



**HAL**  
open science

# Rôle des oiseaux marins tropicaux dans les réseaux trophiques hauturiers du sud-ouest de l'océan Indien

Sébastien Jaquemet

► **To cite this version:**

Sébastien Jaquemet. Rôle des oiseaux marins tropicaux dans les réseaux trophiques hauturiers du sud-ouest de l'océan Indien. Océan, Atmosphère. Université de la Réunion, 2005. Français. NNT : . tel-00464182

**HAL Id: tel-00464182**

**<https://theses.hal.science/tel-00464182>**

Submitted on 16 Mar 2010

**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.

**UNIVERSITE DE LA REUNION**  
**U.F.R. SCIENCES ET TECHNOLOGIES**

**THESE**

Pour obtenir le grade de  
**DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LA REUNION**

**Discipline : Océanologie biologique**

présentée et soutenue publiquement le 08 juin 2005

par

**Sébastien JAQUEMET**

**Rôle des oiseaux marins tropicaux dans les réseaux trophiques hauturiers du sud-ouest de l'océan Indien**



**JURY**

C. Conand  
H. Weimerskirch  
C. Feare  
D. Grémillet  
F. Marsac  
M. Le Corre

Professeur émérite, Université de la Réunion  
Directeur de Recherches, CNRS Chizé  
Professeur, Université de Leeds, Royaume Uni  
Chargé de Recherches, CNRS Strasbourg  
Directeur de Recherches, IRD Sète  
Maître de Conférences, Université de la Réunion

Directeur de thèse  
Directeur de thèse  
Rapporteur  
Rapporteur  
Examineur  
Examineur



**UNIVERSITE DE LA REUNION**  
**U.F.R. SCIENCES ET TECHNOLOGIES**

**THESE**

Pour obtenir le grade de  
**DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LA REUNION**

**Discipline : Océanologie biologique**  
présentée et soutenue publiquement le 08 juin 2005

par  
**Sébastien JAQUEMET**

**Rôle des oiseaux marins tropicaux dans les  
réseaux trophiques hauturiers du sud-ouest de  
l'océan Indien**

**JURY**

C. Conand	Professeur émérite, Université de la Réunion	Directeur de thèse
H. Weimerskirch	Directeur de Recherches, CNRS Chizé	Directeur de thèse
C. Feare	Professeur, Université de Leeds, Royaume Uni	Rapporteur
D. Grémillet	Chargé de Recherches, CNRS Strasbourg	Rapporteur
F. Marsac	Directeur de Recherches, IRD Sète	Examineur
M. Le Corre	Maître de Conférences, Université de la Réunion	Examineur

## SOMMAIRE

### AVANT PROPOS

<b>INTRODUCTION GENERALE CADRE THEORIQUE DE L'ETUDE.....</b>	<b>1</b>
<b>CHAPITRE 1 CADRE PHYSIQUE ET MODELES BIOLOGIQUES.....</b>	<b>6</b>
<b>1.1-Contexte géographique et océanographique de l'étude.....</b>	<b>8</b>
1.1.1-Généralités sur l'océan Indien.....	8
1.1.2- Notions de climatologie dans l'océan Indien.....	8
1.1.3- La circulation océanique générale de l'océan Indien.....	12
1.1.4-Variations saisonnières des températures de surface.....	16
1.1.5- Variations saisonnières de la salinité de surface.....	18
1.1.6- Le canal du Mozambique.....	21
<b>1.2- Réseaux trophiques dans le sud-ouest de l'océan Indien.....</b>	<b>24</b>
1.2.1- La production primaire et secondaire.....	24
1.2.2- Les prédateurs supérieurs.....	29
<b>1.3- Les communautés d'oiseaux marins.....</b>	<b>34</b>
1.3.1- Généralités.....	34
1.3.2- Les communautés d'oiseaux tropicaux.....	37
1.3.3- La sterne fuligineuse ( <i>Sterna fuscata</i> , Linné 1766).....	38
<b>1.4- Europa, Juan de Nova &amp; Glorieuses.....</b>	<b>41</b>
<b>1.5- Conclusion.....</b>	<b>47</b>
<b>1.6- Objectifs de la thèse.....</b>	<b>48</b>
<b>CHAPITRE 2 APPROCHE MULTI-ECHELLE DE LA DISTRIBUTION ET DE L'ABONDANCE DES OISEAUX MARINS DANS LE SUD-OUEST DE L'OCEAN INDIEN.....</b>	<b>52</b>
<b>2.1- Introduction.....</b>	<b>54</b>
<b>2.2- Matériels et méthodes.....</b>	<b>55</b>
2.2.1- Echantillonnage en mer.....	57
2.2.2- Echantillonnage depuis les colonies.....	58
<b>2.3- Distribution et abondance des oiseaux marins à l'échelle du sud-ouest de l'océan Indien.....</b>	<b>58</b>
2.3.1- Définition des zones d'étude.....	58
2.3.2- Effort d'échantillonnage.....	60
2.3.3- Composition spécifique.....	62
2.3.4- Résultats généraux sur la distribution des oiseaux dans les zones d'étude...	65
2.3.5- Etude par zone.....	72
2.3.6- Discussion sur la distribution spatiale multi-échelle.....	80
<b>2.4- Déterminisme de la structuration des communautés d'oiseaux tropicaux dans leurs habitats océaniques.....</b>	<b>83</b>
2.4.1- Introduction.....	83
2.4.2- Principaux résultats.....	86

2.4.3- Discussion.....	89
<b>2.5- Stratégies individuelles de recherche alimentaire de deux espèces d'oiseaux marins tropicaux.....</b>	<b>91</b>
2.5.1- Introduction.....	91
2.5.2- Principaux résultats.....	94
2.5.3- Discussion.....	96
<b>2.6- Discussion.....</b>	<b>98</b>
<b>2.7- Conclusion.....</b>	<b>101</b>
<b>CHAPITRE 3 REPRODUCTION ET ECOLOGIE TROPHIQUE DE LA STERNE FULIGINEUSE (<i>STERNA FUSCATA</i>) EN RELATION AVEC L'ENVIRONNEMENT MARIN.....</b>	<b>103</b>
<b>3.1-Introduction.....</b>	<b>105</b>
<b>3.2- Variations géographiques de la phénologie de la reproduction.....</b>	<b>107</b>
3.2.1- Introduction.....	107
3.2.2- Matériels et méthodes.....	109
3.2.3- Principaux résultats.....	110
3.2.4- Discussion.....	112
<b>3.3-Ecologie alimentaire de la sterne fuligineuse (<i>Sterna fuscata</i>) dans le canal du Mozambique.....</b>	<b>116</b>
3.3.1-Introduction.....	116
3.3.2- Matériels et méthodes.....	116
3.3.3-Principaux résultats.....	121
3.3.4- Discussion.....	127
<b>3.4- Conclusion.....</b>	<b>131</b>
<b>SYNTHESE &amp; CONCLUSION GENERALE.....</b>	<b>133</b>
<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....</b>	<b>147</b>
<b>LISTE DES TABLEAUX.....</b>	<b>159</b>
<b>LISTE DES FIGURES.....</b>	<b>160</b>
<b>ANNEXES</b>	

