on the initial attraction of wandering albatrosses to vessels. Any measures reducing depredation activities should therefore poorly affect the initial attraction of wandering albatrosses to fishing vessels.

An important question is whether wandering albatrosses likely reflect other seabird species attraction responses. In a previous study we compared the response to vessels of the

same fleet between wandering and black-browed albatrosses (Collet et al. 2017a). Attraction distances were the same between the two species, and similar to recent estimates in northern fulmars (*Fulmarus glacialis*) in the North Sea (Pirotta et al. 2018). We might expect similar maximum attraction distances in other albatross species, in Sulids (Thiebault et al. 2014), and maybe most diurnal, large seabird species, as it seems to coincide with the horizon distance (Thiebault et al. 2014, Collet et al. 2015). It is thus likely that detection of vessels by diurnal seabirds will be largely independent of cetacean presence, and most variations should be due to effects on motivation.

In Kerguelen waters, where depredation occurs only by sperm whales and in a lower proportion of fishing events compared to Crozet (Richard et al. 2017, Janc et al. 2018), the probability to attend a vessel within attraction distance was larger in black-browed than wandering albatrosses (Collet et al. 2017a). Wandering albatrosses are the largest seabird species, generally dominating agonistic interactions with all other seabird species (Weimerskirch et al. 1986, Ashford et al. 1995, Cherel et al. 1996). At Kerguelen, the same mitigation measures reducing food availability apply as in Crozet waters. Hence smaller and less dominant species like black-browed albatrosses can be strongly attracted to vessels in areas where depredators are more rarely present and even though these birds likely experience higher competition costs (Collet et al. 2017a). There might thus be more essential factors of seabird attraction than cetacean presence around vessels (Bodey et al. 2014, Collet et al. 2017a).

Although we found that the initial attraction to vessels appeared mostly independent of depredator's presence, after being attracted birds attending vessels had a different behaviour in the presence of cetaceans. When depredators were present, albatrosses spent

comparatively more time sitting within 3km of vessels than in the area between 3 and 30km from vessels. This suggests a more active attendance of vessels in the presence of depredators. This increased time spent close to vessels is unlikely to have an effect on bycatch risk, even in other unregulated fishing fleets. Indeed, during hauling wandering albatrosses and most seabird species do not interact with hooks (Cherel et al. 1996), and most depredation on longlines occurs during hauling. This increased time spent close to vessels is likely to reflect fine-scale associations of birds with depredators, and probably food access facilitation by cetaceans (Ridoux 1987, Sakamoto et al. 2009, Thiebot & Weimerskirch 2013). Wandering albatrosses can encounter and attend different vessels several times during a single foraging trip (Collet et al. 2017b, Weimerskirch H. et al. 2017), and depredators are not always present at these encounters, so it was not possible to reliably assess depredation influence on the mass gained by birds during a foraging trip. However, we previously showed that mass gains of wandering albatrosses were similar whether or not they attended this fleet during their foraging trip (Collet et al. 2017b), indicating they have access to other sources of food. Behavioural data at finer scale would be required to confirm food access facilitation by cetaceans.

The size of food items that could be generated by cetacean depredation activities is unclear. Onboard observations suggest sperm whales may generate less food at the surface than killer whales (G. Richard, A. Janc, N. Gasco, pers. obs.); but we did not find evidence that the two cetaceans caused different bird behaviour. Wandering albatrosses are large seabirds and can swallow large food items (often whole fish), whereas giant petrels, smaller albatrosses and petrels are restricted to much smaller pieces (Ashford et al. 1995, Cherel et al. 1996 G. Richard & A. Janc, personal observations). Wandering albatrosses are dominant over all other species (Weimerskirch et al. 1986) but tend to be less active than black-

browed albatrosses or giant petrels when attending fishing boats (Ashford et al. 1995, Cherel et al. 1996, Collet et al. 2017a). Often large prey items are difficult to handle and ingest for black-browed albatrosses and giant petrels, which leaves more time for wandering albatrosses to access and swallow these large prey (G. Richard & A. Janc, personal observations and unpublished videos). If cetaceans generate smaller size items than those usually available otherwise, we might expect smaller species than wandering albatrosses to benefit more from cetacean presence. This remains however to be tested.

We found that birds within 3km of vessels were staying further from vessels with an increasing number of depredators, but no effects of depredator's presence/absence *per se* were detected. Onboard observations suggest that birds can form rafts around depredators emerging at the surface, and thus divert birds away from the very close vicinity of the hauling line and vessel's deck (G. Richard & A. Janc, pers. obs.). This effect occurs however at very fine spatial scale, so that it is unlikely to be picked up by our coarse GPS frequency. However large number of cetaceans may be associated with several social units, which tend to segregate spatially (Tixier 2012), and may indeed increase the spatial spread of these rafts around depredators. Other hypotheses include an increased number of birds (increased spatial competition) and/or increased bird activity with an increased number of depredators. It might also reflect an anti-predator behaviour by birds. Remains of wandering albatrosses have been found in one stranded killer whale in South Africa (Best et al. 2010). However such predation events on albatrosses seem to be very rare (Best et al. 2010, Reisinger et al. 2011), and may concern mainly "play" or "practice" behaviour by young or subadult individuals (Ford et al. 1998, Best et al. 2010). We are thus not convinced that our observations could be due to some seabird anti-predator behaviour, but again, finer-scale behavioural studies would be needed to confirm it.

In conclusion, we found that depredator's presence indeed influenced wandering albatross behaviour at vessels; but that it was not the primary determinant of their initial attraction. Birds were largely attracted during hauling operations, even in the absence of depredators. This is surprising knowing that mitigation measures implemented in this fleet limits the food available to birds during hauling operations. When no such measures are implemented, it is unlikely that cetaceans have a higher influence on bird behaviour. Therefore, while management measures aimed at reducing depredation may perhaps reduce feeding opportunities for seabirds in fleets implementing seabird bycatch mitigation measures, they are unlikely to significantly affect the number of seabirds attracted to fishing vessels. Further fine-scale behavioural studies are required to better understand which seabird species really benefit from food access facilitation by depredators.

Acknowledgments

We thank Guy Duhamel, Nicolas Gasco, Charlotte Chazeau and all contributors to the Pecheker database at the Museum National d'Histoire Naturelle de Paris for providing access to this dataset. This study would not have been possible without the onboard observations of fisheries controllers of Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). We are also indebted to all fieldworkers involved in the tracking of albatrosses on Crozet, through Programme 109 funded by the Institut Paul-Emile Victor (IPEV) and the TAAF. J.C was funded by a PhD grant from the French Ministere de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche. We thank Ryan Reisinger for sharing observations and knowledge of depredators' foraging, and two anonymous reviewers for constructive comments that helped improved the manuscript.

References

Ainley DG, Blight LK (2009) Ecological repercussions of historical fish extraction from the Southern Ocean. Fish Fish 10:13–38

Anderson OR, Small CJ, Croxall JP, Dunn EK, Sullivan BJ, Yates O, Black A (2011) Global seabird bycatch in longline fisheries. Endanger Species Res 14:91–106

Ashford JR, Croxall JP, Rubilar PS, Moreno CA (1995) Seabird interactions with longlining operations for Dissostichus eleginoides around South Georgia, April to May 1994. CCAMLR Sci 2:111–121

Ashford JR, Rubilar PS, Martin AR (1996) Interactions between cetaceans and lonline fishery operations around South Georgia. Mar Mammal Sci 12:452–457

Best PB, Meÿer MA, Lockyer C (2010) Killer whales in South African waters—a review of their biology. Afr J Mar Sci 32:171–186

Bicknell AWJ, Oro D, Camphuysen K (C. J., Votier SC (2013) Potential consequences of discard reform for seabird communities. J Appl Ecol 50:649–658

Bodey TW, Jessopp MJ, Votier SC, Gerritsen HD, Cleasby IR, Hamer KC, Patrick SC, Wakefield ED, Bearhop S (2014) Seabird movement reveals the ecological footprint of fishing vessels. Curr Biol 24:R514–R515

Catchpole TL, Frid CLJ, Gray TS (2006) Importance of discards from the English Nephrops norvegicus fishery in the North Sea to marine scavengers. Mar Ecol Prog Ser 313:215–226

Cherel Y, Weimerskirch H, Duhamel G (1996) Interactions between longline vessels and seabirds in Kerguelen waters and a method to reduce seabird mortality. Biol Conserv 75:63–70

Clarke MR, Croxall JP, Prince PA (1981) Cephalopod remains in regurgitations of the wandering albatross Diomedea exulans L. at South Georgia. BAS Bull 54:9–21

Collet J, Patrick SC, Weimerskirch H (2015) Albatrosses redirect flight towards vessels at the limit of their visual range. Mar Ecol Prog Ser 526:199–205

Collet J, Patrick SC, Weimerskirch H (2017a) A comparative analysis of the behavioral response to fishing boats in two albatross species. Behav Ecol 28:1337–1347

Collet J, Patrick SC, Weimerskirch H (2017b) Behavioral responses to encounter of fishing boats in wandering albatrosses. Ecol Evol 7:3335–3347

Crowder LB, Murawski SA (1998) Fisheries bycatch: implications for management. Fisheries 23:8–17

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 Conserv Int 22:1–34

Croxall JP, Prince PA (1994) Dead or alive, night or day: how do albatrosses catch squid? Antarct Sci 6:155–162

Delord K, Gasco N, Weimerskirch H, Barbraud C, Micol T (2005) Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islands, 2001–2003. CCAMLR Sci 12:53–80

Ford JK, Ellis GM, Barrett-Lennard LG, Morton AB, Palm RS, Balcomb III KC (1998) Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (Orcinus orca) in coastal British Columbia and adjacent waters. Can J Zool 76:1456–1471

Furness RW, Edwards AE, Oro D (2007) Influence of management practices and of scavenging seabirds on availability of fisheries discards to benthic scavengers. Mar Ecol Prog Ser 350:235–244

Garthe S, Camphuysen K, Furness RW (1996) Amounts of discards by commercial fisheries and their significance as food for seabirds in the North Sea. Mar Ecol Prog Ser 136:1–11

Gilman E, Clarke S, Brothers N, Alfaro-Shigueto J, Mandelman J, Mangel J, Petersen S, Piovano S, Thomson N, Dalzell P (2008) Shark interactions in pelagic longline fisheries. Mar Policy 32:1–18

Gislason H, Sinclair M, Sainsbury K, O'boyle R (2000) Symposium overview: incorporating ecosystem objectives within fisheries management. ICES J Mar Sci J Cons 57:468–475

Guinet C, Tixier P, Gasco N, Duhamel G (2015) Long-term studies of Crozet Island killer whales are fundamental to understanding the economic and demographic consequences of their depredation behaviour on the Patagonian toothfish fishery. ICES J Mar Sci J Cons 72:1587–1597

Hamer DJ, Childerhouse SJ, Gales NJ (2012) Odontocete bycatch and depredation in longline fisheries: a review of available literature and of potential solutions. Mar Mammal Sci 28:E345–E374

Harrington JM, Myers RA, Rosenberg AA (2005) Wasted fishery resources: discarded by-catch in the USA. Fish Fish 6:350–361

Heath MR, Cook RM, Cameron AI, Morris DJ, Speirs DC (2014) Cascading ecological effects of eliminating fishery discards. Nat Commun 5

Hudson AV, Furness RW (1989) The behaviour of seabirds foraging at fishing boats around Shetland. Ibis 131:225–237

Imber MJ (1992) Cephalopods eaten by wandering albatrosses (Diomedea exulans L.) breeding at six circumpolar localities. J R Soc N Z 22:243–263

Janc A, Richard G, Guinet C, Arnould JP, Villanueva MC, Duhamel G, Gasco N, Tixier P (2018) How do fishing practices influence sperm whale (Physeter macrocephalus) depredation on demersal longline fisheries? Fish Res 206:14–26

Johannes RE (1981) Words of the lagoon: fishing and marine lore in the Palau district of Micronesia. Univ of California Press

Journal Officiel des Terres Australes et Antarctiques Françaises (2010) Arrêté n° 2010-53 du 30 août 2010 prescrivant les règles encadrant l'exercice de la pêche à la légine (Dissostichus eleginoides), aux raies (Bathyraja eatonii, Bathyraja irrasa, Raja taaf), au grenadier (Macrourus carinatus), autorisée dans les zones économiques exclusives de Crozet et de Kerguelen.

Lewison RL, Crowder LB, Read AJ, Freeman SA (2004) Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. Trends Ecol Evol 19:598–604

Martin A, Pruvost P (2007) Pecheker, relational database for analysis and management of halieutic and biological data from the scientific survey of the TAAF ficheries, Muséum National d'Histoire Naturelle, http://borea.mnhn.fr/equipe4/pecheker.php.