# AVANT-PROPOS

Cette thèse s'est intégrée dans un programme de recherche sur l'écologie des prédateurs marins supérieurs du sud-ouest de l'océan Indien, mené par le laboratoire d'Ecologie Marine de l'Université de la Réunion (ECOMAR), en collaboration l'Unité de Recherche 109 (THETIS) de l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) et le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC), Unité Propre de Recherche du Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS-UPR 1934). Une allocation de recherche de l'Ecole Doctorale Interdisciplinaire (EDI) de l'Université de la Réunion, un poste de moniteur de l'enseignement supérieur (2001-2004) et un demi-poste d'Attaché Temporaire d'Enseignement et de Recherche (ATER, 2004-2005) au Département de Biologie de l'Université de la Réunion m'ont été attribués et m'ont permis de réaliser cette thèse. Les recherches menées par le laboratoire ECOMAR sur les oiseaux marins des Iles Eparses ont été subventionnées par la Direction Régionale de l'Environnement de la Région Réunion (DIREN) dans le cadre d'un programme de recherche sur cinq ans intitulé «Fonctionnement, perturbations et restauration des populations d'oiseaux marins des Iles Eparses, îles coralliennes de l'océan Indien occidental ». Les campagnes en mer ont été organisées par l'UR THETIS et la station IFREMER de la Réunion (dans le cadre de son programme de recherche DORADE, sur la dorade coryphène) et soutenues par les financements du Contrat de Plan Etat Région (CPER 2000-2006), dans l'axe structurant « Espaces marins et côtiers ». L'accès aux Iles Eparses n'aurait pas été possible sans les autorisations du **Préfet de la Réunion**, du **Commandant Supérieur** des Forces Armées de la Zone Sud de l'Océan Indien (FAZSOI) et ses hommes, du directeur de **Météo France**, du Comité Scientifique des Iles Eparses. Ma participation au 11<sup>ème</sup> colloque panafricain d'ornithologie a été financée par l'Ecole Doctorale Interdisciplinaire (EDI) et la Western Indian Ocean Marine Science Association (WIOMSA).

Ce manuscrit se fonde sur six articles scientifiques publiés et deux soumis ou en préparation. Pour une lecture plus aisée, le texte est entièrement rédigé en français, mais fait référence à ces articles. Pour une bonne compréhension du manuscrit, il est nécessaire de lire l'ensemble des articles qui sont annexés à la fin du document. Certaines parties du texte français ne font que reprendre les principaux résultats des articles. Le sujet de recherche abordé est très vaste et j'ai pleinement conscience que cette thèse n'est qu'une contribution à l'étude des réseaux

trophiques océaniques. Ce travail est avant tout une formidable expérience humaine, passionnante et pleine d'enseignements.

Cette thèse n'aurait pas pu être réalisée sans le concours d'un grand nombre de personnes que je tiens à remercier sincèrement. En premier lieu, je remercie les personnes de mon comité de thèse, qui m'ont encadré, guidé et fait partager leur expérience de chercheur, au cours de ces 4 dernières années. Le professeur **Chantal Conand**, qui dirigeait le laboratoire ECOMAR au début de mon travail de doctorat, m'a permis de réaliser cette thèse dans les meilleures conditions possibles. Elle a su depuis longtemps me faire partager sa passion du milieu marin et sa grande expérience de la recherche. Je suis extrêmement reconnaissant pour toute l'énergie qu'elle a déployé pour moi, depuis toutes ces années et jusqu'à la dernière minute de la rédaction. Sans le docteur **Matthieu Le Corre**, je n'aurais jamais su ce qu'était un oiseau marin, ni connu tous les endroits merveilleux de l'océan Indien que j'ai eu le privilège de visiter au cours de cette thèse. Je le remercie sincèrement de m'avoir fait partager sa passion de l'écologie avec professionnalisme et enthousiasme, depuis mon DEA. Le docteur **Henri Weimerskirch** m'a offert son expérience de chercheur, en acceptant de co-diriger ce travail, en m'en accueillant à plusieurs reprises au sein de son laboratoire et lors de notre séjour à Europa, en 2003. Je suis tout à fait conscient du privilège que j'ai eu d'être l'un de ses étudiants. Le docteur **Michel Potier** est devenu bien plus qu'un collègue de bureau au fil du temps. Il m'a fait profiter de ses grandes connaissances du milieu marin. Il m'a soutenu et m'a fait partager sa bonne humeur au quotidien. Je suis extrêmement heureux d'avoir fait sa connaissance et le remercie pour tout le temps qu'il a su me consacrer. Le docteur **Francis Marsac** en montant son programme de recherche en collaboration avec le laboratoire ECOMAR a fortement contribué à la réalisation de cette thèse. Je l'en remercie et suis très heureux qu'il ait accepté de participer à mon jury de thèse. Les docteurs **Frédéric Ménard** et **Yves Cherel** m'ont beaucoup appris, en prenant le temps de répondre à mes questions et me guidant dans la rédaction d'articles scientifiques.

Toute ma gratitude va au professeur **Christopher Feare** et au docteur **David Grémillet** qui ont accepté d'être rapporteurs de cette thèse. Ce travail de rapporteur est une activité supplémentaire dans leur emploi du temps, certainement surchargé, qui est le lot de tout chercheur digne de ce nom.

**Marc Salamolard, Manuel Charrier, Francky Saint-Ange, Cédric Marteau, Sarah Caceres, Thomas Ghestemme, Jessica Kojadinovic, Elisabeth Robert** ont participé à la réussite des manip de terrain. **Les hommes du 2<sup>ème</sup> RPIMa et les gendarmes de la Réunion** nous ont accueillis aux camps Robinson et Séga et nous ont aidés sur le terrain, lors des

séjours sur Europa et Juan de Nova. **Marc Taquet** de l'IFREMER de la Réunion m'a permis d'embarquer lors des campagnes DORADE, merci pour ces bons moments passés en mer en compagnie de ces collègues de l'IFREMER. **Graham Quartly** du Southampton Oceanographic Center (SOC) a gentiment accepté de me fournir les données de chlorophylle autour des îles du canal du Mozambique et de collaborer à la rédaction d'un article. Mme **Sonia Ribes** du Muséum d'Histoire Naturelle de la Réunion est l'un des pionniers de l'aventure scientifique dans les Iles Eparses et j'ai pu récolter une partie des fruits de son acharnement à faire de ces îles des terrains de recherches. Mr **Philippe Bannet** et son équipe de l'EDI, puis du Bureau de la Recherche et des Etudes Doctorales (BRED), m'ont accompagné et soutenu, durant toute la thèse. L'aide et les conseils de **François Conand** étaient toujours les bienvenus et ont été grandement appréciés. Le docteur **Patrick Frouin** a partagé avec moi sa bonne humeur et son sens inné de l'organisation, pendant mon service d'enseignement ... ! Il a souvent été de bon conseil lors des périodes de doute. Les **membres du laboratoire ECOMAR** m'ont toujours soutenu et encouragé et je les en remercie. En particulier, **Dorothée Taddei, Gaël Potin et Karine Pothin** m'ont apporté un sacré coup de main à la fin, pour toutes les tâches les plus sympa de la thèse ! Merci beaucoup. La dream team des géo-picologues et associés, **Emmanuel Cordier et Jérémie Martial (Séb Mo)** en tête, ont partagé avec moi de sacrés bons moments chez Barry et à la Tour (juste derrière la station), mais aussi les galères..., y compris celles liées à ma grande maîtrise de l'informatique. **Karine Morel** m'a soutenu moralement jusqu'au bout, merci ma ptite mo.... Enfin un grand merci à tous ceux qui ont vécu avec moi cette merveilleuse histoire : **Thomas Mondon, Jeff, Théo, David, Khalid, El Man, M.C. Touchard, Yann Le Blais**, et les autres...

**Ma famille** m'a toujours soutenu durant toute cette aventure y compris quand la distance nous a séparé. Sans eux, ce travail n'aurait pas eu de sens.



# **INTRODUCTION GENERALE**

## **CADRE THEORIQUE DE L'ETUDE**

Le terme d'écologie a été créé par l'allemand Haeckel en 1866 pour désigner « la science de l'habitat », c'est à dire l'étude des animaux dans leur milieu naturel. De nos jours, ce concept fondé au départ sur ses observations des animaux dans le milieu marin, a évolué vers une vision plus holistique et plus systémique. Ainsi, l'écologie désigne aujourd'hui **l'étude des interactions, à la fois, entre les organismes vivants et le milieu, et des organismes vivants, entre eux, dans les conditions naturelles** (Frontier & Pichod-Viale 1998). Cette définition souligne l'existence (1) de relations entre les espèces considérées individuellement et leur environnement et (2) de relations, plus complexes, entre espèces co-habitant dans un même espace naturel. Cette situation induit des connexions entre le monde biotique et le milieu abiotique, qui vont être hiérarchisées dans le temps et l'espace, et qui vont interagir au sein de systèmes complexes, désignés sous le terme d'écosystèmes. L'analyse de ces systèmes écologiques va nécessiter l'étude de la répartition spatiale et de la variation d'abondance des organismes dans leurs habitats naturels et l'étude des relations qu'entretiennent les différentes espèces entre elles. L'influence des facteurs physiques de l'environnement sur la distribution et l'abondance des espèces et les relations trophiques entre les espèces sont particulièrement intéressantes à appréhender dans l'étude de la structure et du fonctionnement des écosystèmes.

L'étude des relations entre les organismes et leur environnement peut être menée à des niveaux de perception différents mais complémentaires, depuis les communautés jusqu'aux individus. Les contraintes environnementales diffèrent au sein des habitats des espèces et il en résulte des modes<sup>1</sup> de distribution, d'abondance et d'interactions, variables en fonction de l'échelle spatiale et temporelle d'observation, suggérant ainsi que différents principes prévalent à différentes échelles (Levin 1992, Fauchald 1999). Le principe d'**organisation hiérarchique** régit l'ensemble du monde vivant (biocénose), à toutes les échelles d'observations, depuis les macromolécules jusqu'aux écosystèmes (Barbault 2000). Chaque niveau de la hiérarchie est un niveau de perception et un niveau d'organisation au sein de l'écosystème. Les réponses des organismes aux variations de l'environnement suivent également ce principe de hiérarchisation, en accord avec leurs contraintes intrinsèques (morphologiques, physiologiques, comportementales, ...) (Kotliar & Wiens 1990, Rosenfeld 2003).

Cette hiérarchisation s'impose également dans les rapports entre espèces, en particulier, dans **les relations trophiques de type prédateur-proie**. Ainsi, l'étude des réseaux trophiques est

---

<sup>1</sup> *Patterns* en anglais

une base nécessaire pour estimer l'importance et le degré de magnitude des relations trophiques entre les espèces au sein d'un écosystème (Link 2002). Un débat actuel est de savoir à quels niveaux s'exercent le contrôle des interactions trophiques entre organismes, au sein des écosystèmes. Ces contrôles se font-ils par la base des écosystèmes au niveau de la production primaire (force ascendante, bottom-up), par l'action des prédateurs supérieurs sur leurs niveaux inférieurs (force descendante, top-down) (Power 1992) ou par les niveaux trophiques intermédiaires (théorie du *wasp waith*) (Cury *et al* 2001). Un contrôle de la chaîne trophique par le bas, le haut, ou les niveaux intermédiaires aura des conséquences différentes sur la distribution de la biomasse, au sein de l'écosystème. Plusieurs études suggèrent des effets descendants forts des prédateurs supérieurs sur les chaînes trophiques (Bowen 1997, McPeck 1998). Cependant, ces effets sur le fonctionnement des écosystèmes, liés à la prédation en particulier, restent actuellement peu compris (Bowen 1997). De manière plus générale, les lacunes concernant l'écologie des prédateurs supérieurs marins sont grandes, bien que leur importance soit reconnue dans les réseaux trophiques (Sanford 1999, Reid & Croxall 2001).

Les **prédateurs supérieurs** sont des animaux évolués, qui ont souvent des stratégies d'histoire de vie situées à l'extrémité « K » du gradient de renouvellement des populations (Stearns 1992). Beaucoup d'oiseaux marins, en particulier, ont des taux de survie adultes élevés, une maturité sexuelle tardive et une fécondité faible (e.g. Weimerskirch 2002).