Pardo D, Forcada J, Wood AG, Tuck GN, Ireland L, Pradel R, Croxall JP, Phillips RA (2017) Additive effects of climate and fisheries drive ongoing declines in multiple albatross species. Proc Natl Acad Sci 114:E10829–E10837

Pauly D, Christensen V, Guenette S, Pitcher TJ, Sumaila UR, Walters CJ, Watson R, Zeller D (2002) Towards sustainability in world fisheries. Nature 418:689–695

Pauly D, Watson R, Alder J (2005) Global trends in world fisheries: impacts on marine ecosystems and food security. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci 360:5–12

Pikitch E, Santora C, Babcock EA, Bakun A, Bonfil R, Conover DO, Dayton P, Doukakis P, Fluharty D, Heneman B (2004) Ecosystem-based fishery management. Science 305:346–347

Pirotta E, Edwards EW, New L, Thompson PM (2018) Central place foragers and moving stimuli: a hidden-state model to discriminate the processes affecting movement. J Anim Ecol

Pruvost P, Duhamel G, Gasco N, Palomares MLD (2015) A short history of the fisheries of Crozet Islands. Fish Cent Res Rep 23:31

Ramsay K, Kaiser MJ, Moore PG, Hughes RN (1997) Consumption of Fisheries Discards by Benthic Scavengers: Utilization of Energy Subsidies in Different Marine Habitats. J Anim Ecol 66:884–896

Read AJ (2008) The Looming Crisis: Interactions between Marine Mammals and Fisheries. J Mammal 89:541–548

Reisinger RR, De Bruyn PJN, Tosh CA, Oosthuizen WC, Mufanadzo NT, Bester MN (2011) Prey and seasonal abundance of killer whales at sub-Antarctic Marion Island. Afr J Mar Sci 33:99–105

Richard G, Guinet C, Bonnel J, Gasco N, Tixier P (2017) Do commercial fisheries display optimal foraging? The case of longline fishers in competition with odontocetes. Can J Fish Aquat Sci

Ridoux V (1987) Feeding association between seabirds and killer whales, Orcinus orca, around subantarctic Crozet Islands. Can J Zool 65:2113–2115

Roche C, Guinet C, Gasco N, Duhamel G (2007) Marine mammals and demersal longline fishery interactions in Crozet and Kerguelen Exclusive Economic Zones: an assessment of depredation levels. CCAMLR Sci 14:67–82

Sakamoto KQ, Takahashi A, Iwata T, Trathan PN (2009) From the eye of the albatrosses: a bird-borne camera shows an association between albatrosses and a killer whale in the Southern Ocean. PLoS One 4:e7322

Scott MD, Chivers SJ, Olson RJ, Fiedler PC, Holland K (2012) Pelagic predator associations: tuna and dolphins in the eastern tropical Pacific Ocean. Mar Ecol Prog Ser 458:283–302

Smith AD, Brown CJ, Bulman CM, Fulton EA, Johnson P, Kaplan IC, Lozano-Montes H, Mackinson S, Marzloff M, Shannon LJ (2011) Impacts of fishing low–trophic level species on marine ecosystems. Science 333:1147–1150

Tew Kai E, Benhamou S, Lingen CD van der, Coetzee JC, Pichegru L, Ryan PG, Grémillet D (2013) Are Cape gannets dependent upon fishery waste? A multi-scale analysis using seabird GPS-tracking, hydro-acoustic surveys of pelagic fish and vessel monitoring systems. J Appl Ecol 50:659–670

Thiebault A, Mullers RH, Pistorius PA, Tremblay Y (2014) Local enhancement in a seabird: reaction distances and foraging consequence of predator aggregations. Behav Ecol 25:1302–1310

Thiebot J-B, Weimerskirch H (2013) Contrasted associations between seabirds and marine mammals across four biomes of the southern Indian Ocean. J Ornithol 154:441–453

Tixier P (2012) Déprédation par les orques (Orcinus orca) et les cachalots (Physeter macrocephalus) sur les palangriers à la légine australe dans la ZEE de l'archipel de Crozet. Aix-Marseille

Tixier P, Garcia JV, Gasco N, Duhamel G, Guinet C (2015) Mitigating killer whale depredation on demersal longline fisheries by changing fishing practices. ICES J Mar Sci J Cons 72:1610–1620

Tixier P, Gasco N, Duhamel G, Viviant M, Authier M, Guinet C (2010) Interactions of Patagonian toothfish fisheries with killer and sperm whales in the Crozet islands Exclusive Economic Zone: an assessment of depredation levels and insights on possible mitigation strategies. CCAMLR Sci 17:179–195

Torres LG, Sagar PM, Thompson DR, Phillips RA (2013) Scaling down the analysis of seabird-fishery interactions. Mar Ecol Prog Ser 473:275–289

Torres LG, Thompson DR, Bearhop S, Votier SC, Taylor GA, Sagar PM, Robertson BC (2011) White-capped albatrosses alter fine-scale foraging behavior patterns when associated with fishing vessels. Mar Ecol Prog Ser 428:289–301

Tremblay Y, Thiebault A, Mullers R, Pistorius P (2014) Bird-Borne Video-Cameras Show That Seabird Movement Patterns Relate to Previously Unrevealed Proximate Environment, Not Prey. PLoS ONE 9:e88424

Votier SC, Furness RW, Bearhop S, Crane JE, Caldow RWG, Catry P, Ensor K, Hamer KC, Hudson AV, Kalmbach E, Klomp NI, Pfeiffer S, Phillips RA, Prieto I, Thompson DR (2004) Changes in fisheries discard rates and seabird communities. Nature 427:727–730

Weimerskirch H, Capdeville D, Duhamel G (2000) Factors affecting the number and mortality of seabirds attending trawlers and long-liners in the Kerguelen area. Polar Biol 23:236–249

Weimerskirch H, Cherel Y, Delord K, Jaeger A, Patrick SC, Riotte-Lambert L (2014) Lifetime foraging patterns of the wandering albatross: life on the move! J Exp Mar Biol Ecol 450:68–78

Weimerskirch H., Filippi D.P., Collet J., Waugh S.M., Patrick S.C. (2017) Use of radar detectors to track attendance of albatrosses at fishing vessels. Conserv Biol 32:240–245

Weimerskirch H, Jouventin P, Stahl J-C (1986) Comparative ecology of the six albatross species breeding on the Crozet Islands. Ibis 128:195–213