Ces organismes, qui ont des capacités de déplacement remarquables, sont présents dans toutes les zones exploitées par les principales pêcheries mondiales (Yodzis 1998). Ils interagissent donc avec les différentes pêcheries, par leurs prélèvements sur les écosystèmes (Yodzis 2001) et peuvent par conséquent être utilisés comme indicateurs des stocks exploités (Furness & Camphuysen 1997). L'impact de la pêche sur ces prédateurs a déjà été largement démontré (Tasker *et al* 2000, Weimerskirch 2003, Gerrodette & Forcada 2005). Leurs réponses aux changements climatiques est également un thème d'actualité (Ramos *et al* 2002, Walther *et al* 2002). Dans le contexte actuel du changement global (Chapin *et al* 2000) et de la surexploitation généralisée des ressources (Pauly *et al* 2002), une meilleure compréhension de la place des prédateurs marins dans les écosystèmes semble donc primordiale. En effet, les données concernant leurs distributions spatiale et temporelle et la dynamique de leurs populations restent très incomplètes (Worms *et al* 2003). Il en résulte une connaissance limitée du fonctionnement des écosystèmes et du rôle de chaque composante dans ces écosystèmes. Certaines espèces ont des effets très importants sur le maintien de la stabilité au sein des écosystèmes ; ces espèces sont dites « clés de voûte » (Barbault 2000). Selon

l'approche d'étude et les espèces considérées, le concept d'espèces clés peut s'avérer erroné (Simberloff 1998). Cependant, une réduction trop importante de certaines espèces dans le milieu naturel peut générer des effets en cascade qui sont néfastes pour l'écosystème et réduisent la capacité de résilience de l'ensemble du système (Chapin *et al* 2000). Les remplacements d'espèces des niveaux trophiques supérieurs, au sein des écosystèmes, peuvent avoir des répercussions fortes sur la diversité spécifique des niveaux trophiques inférieurs (Mc Peek 1998). Ainsi, il est indispensable d'avoir une connaissance accrue du rôle des prédateurs supérieurs, en particulier, dans les écosystèmes soumis à l'exploitation par l'homme. Les écosystèmes marins, qui couvrent 75% de la surface de la planète, sont les premiers concernés par ces problèmes. Paradoxalement, la difficulté de leur étude, fait qu'ils sont parmi les moins bien connus.

L'océan Indien tropical n'échappe pas, depuis le début des années 1980, à une **exploitation croissante des ressources marines** et plus particulièrement des stocks de poissons pélagiques, tels que les thons (Fonteneau 1997). Cette pêche industrielle est particulièrement développée dans le sud-ouest du bassin, depuis les Seychelles jusqu'au canal du Mozambique. Les captures de la pêche thonière industrielle ont été multipliées par quatre au cours des vingt dernières années, pour atteindre en 2002, 1,3 millions de tonnes (FAO 2004). Dans le cadre d'une pêche responsable, il est actuellement incontournable de mener sur ces ressources des recherches scientifiques, indispensables pour la conservation des stocks de ces grands pélagiques (Fonteneau 1998).

Une **approche écosystémique** de la gestion des ressources est maintenant nécessaire (Cury & Christensen 2005). Dans une telle approche, les différentes composantes biotiques et abiotiques du système doivent être prise en compte. L'océan Indien est caractérisé par un environnement océanique différent des deux autres océans majeurs (Longhurst 1998). Sa partie occidentale est particulièrement affectée par le phénomène climatique saisonnier de la mousson, qui va avoir des répercussions importantes sur la distribution des organismes au sein des écosystèmes sous influence de ce phénomène (Marsac 1998).

Dans le cadre d'une **gestion durable des ressources** en thons tropicaux du sud-ouest de l'océan Indien, l'approche systémique nécessite l'étude des autres prédateurs supérieurs de l'écosystème. L'attention doit être portée, en particulier, sur ceux qui entretiennent des rapports étroits avec ces grands poissons pélagiques. En effet, les conséquences liées à une surexploitation des ressources thonières pourraient avoir des répercussions fortes sur les espèces proches dans un premier temps. Les réponses à ces modifications des étages supérieurs de l'écosystèmes vont ensuite se répercuter sur l'ensemble du système en

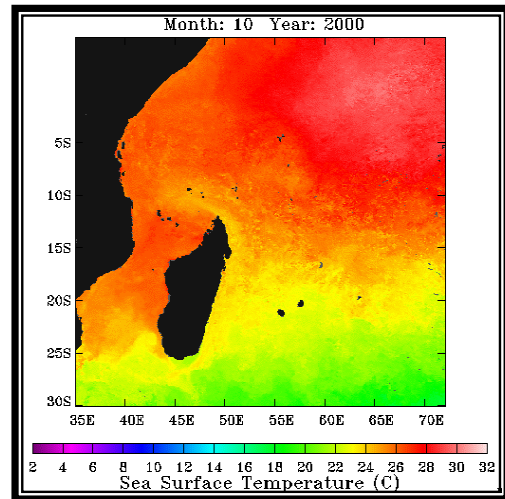
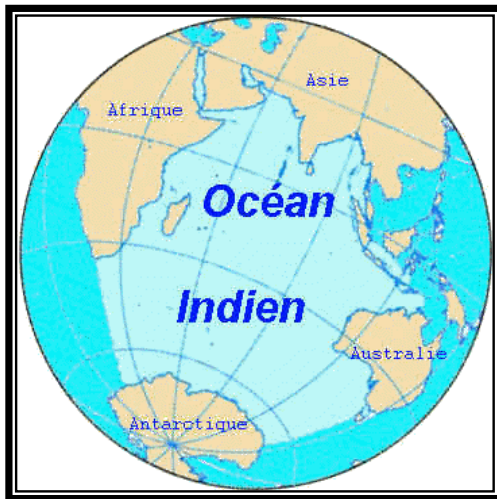
particulier dans les niveaux trophiques inférieurs (Mc Peek 1998). Les oiseaux marins sont particulièrement sensibles aux perturbations de l'environnement et leur réponse démographique est susceptible d'intégrer et d'amplifier la variabilité environnementale, à différentes échelles spatiales et temporelles (Furness & Greenwood 1993).

Dans ce travail de thèse, les **oiseaux marins tropicaux**, inféodés pour un grand nombre d'espèces aux thons de surface pour se nourrir (Au & Pitman 1986), seront considérés dans les écosystèmes exploités du sud-ouest de l'océan Indien. Les différentes espèces d'oiseaux doivent faire face à un environnement marin tropical qui est globalement oligotrophe. Il en résulte des pressions de sélection qui influencent les stratégies d'exploitation du milieu, en particulier en période de reproduction. Les objectifs précis de ce travail sont présentés en fin de chapitre 1. Ils font suite à une synthèse des connaissances qui permet, d'une part, d'avoir une vision actuelle de la situation en matière d'océanographie, de réseaux trophiques et de communautés d'oiseaux marins, dans le sud-ouest de l'océan Indien, et d'autre part, de dresser et définir les limites du cadre d'étude.

# CHAPITRE 1

## CADRE PHYSIQUE ET MODELES BIOLOGIQUES

### *PHYSICAL FRAMEWORK AND BIOLOGICAL MODELS*



**Légendes des images et photos de la page précédente- *Captions of the pictures and photos from the previous page***

1-Carte de l'océan Indien - *Map of the Indian Ocean*

Source (from) : [http://fr.wikipedia.org/wiki/Océan\\_Indien](http://fr.wikipedia.org/wiki/Océan_Indien)

2- Carte des températures de surface dans le sud-ouest de l'océan Indien en octobre 2000 - *Sea-surface temperatures in the South-West Indian Ocean in October 2000*

Source (from) : <http://poet.jpl.nasa.gov/>

3- Sternes fuligineuses (*Sterna fuscata*) en reproduction à Juan de Nova en janvier 2003)- *Sooty terns (Sterna fuscata) during their breeding period at Juan de Nova in January 2003*

Photo : S. Jacquemet/ Ecomar

# 1.1 Contexte géographique et océanographique de l'étude

## 1.1.1 Généralités sur l'océan Indien

**L'océan Indien** est le plus petit de tous les océans. Ses extensions latitudinales et longitudinales maximales sont de 9600 km et 7800 km (Tomczak & Godfrey 1994). Sa superficie jusqu'à la convergence sub-tropicale (30°S) est d'environ 50.10<sup>6</sup> Km<sup>2</sup> (Longhurst 1998). Une de ses caractéristiques principales est qu'il est le seul des trois océans majeurs (Pacifique, Atlantique et Indien) à ne pas atteindre les deux pôles. Sa partie nord est limitée par la masse continentale indo-asiatique et sa partie occidentale par la côte est du continent africain et la péninsule arabique. Sa partie orientale est limitée par la péninsule sud-asiatique, l'archipel indonésien et le sous-continent australien (**Figure 1.1**).

De part et d'autre du méridien 72°E sont distingués un océan Indien ouest et un océan Indien est. Entre sa limite nord et la convergence sub-tropicale, la partie orientale se subdivise en plusieurs sous-ensembles géographiques aux conditions océaniques et hydrologiques particulières. Il est ainsi possible de distinguer : le golfe du Bengale, le bassin de l'océan Indien central, le bassin nord-australien, le bassin ouest-australien et le bassin de Perth. De même, la partie ouest de l'océan Indien regroupe le bassin d'Arabie, le bassin de Somalie, le bassin des Mascareignes, le bassin de Madagascar et le canal du Mozambique (**Figure 1.1**).

L'océan Indien se différencie des autres océans tropicaux par la présence d'upwellings<sup>1</sup> puissants sur ses bordures ouest (Longhurst 1998). Dans le Pacifique et l'Atlantique, à l'inverse, ces remontées d'eaux profondes sont plus fréquentes sur les bordures est des bassins océaniques.

## 1.1.2 Notions de climatologie dans l'océan Indien tropical

**Sa situation géographique** particulière, enserrée entre des masses continentales, confère à l'océan Indien des régimes météorologique et océanographique différents du Pacifique et de l'Atlantique. Ainsi, il ne reçoit aucune influence tempérée boréale, mais est fortement influencé par le régime de la mousson indienne, surtout dans sa partie nord. Sur ses parties orientale et occidentale, le phénomène se ressent jusqu'à environ 20°S (Ramage 1969, Marsac

---

<sup>1</sup> Remontés d'eaux profondes qui sont plus froides que les eaux de surface et généralement plus riches en sels nutritifs. Ces eaux vont favoriser le développement du phytoplancton



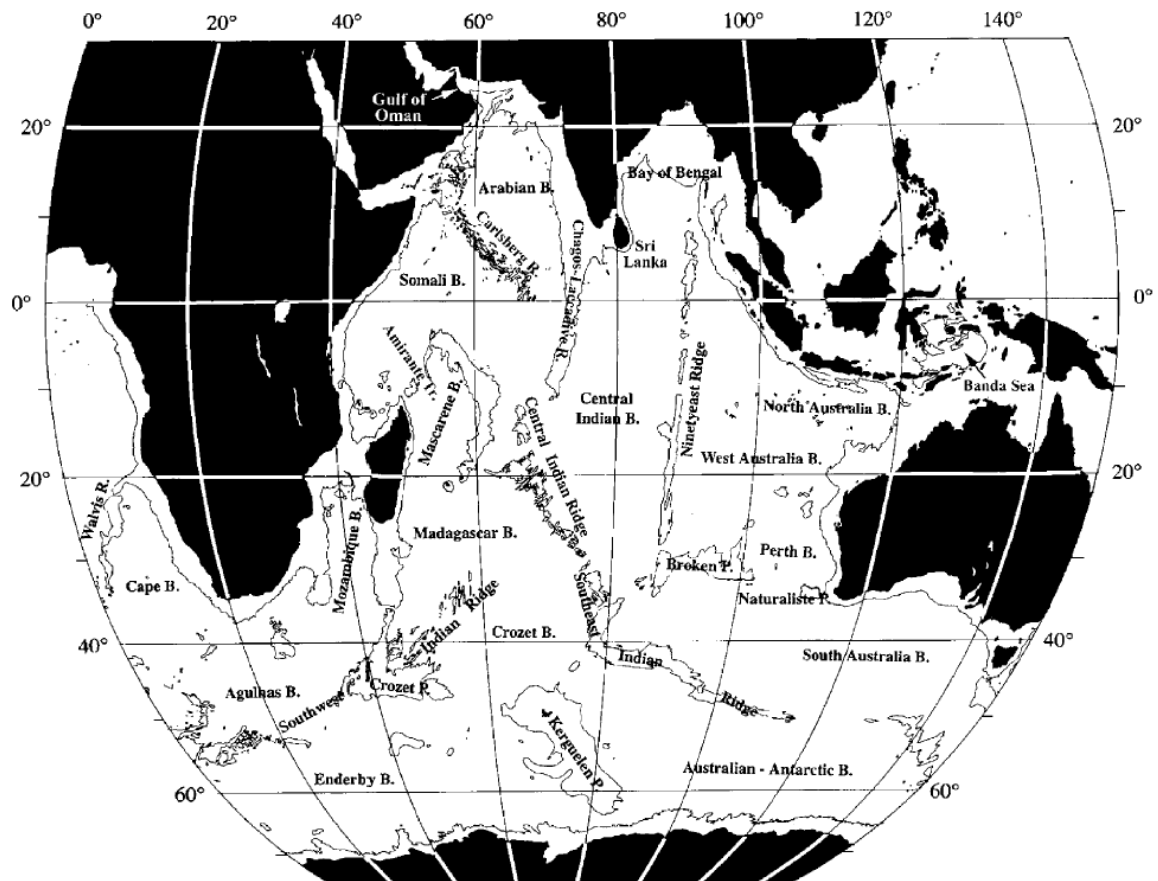


Figure 1.1- Carte de l'océan Indien avec les différents bassins océaniques et l'isobathe 3000 m (d'après Reid 2003)

*Map of the Indian Ocean with the different oceanic basins and the 3000 m depth contour (from Reid 2003)*

1992a). Ce mécanisme saisonnier, dont le nom est issu de l'arabe « *mausim* » qui signifie saison, déclenche et entretient des transformations rapides et profondes du climat. Les parties de l'océan non-affectées par la mousson sont sous le régime des d'alizés qui sont les vents classiquement dominants dans les régions intertropicales.