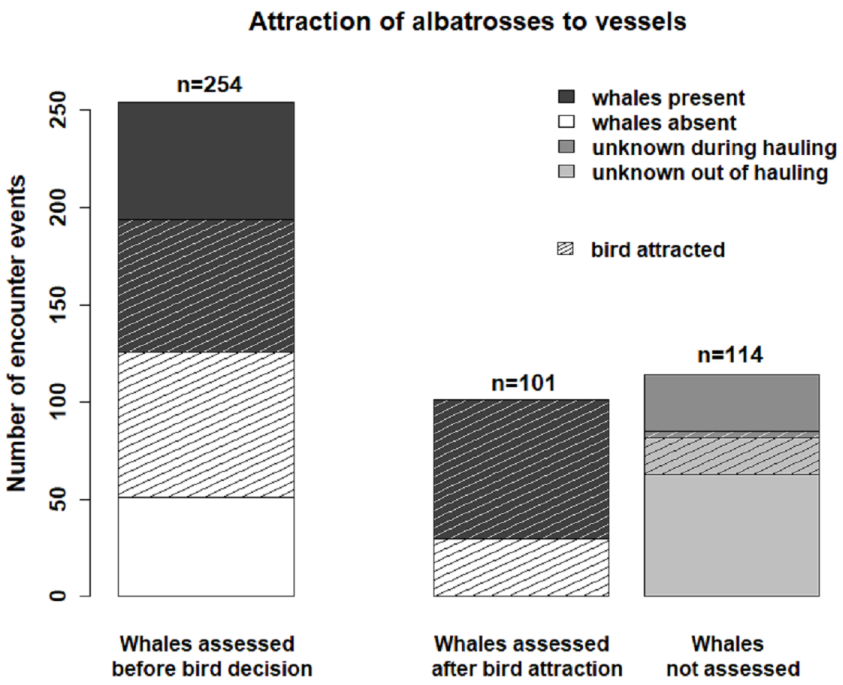


Figure 1: Data structure for whale presence/absence and bird attendance or not during vessel encounter events. Shading indicates encounter events where birds attended vessels. Colors indicate whale presence (darkest grey), absence (white), or missing data (intermediate greys). For the latter, we further categorized events where vessels were in hauling operation ("unknown during hauling", where both bird and cetacean attractions are more likely) or not (>1h before or after any hauling operation, "unknown out of hauling"). Only the events from the first bar are reliable to use for analyzing the attraction probability, whereas shaded encounters from both the first and second bars were used to analyze bird behaviour while attending vessels (Fig.2).

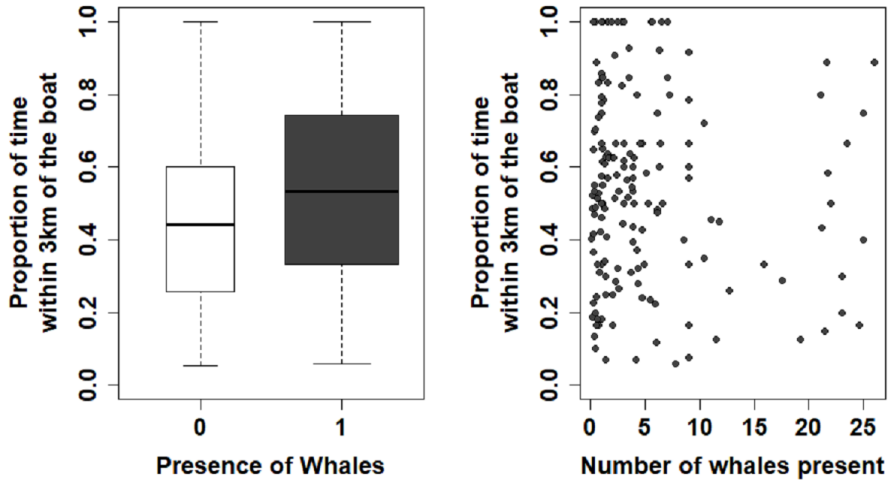


Figure 2: Time spent attending vessels (relative to total time within detection range of vessels), function of depredator's presence (A) or number when present (B). Only periods where depredator presence/absence was assessed were retained to calculate the proportion of time.

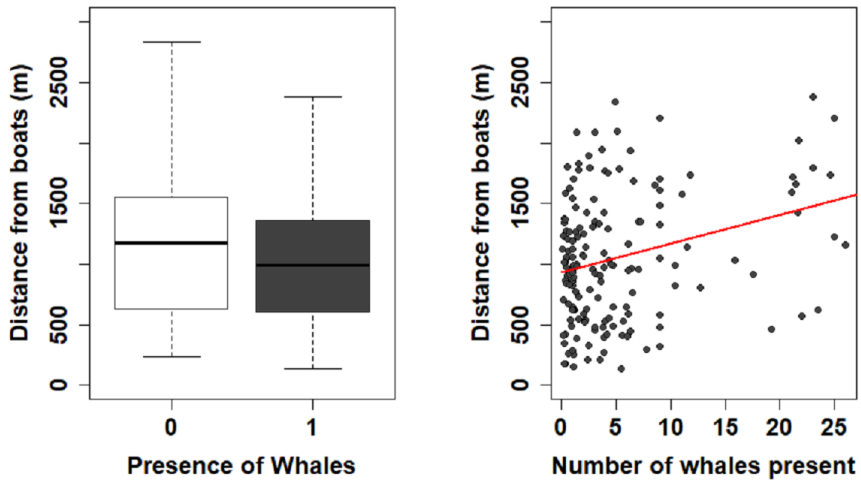


Figure 3: Average distance from vessel when attending them (<3km) function of depredator's presence/absence (A) or depredator's number when present (B). The red line indicates the significant average predicted effect from a linear mixed model (see results). Only periods where depredator presence/absence was assessed were retained to establish average distance during an encounter.

Annexe 11 : Analyses de sensibilité

Informations pour l'article Collet et al 2017 sur les variations intra-spécifiques de réponses aux bateaux chez le grand albatros

Sensitivity Analysis

Methods

We investigated the influence of the choice of parameter values for the attraction threshold and the time-to-return threshold on our results. In the main section, we set these to 30km and 1h, respectively. Here we re-run analyses for different combinations of values (15, 20, 25 and 30km; 30min, 1h, 2h, 6h, 24h). For each combination we report the number of encounters thus defined, and the proportion that was followed by attendance, as these are expected to largely vary with the encounter definition. Then we run GLMM for modelling the Encounter rate (model 1 in Table 2), the attraction probability (model 2) and the proportion of the whole encounter spent attending (model 4) the boat, with the same explanatory variables as the main section, to determine whether our conclusions on the relative effects of Sex, Age and Year are sensitive to the encounter definition. Models 3 and 5 are not expected to vary with this as we kept a constant attendance threshold of 3km. The average number of boats within 30km during encounter could not be accounted for in models with a time-to-return value of 24h, owing to a low variability of this variable.

Results

Number of encounters and probability they contained attendance

The total number of encounters appears to be mainly sensitive to the time-to-return value, suggestive of a come&go behaviour of wandering albatrosses. Our chosen value is in the upper range of value, reflecting on our choice to consider by default that if the bird leaves the direct attraction range, re-entering within this range should be considered a new encounter.

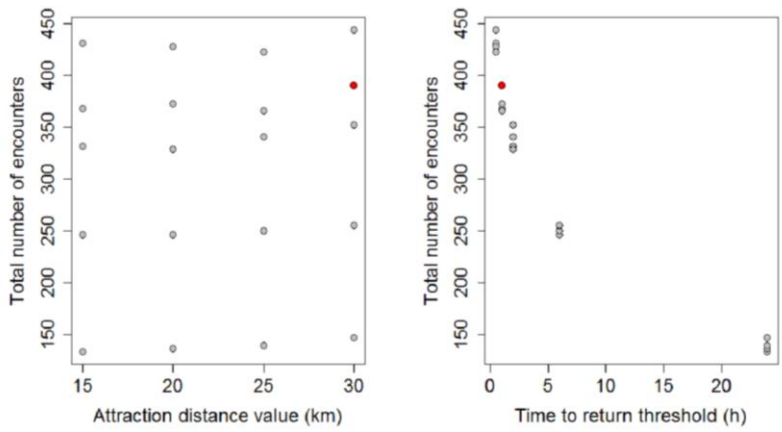


Figure 1: Sensitivity analyses on the number of encounters fitting the various definitions. The value reported in the main section is highlighted in red.

The proportion of encounters followed by attendance ranged from 59.0% to 85.0%. It increased with more restrictive definitions of encounters: in particular, birds were much more likely to be attracted once within closer and closer distances, consistent with results in (Collet et al., 2015). It is difficult to determine to what extent this is due to lower detection probability at larger distances, or simply reflect that shorter attraction threshold value introduce a bias by over-representing approaching birds. Modelling separately the detection probability and the attraction probability would require a completely different statistical modelling approach (i.e. probably Bayesian statistics) and the inclusion of additional explanatory variables to account for detection ability variation.

Time-to-return values weakly influenced this proportion, and only at low values.

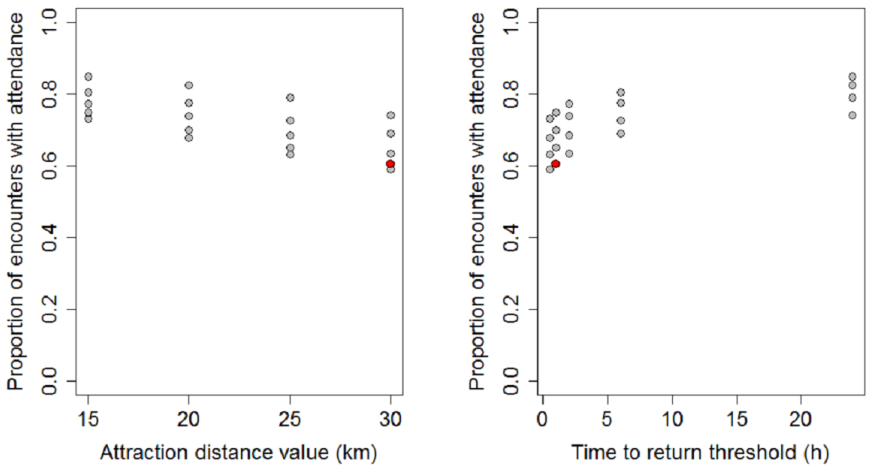


Figure 2: Sensitivity analyses on the attraction probability depending on the various encounter definitions. The value reported in the main section is highlighted in red.

Sensitivity of age, sex and year effects

Table 1: Proportion of models from different combinations of time-to-return and attraction threshold, in agreement with conclusions from main text (1h – 30km).

	Boat density on the shelf	Nb of boats within 30km*	Boat activity	Age	Sex	Year	Age:Sex	Age:Year	Year:Sex
Encounter rate	18/20	NA	NA	20/20	20/20	NA	20/20	NA	NA
Attraction probability	NA	11/16	18/20	20/20	20/20	20/20	18/20	20/20	20/20
Proportion of the encounter spent attending	NA	8/16	20/20	20/20	15/20**	14/20	20/20	20/20	20/20
	* only 16 models in total as those with time to return set to 24h couldnt' run due to too low variation in this variable.								
	** p<0.08 in all 5 remaining models								

All cases of disagreement between models with different couples of parameter values were changes in statistical significance (i.e. variance of the effect value) rather than changes in the sign or strong quantitative changes in the effect mean value.

The encounter rate of boats was not influenced by the number of boats operating on the shelf for models 25km-24h and 30km-24h.

The average number of boats within 30km during the encounter had a significant positive effect on the probability to be attracted in 11 out of 16 models, a nearly significant effect in 3 models, but was not significant in 2 models. Significance of this variable decreased in models with short attraction threshold values (15km, sometimes 20km) and various time to return values (0.5, 1, 2 or 6h). This suggests that at these distances, birds are attracted anyway, no matter the number of boats (see also Figure 2).

The probability to be attracted was stronger when boats were operating, except for models 25km-24h and 30km-24h. In two models (20km-6h and 30km-24h), older males were significantly more attracted.

The 2013-year effect on the proportion of the encounter spent attending appeared sensitive to the definition of encounters: the 4 models with high attraction threshold (25, 30km) and large time-to-return values (24h, 6h), as well as models 30km-2h and 15km-0.5h did not retain significant year effects (although in three cases $p<0.08$).

The increased proportion of time spent attending boats during an encounter in females compared to males seemed robust, as this effect was significant or nearly significant (p-value when near significant 0.055, 0.061, 0.067, 0.075, 0.074) in all models. Moreover there was no clear pattern in parameter values when significance was not reached (20km-0.5h, 25km-1h, 25km-2h, 15km-6h, 20km-6h).

Finally, only half models supported the negative effect of the number of boats within 30km on the proportion of the encounter spent attending. These were models with high time-to-return values (8 models with values 2h or 6h), and models 25km-1h and 30km-1h.

Conclusions:

Our conclusions on the relative influence of age, sex and year appears very robust to the choice of attraction threshold and time to return values, even though these parameters can largely influence the number of encounters fitting the definition.

The attraction probability varied between 60% and 85% depending on the definitions used, with the upper values likely to be over-estimated by a priori discarding birds that ignored boats from distances >15km. Hence our conclusion that an important fraction of encounters were not followed by encounters seems robust too.

Finally, boat activity was found as an important predictor of the attraction probability and the proportion of time spent attending boats, for nearly all parameter combinations, confirming it as a central factor for the bird response to boats.