**La mousson** est la conséquence d'une forte interaction entre les masses continentales et l'océan. Elle se caractérise par un phénomène saisonnier de régime de vents persistants qui soufflent au-dessus des régions intertropicales, de l'océan vers le continent et inversement, du continent vers l'océan. Ce vent apporte alors, durant l'été boréal des précipitations très abondantes sur la péninsule Indienne, puis il change complètement et rapidement de direction et transporte au contraire, durant l'hiver, un air très sec. Dans les régions situées sous les basses latitudes proche de l'équateur, les alizés des deux hémisphères convergent vers une ceinture dépressionnaire d'environ 200 km de large. Cette ceinture appelée Zone de Convergence InterTropicale (ZCIT) délimite l'équateur météorologique. La ZCIT subit au cours de l'année des oscillations méridiennes qui la font se déplacer vers le nord durant l'été boréal et vers le sud durant l'hiver boréal (**Figure 1.2**). Les vents franchissent alors l'équateur géographique, sont déviés sous l'effet de la force de Coriolis et s'enfoncent assez profondément dans l'hémisphère opposé à celui d'où ils provenaient. Ils sont déviés vers le nord puis le nord-est dans le premier cas, vers le sud puis le sud-est dans le second cas. Ainsi, lors de la mousson dite de sud-est, qui souffle de décembre à mars, les vents de nord-est sont modérés et secs. A l'inverse, de juin à septembre, souffle la mousson dite de sud-ouest avec des vents forts et chargés en humidité (Rao & Griffiths 1998).

Là où ces régions intertropicales rassemblent à la fois des étendues maritimes et terrestres, le phénomène climatique, qui vient d'être résumé, entre en combinaison avec un autre facteur d'ordre thermique. Il s'agit des forts contrastes de température qui se créent suivant les saisons entre la surface des océans et celle des continents. Cette situation génère des gradients thermiques importants entre les étendues maritimes et terrestres. En effet, la température de surface des océans tropicaux varie assez peu selon les saisons (Longhurst & Pauly 1987), alors que les surfaces des masses continentales deviennent rapidement surchauffées pendant l'été et très refroidies pendant l'hiver. Ceci génère des dépressions thermiques dans le premier cas, des anticyclones thermiques dans le second. L'apparition de ces grands centres d'action continentaux influence de manière très importante la vitesse et la direction des vents qui prolongent les alizés au-delà de l'équateur, en contraignant ces vents à souffler durablement des régions les plus froides (l'océan pendant l'été, le continent pendant l'hiver) vers les régions

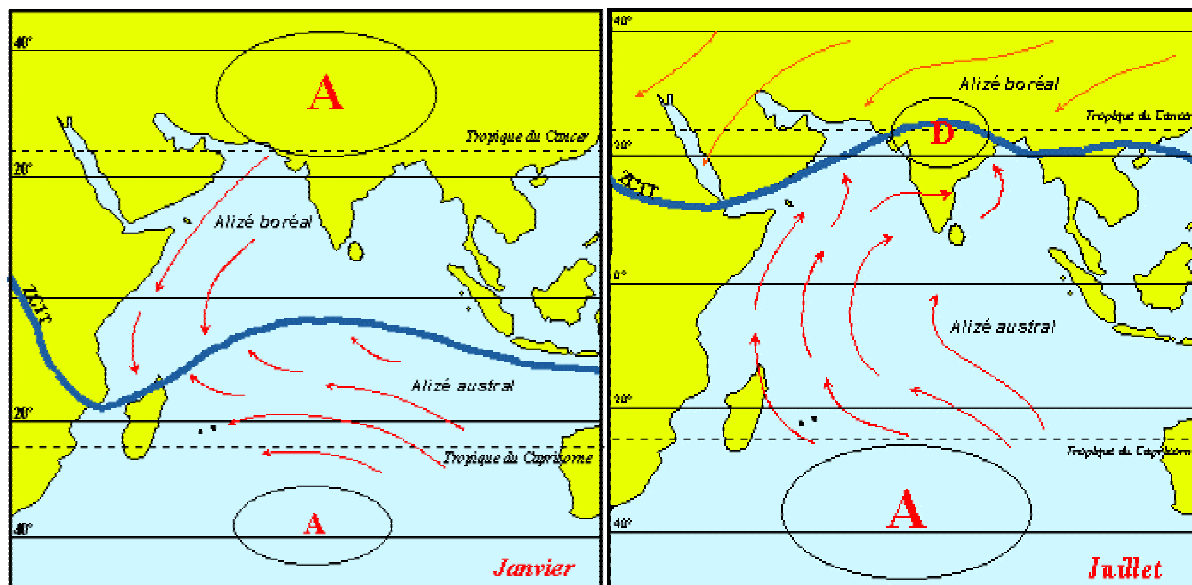


Figure 1.2- Position moyenne de la zone de convergence intertropicale (ZCIT) dans l’océan Indien en été austral (janvier) et en hiver austral (juillet).

*Average position of the intertropical convergence zone in the Indian Ocean in austral summer (January) and in austral winter (July).*

Source (from) :

[http://www.meteo.fr/temps/domtom/La\\_Reunion/atlas\\_clim/CLIMAT\\_REUNIONNAIS.htm](http://www.meteo.fr/temps/domtom/La_Reunion/atlas_clim/CLIMAT_REUNIONNAIS.htm)

les plus chaudes (le continent pendant l'été, l'océan pendant l'hiver). Il existe ainsi une inversion saisonnière de la direction des vents, dans les régions de l'océan Indien soumises à l'influence de la mousson.

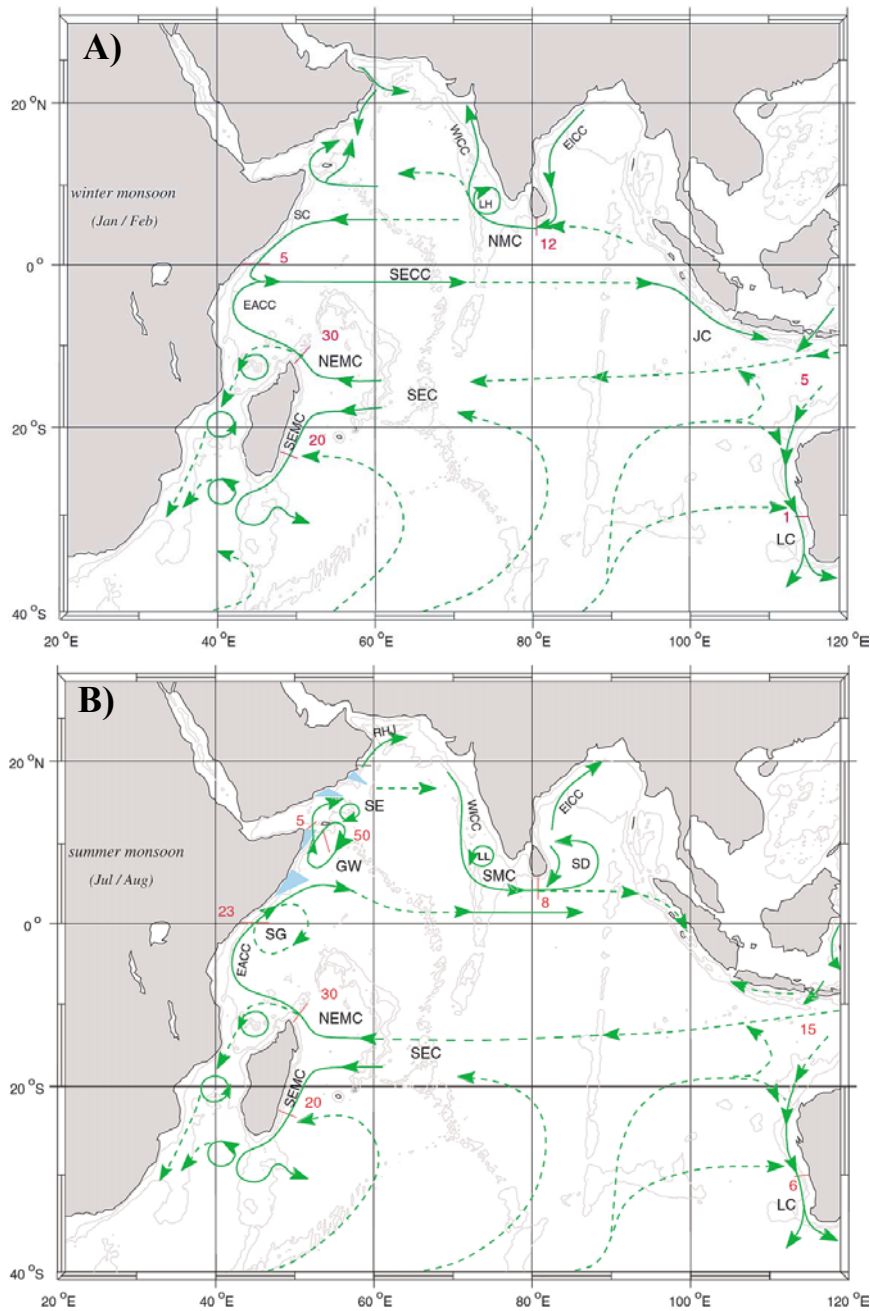
Finalement, il existe deux périodes de transition, dites d'intermoussons, qui se situent entre avril-mai et octobre-novembre et qui sont caractérisées par un flux d'ouest dominant à l'équateur.

Pendant la mousson de nord-est, au niveau de la ZCIT, les eaux chaudes et les basses pressions atmosphériques rendent cette zone de convergence instable (Tomczak & Gofrey 1994). Elle devient alors le siège de la formation de dépressions et de cyclones tropicaux. Ces phénomènes climatiques prennent naissance, le plus souvent, dans la partie est de l'océan Indien entre 6°S et 15°S (Marsac 1992a) et ils ont des trajectoires dominantes ouest sud-ouest. Ainsi la zone sud-ouest de l'océan Indien est principalement affectée par ces perturbations, mais la zone des Seychelles n'est pas à l'abri de certaines perturbations s'écartant des trajectoires habituelles.

### 1.1.3 La circulation océanique générale de l'océan Indien

Du fait de sa faible extension dans l'hémisphère nord et du phénomène de mousson, l'océan Indien présente une circulation océanique générale qui diffère de celle observée dans le Pacifique et l'Atlantique. Ainsi, les courants essentiels sont plus forts que dans le Pacifique ou l'Atlantique (Tomcsak & Godfrey 1994). On retrouve néanmoins les schémas classiques de déplacement des eaux sous l'action de la force de Coriolis. La circulation et la direction des courants au nord de 10°S sont déterminées principalement par les vents liés à la mousson. Ainsi, la circulation de surface dans l'océan Indien subtropical est dominée d'une part par un courant de mousson au nord de 10°S et d'autre part un gyre tropical anticyclonique dans la partie sud, qui est similaire à celle observée dans le Pacifique et l'Atlantique aux mêmes latitudes (**Figure 1.3**, Schott & McCreary 2001).

**Pendant la mousson de nord-est (Figure 1.3A)**, le courant de mousson nord-équatorial est relativement fort au sud de Sri-Lanka et du bassin d'Arabie. Il est renforcé par un courant issu de la baie du Bengale, qui s'écoule vers le sud le long des côtes orientales de la péninsule indienne. En atteignant le nord des Maldives, une branche se sépare du courant de mousson



South Equatorial Current – Courant sud équatorial (SEC), South Equatorial Countercurrent – Contre courant sud équatorial (SECC), Northeast and Southeast Madagascar Current – Courant sud-est et nord-est de Madagascar (NEMC and SEMC), East African Coast Current – Courant côtier est africain (EACC), Somali Current – Courant de Somalie (SC), Southern Gyre – Gyre sud (SG), Great Whirl (GW) and associated upwelling wedges – Grand Whirl et limites des upwellings associés, Socotra Eddy – Tourbillons de Socotra (SE), Ras al Hadd Jet – Jet de Ras al Hadd (RHJ), West Indian Coast Current – Courant côtier ouest indien (WICC), Laccadive High and Low – Haut et bas tourbillons des Laccadives (LH and LL), East Indian Coast Current – Courant côtier est indien (EICC), Southwest and Northeast Monsoon Current – Courant de mousson de sud-ouest et nord-est (SMC and NMC), South Java Current – Courant sud de Java (JC), Leeuwin Current – Courant de Leeuwin (LC)

Figure 1.3- Carte de la circulation superficielle des courants dans l’océan Indien en période de mousson de nord-est (A) et de sud-ouest (B). (d’après Schott & Mc Creary 2001)

*Map of the surface currents of the Indian Ocean in North-East (A) and South-West (B) monsoon period (from Schott & Mc Creary 2001)*

pour donner naissance à un courant côtier qui s'écoule vers le nord le long des côtes ouest de l'Inde. Pendant la période d'intensité maximale de la mousson de nord-est, en hiver boréal, les eaux de surface poussées par des vents forts ont une direction ouest sud-ouest dans leur partie équatoriale. A cette époque de l'année, le courant nord équatorial, qui atteint son intensité maximale, se prolonge en un courant de Somalie côtier lorsqu'il rencontre le continent africain. Ce courant de Somalie a une direction sud le long de l'Afrique de l'est. Il rencontre le courant côtier est africain (ou courant de Zanzibar) de direction nord, issu du courant sud équatorial. Ces deux courants côtiers se scindent pour alimenter le contre courant équatorial qui s'écoule vers l'est, entre 2°S et 8°S (Piton & Magnier 1976, Rao & Griffiths 1998) lors de son développement maximal.