Informations pour le manuscrit sur les variations de réponses aux bateaux liées à la présence de cétacés

Supplementary material

Effects of interpolation on fine-scale distances of birds from boats

The results presented in the main section show differences in the distance of birds from boats; at two different but very fine spatial scales: first, we show that birds spend more time within 3km of boats when whales are present. Second, when birds are within 3km of boats, our results suggest that birds tend to stay further from boats with an increasing number of whales.

There is a possibility that these results are simply a spurious effect caused by our interpolation of boat locations, or to the movements of boats and birds in the time lag (up to 5min) between their respective recorded locations. In other studies, authors have adopted a much more conservative approach than ours regarding the error in bird-boat relative locations. Torres et al (2011, 2013) accounted for the average speed of boats, and created a circular buffer of incertitude around interpolated boat locations, with a radius increasing as interpolated points are far (in time) from "real", recorded boat locations. Birds falling within this buffer of varying size were considered close enough to boats to have interacted with them. Basically, this assumes that boats could have adopted a circuitous route between two recorded locations; and that boats would have the same probability of presence anywhere within this buffer. Here we argue that, at least in our case, less conservative approaches are both reliable and potentially offering more insights into seabird behaviour around boats.

We begin by showing results from our dataset obtained when relying only on bird locations observed within 5 minutes of recorded (non-interpolated) boat locations. Indeed we have no independent measure to estimate the interpolation error. This analysis confirms results presented in the main section. We then discuss boat behaviour, to argue that the linear interpolation is potentially a more accurate assumption on their movement behaviour than a circuitous-route buffer method; and the implications on analyzing bird behaviour.

Bird distances (and uncertainty) from boats recorded locations

We selected all bird GPS locations that were recorded within 5min and within 30km of at least one fishing boat recorded location (discarding all interpolated boat locations). The time lag between these bird and boat locations was independent of fishing activity and cetacean presence (Fig SI1A). When within 3km of boats, birds mainly showed speeds < 10km/h (average ± s.d.: 3.5 ± 5.2 km/h), as calculated between successive bird locations, every 15min (Fig.SI1B; (Collet et al. 2015)).

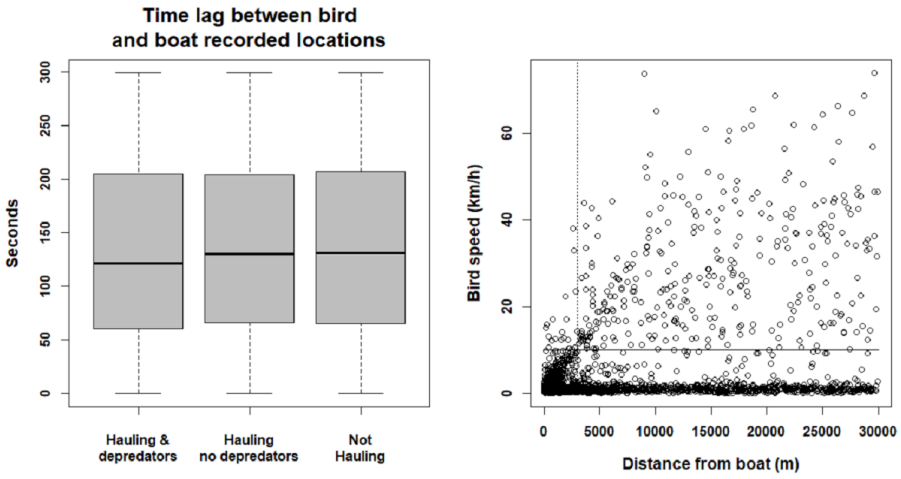


Figure SI3: Data structure for bird GPS locations recorded within 5min and within 30km of a recorded boat location. The time lag between bird and boat recorded locations did not depend on boat activity or presence of cetaceans (A). The category "not hauling" encompasses VMS locations during transit and during setting operations. The 3km threshold used in the main section (dashed vertical line) is a « natural » threshold marking clear changes in patterns of bird speeds (B). Below 3km of a boat bird speed is very low, usually below 10km/h (horizontal solid line).

Given the observed bird speeds and time lags between bird and boat locations, the incertitude in the actual location of birds at the exact time when boats location were recorded is on average of 132 ± 235m (median: 54m, 95% quantile: 522m, max 2450m).

We think this is accurate enough to rely on a 3km threshold to categorize attendance behaviour. Specifically, there is no reason to believe that this could significantly affect our conclusions regarding attraction probabilities or the proportion of time spent within 3km during an encounter, given the duration of encounters containing attendance behaviour (main section). However this uncertainty in bird-vessel distance is quantitatively similar to the observed magnitude of the effect of the number of whales on attendance distance (main section, Fig.3B). This warrants some care in interpreting the absolute distance values within 3km of boats. However, we see no reasons to believe that errors or biases in the bird-boat distance estimates should differ according to the presence/absence of cetaceans. Therefore the relative difference, more than the absolute values, should still be meaningful to interpret.

Bird behaviour when only accounting for non-interpolated boat locations

Next, we examined the distributions of distances from boats, for bird GPS locations falling within 5 min of a "real" recorded boat location (Fig. SI2). These distributions of distances from boats were obtained from 86 different bird tracks in the case of hauling events with depredators (SI2A), and 88 different bird tracks in the case of hauling events without depredators (SI2B). Bird locations within 3km of a recorded boat hauling location occurred in 66 different tracks when depredators were present (n=336 bird locations) and 56 different tracks when no depredators were present (n=317

bird locations). The probability for locations to be within 3km of a boat was higher when whales were present than when whales were absent during hauling (0.58 ± 0.13, z=4.552, p<0.001, binomial glmm accounting for foraging trip identity). This is in line with results in the main section showing a higher proportion of "encounters" within 3km of boats; and we interpret this as birds more actively remaining within the 3km "attendance zone" when depredators are present. As a comparison, we also note that birds were less often close to boats where boats were not hauling lines (SI2C).

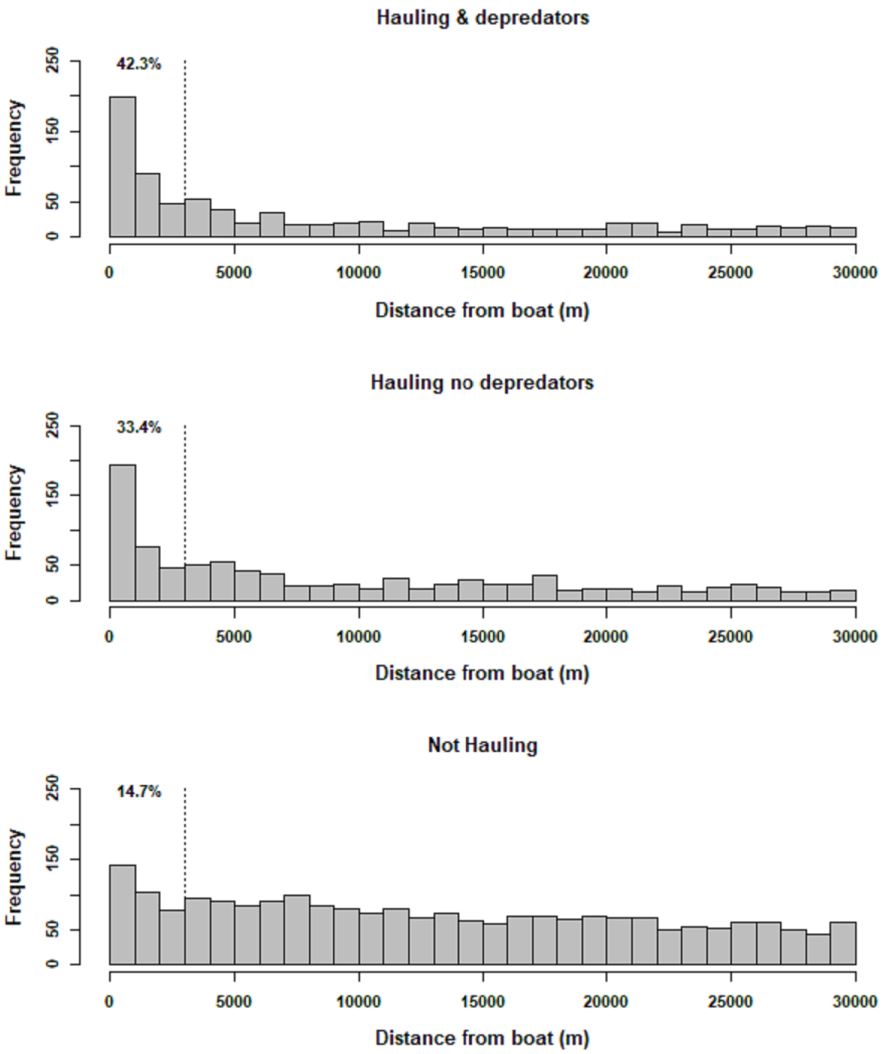


Figure SI4: Distribution of distances between bird GPS locations and vessels' GPS (non-interpolated) locations, when vessels were in hauling operation with killer and/or sperm whales present (top), when vessels were in heuling operation without any depredator present (middle), or

when vessels were either transiting or in setting operations (bottom). The percentage of distances <3km is indicated for each situation.

This is consistent with our interpretation that the primary factor attracting birds is hauling activity and not depredator's presence (see also Fig.SI3), but that the presence of depredators makes bird attend longer (or more actively). Note that contrary to analyses presented in the main section, results here do not account for the potential autocorrelation in bird behaviour within the same "encounter event", nor in the timing of bird and depredator's arrival at boats. In the main section, we considered these effects by looking at statistics for each encounter event rather than for each bird locations.

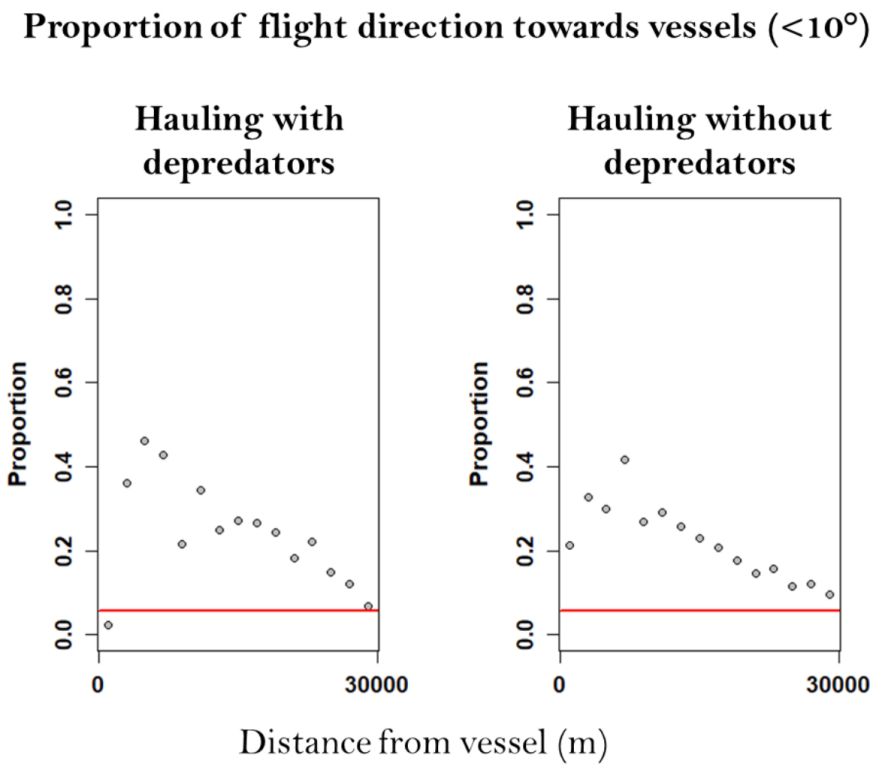


Figure SI3: Probability of bird flight direction towards boats (<10°), function of distance from boat (m, by bins of 2km), and presence (left) or absence (right) of depredators. Red line materializes random expectations on flight direction (10/180). For sample size reasons, vessels 'interpolated locations were included to make these figures. These graphical results further suggest that depredators did not affect larger-scale detection distances.

Discussion on interpolation accuracy

We do not have external data to estimate the error in interpolated boat locations. However we believe the simple analyses presented above confirm the reliability of our conclusions.

The circular buffer method employed in (Torres et al. 2011, 2013) results in pooling bird locations and behaviour from various distances from boats, from 0-10km. Yet we clearly show here, and in other studies, that birds do not behave equally with boats when they are within 3km than within 10km, 30km, or further. Therefore, while the method proposed by Torres et al allows a conservative estimation of bird fine-scale overlap with boats, we believe our method is more accurate to discuss changes in bird behaviour in reaction to boats.

In addition, we believe boats mostly follow straight lines between recorded locations. Deviating from a straight line increases fuel consumption and wastes time (Janc et al. 2018). During hauling operations, it is also unlikely that boats make circuitous routes. Torres et al (2011) noted that the observed increase in straightness in white-capped albatrosses close to boats was probably linked to the straight movements of fishing boats. However this is probably dependent on both the seabird species and the scale at which straightness is calculated (M. Fontenille, J. Collet, H. Weimerskirch, *unpublished data*). Wandering albatrosses spend an important proportion of time between 3 and 30km from boats, where they probably drift at the sea surface, before taking off to catch up with boats moving faster; or possibly forage independently (Collet et al. 2017). This may result in more sinuous path when close to boats (M. Fontenille, J. Collet, H. Weimerskirch, *unpublished data*). Conversely, black-browed albatrosses interacting with boats followed them more tightly and spent much less time away within the 3-30km area (Collet et al. 2017). In their case path straightness may not be affected (M. Fontenille, J. Collet, H. Weimerskirch, *unpublished data*).

Résumé

Comprendre les décisions prises par les organismes pour s'approvisionner en nourriture est essentiel pour anticiper leurs réactions aux changements de l'environnement. Les oiseaux marins en reproduction partent s'alimenter en mer depuis leur colonie. L'utilisation de GPS miniatures révèle qu'ils effectuent des trajets de dizaines jusqu'à des milliers de kilomètres en quête de proies pour lesquelles nous disposons de très peu d'informations. Les stratégies comportementales qu'ils utilisent pour augmenter leurs chances de rencontrer des proies dans l'environnement marin, et les implications que cela peut avoir vis-à-vis des activités humaines de pêche qui semblent attirer de nombreux oiseaux sont encore très partiellement comprises. Cette thèse propose de réexaminer ces questions en trois chapitres, à travers des simulations théoriques, l'analyse empirique de trajets enregistrés par GPS sur diverses espèces et populations d'oiseaux marins, et le croisement des trajets simultanés d'oiseaux et de bateaux de pêche. Premièrement, les simulations théoriques de marches aléatoires montrent qu'on ne peut pas se servir des phases de ligne droite dans un trajet pour conclure si les oiseaux anticipent où sont leurs proies, ce qui vient nuancer les conclusions de nombreuses études précédentes. L'analyse des biais dans les directions suivies par les oiseaux permet en revanche de comprendre les informations qu'ils utilisent pour décider où s'approvisionner. Deuxièmement, les stratégies de fidélité spatiale individuelle sont comparées entre espèces, populations et contextes écologiques à l'aide de modèles statistiques multivariés (GLMM). De nombreux oiseaux marins font en effet preuve de fidélité individuelle dans la direction qu'ils prennent pour s'approvisionner depuis la colonie, suggérant l'utilisation de mémoire. Nous montrons que c'est également le cas de nombreuses populations et espèces d'oiseaux marins tropicaux, qui restent fidèles à une direction pendant plusieurs jours successifs. Ces résultats sont surprenants et difficiles à expliquer car la plupart des espèces étudiées ciblent des proies très dynamiques et disponibles à un endroit de façon très éphémère. Cela suggère que la mémoire pourrait être plus fréquemment utilisée par les oiseaux marins que ce que l'on supposait, au moins à large échelle spatiale. Finalement, nos analyses sur les réponses des albatros aux bateaux de pêche suggèrent que les albatros modulent leurs réponses en fonction de l'espèce et des contraintes énergétiques, et que les rencontres de bateaux ont peu d'influence sur les stratégies suivies par les individus lors de leur trajet suivant. Ainsi le comportement d'attraction aux bateaux de pêche pourrait être un phénomène local (à l'échelle du rayon de perception) et largement opportuniste. Globalement, nos résultats empiriques ancrés dans un socle théorique solide suggèrent que l'approvisionnement des oiseaux marins ne peut pas se résumer à rencontrer des ressources rares et imprévisibles, et semble pouvoir impliquer des processus de sélection des ressources rencontrées et/ou de choix entre utilisation de mémoire individuelle ou d'information publique. Les ressources anthropiques à ce titre pourraient ne constituer que des ressources parmi d'autres. De nombreux outils d'analyses utilisés ici sont facilement transférables à d'autres oiseaux marins ou d'autres prédateurs à place centrale. Elargir les comparaisons à d'autres organismes est en effet nécessaire pour mieux comprendre les variations complexes mises en évidence ici dans la plasticité comportementale et leurs conséquences vis-à-vis des changements environnementaux.

Mots clés : approvisionnement, télémétrie par GPS, analyses comportementales comparatives, marches aléatoires, oiseaux marins, écologie de l'information, ressources anthropiques, pêcheries.

Abstract

It is essential to understand how animals make foraging decisions to acquire food in order to better anticipate their responses to environmental changes. Breeding seabirds make central-place foraging trips at sea, from their colony. The deployment of small GPS devices on them reveals that they travel for tens to thousands of kilometers, in search of prey for which very little information is known. The behavioural strategies they use to increase their chances to encounter prey, and the implications of these strategies with regards to human fishing activities remain open questions. This thesis offers to examine these questions in three chapters, through theoretical simulations, empirical analyses of foraging trips of various species and populations of seabirds, and the spatiotemporal matching of seabirds and fishing vessels movements. First, our random walk simulations indicate that straight-line phases within path are not sufficient to conclude that seabirds anticipate where to find their prey, contrary to previous conclusions proposed in the literature. However it is possible and easy to analyze biases in the directions individuals follow when they forage, to infer which sources of information they use to decide where to forage. Second, we compare individual fidelity strategies between species, populations and/or ecological contexts through the use of multivariate statistical models (GLMM). Many seabirds display individual fidelity in the direction they forage from the colony, suggesting they rely on memory. Our results show that this is also the case in different species and populations of tropical seabirds, where individuals can remain faithful to a foraging direction for several consecutive days. These results are surprising and difficult to explain as the species we studied are targeting prey whose distribution is supposedly very stochastic and ephemeral. It suggests that the use of memory might be much more widespread in foraging seabirds than anticipated, at least for decisions at large spatial scales. Finally, our analyses on the responses of albatrosses to fishing boats suggest that their responses can be modulated according to species and energetic constraints, and that encounters of fishing boats during a foraging trip have little influence on the strategy used by individuals on their next foraging trip. The attraction of albatrosses to boats might be mainly a local process (at the scale of the perception range) and may be largely opportunistic. Overall, our empirical results anchored in a solid theoretical framework suggest that seabird's foraging cannot be summarized as encountering rare and unpredictable resources, but might imply resource selection processes after resources are encountered, and/or a decision as to rely either on memory or public information. With that regard, anthropic resources may only be one type of resources among others for seabirds. Many of the analytical tools used here could be transferred to other seabirds and other central place foragers. Indeed, a wider comparative approach is necessary to understand the complex variations in behavioural plasticity observed here, and their consequences regarding future environmental changes.

Keywords: foraging, central place, GPS telemetry, comparative behaviour, random walks, seabirds, ecology of information, anthropic resources, fisheries.

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé,
UMR 7372 CNRS- Univ. La Rochelle
79360 Villiers-en-Bois
France