Au sud de 10°S, la circulation océanique de la zone subtropicale de l'océan Indien est dominée par le gyre sud tropical, à l'exception du canal du Mozambique. La branche nord est constituée du courant sud équatorial et sa limite sud est constituée par la grande dérive d'ouest de l'océan Indien austral. Ce dernier se développe au contact de la convergence subtropicale, s'écoule vers l'est à environ 35°S (Stramma & Lutjeharms 1997) pour alimenter partiellement le gyre océanique sud et le courant ouest australien, ou courant de Leuwin. Le courant sud équatorial, atteignant Madagascar, se sépare en deux branches qui longent la côte est malgache vers le nord et le sud (Swallow *et al* 1998). La branche nord enroule la pointe nord de Madagascar au niveau du Cap d'Ambre avant de continuer vers l'ouest, jusqu'à atteindre la côte est africaine aux environs de Zanzibar. C'est à cet endroit que prend naissance le courant est africain évoqué précédemment. C'est également ici qu'une partie des masses d'eau résultant de cette branche nord du courant sud équatorial s'engouffre dans la partie nord du canal du Mozambique. Parallèlement, la branche sud issue du courant sud équatorial va longer vers le sud la côte est malgache, pour former le courant est malgache, qui va atteindre et enrouler la pointe sud de la grande île au niveau du Cap Sainte-Marie (Schott *et al* 1988). Les eaux vont à la fois alimenter le courant des Aiguilles qui se développe le long de l'Afrique du Sud et rejoindre le courant sud de l'océan Indien après une série de réflexions dans le bassin de Madagascar. Cependant, le déplacement des masses d'eau dans ce secteur reste encore à préciser. Le long de la côte sud-est malgache se développe un upwelling quasi-permanent qui varie en intensité en fonction des saisons (Lutjeharms & Machu 2000, Di Marco *et al* 2000). Le bloom planctonique<sup>2</sup> résultant peut se développer dans le bassin de Madagascar (**Figure 1.1**) et s'étendre sur plus de 3000 km à la fin de l'été austral, sous

---

<sup>2</sup> efflorescence algale donnant lieu à une multiplication rapide des cellules phytoplanctoniques

l'action, en particulier, des réflexions du courant est malgache (Longhurst 2001). Ce bloom contribue ainsi à l'enrichissement de la couche euphotique du sud du bassin des Mascareignes, le long de la convergence subtropicale.

Les périodes de transition entre le régime de mousson de nord-est et sud-ouest (mai et novembre) sont caractérisées par la mise en place d'un courant puissant au niveau de l'équateur, nommé jet équatorial, qui a été décrit pour la première fois par Wyrtki (1973). Ce courant résulte des vents d'ouest qui soufflent au niveau de l'équateur à la fin des moussons d'hiver et d'été, il atteint sa vitesse maximale, de l'ordre de 80cm/s, entre 60°E et 90°E (Wyrtki 1973).

**En mousson de sud-ouest (Figure 1.3B)**, la circulation océanique au nord de 10°S est la plus affectée par le changement de régime des vents. Au sud, on observe une circulation similaire à celle observée en mousson de nord-est, avec cependant une extension plus importante du courant sud-équatorial vers le nord jusqu'à environ 6°S et un courant est africain qui se prolonge au delà de l'équateur pour alimenter le courant de Somalie (Piton & Magnier 1976). Au nord de l'équateur, la circulation océanique est dominée par un courant qui s'écoule d'ouest en est, nommé courant de mousson de sud-ouest (Tomcsak & Godfrey 1994). Parallèlement, le courant de Somalie s'inverse le long de la côte africaine pour circuler vers le nord et s'étendre jusque dans le bassin d'Arabie et la côte ouest de l'Inde. Cette circulation se fait sous une forme tourbillonnaire avec plusieurs structures pouvant atteindre 300 km de large (Swallow & Fieux 1982). Les deux plus remarquables sont le gyre sud et le « Great Whirl » qui se développent au sud et au nord de l'upwelling de Somalie. La circulation côtière de ce courant, alimenté au sud par le courant est africain, génère un puissant upwelling côtier le long de la partie méridionale de la corne de l'Afrique. Au cours de la mousson d'été, les eaux productives issues de cet upwelling vont se propager progressivement, poussées par les vents de sud-ouest, jusque dans la partie nord et centrale de l'océan Indien ouest et le nord des Seychelles.

**A l'équateur** une des caractéristiques remarquables de la circulation océanique de l'océan Indien est l'inversion des courants, à l'intérieur du cycle de la mousson (Tomcsak & Godfrey 1994). Cette inversion de circulation sur l'ensemble de la colonne d'eau ne semble pas liée uniquement aux vents dominants, bien qu'il existe une relation entre la composante méridienne des vents et des courants à l'équateur (Luyten & Roemmich 1982, Tomcsak &

Godfrey 1994). Ces inversions, connues sous le nom d'onde de Kelvin et d'onde de Rossby, seraient liées à deux phénomènes ondulatoires se produisant également dans le Pacifique équatorial. Le développement des ondes de Kelvin est la conséquence de l'opposition des gradients de pression horizontale des vents et de la force de Coriolis, en zone côtière. Les ondes de Rossby constituent la réponse océanique à plus grande échelle, aux forçages par les vents et les gradients thermiques sur les limites est des bassins océaniques. La vitesse de déplacement des ondes de Rossby est nettement inférieure à celle des ondes de Kelvin (Le Blanc & Boulanger 2001). Les ondes de Kelvin se propagent vers l'est alors que les ondes de Rossby se propagent en sens inverse, vers l'ouest. Dans la partie est de l'océan, les ondes de Kelvin se reflètent en ondes de Rossby et inversement, dans la partie ouest, les ondes de Rossby donnent naissance aux ondes de Kelvin. Mais du fait du régime des vents liés à la mousson, les réflexions de ces ondes sur les côtes africaines auraient une variabilité saisonnière et interannuelle très importante (Le Blanc & Boulanger 2001). Les interactions entre le forçage par les vents dominants à l'équateur et les ondes de Kelvin seraient de l'ordre de la demi-année au niveau des côtes africaines et pour les ondes de Rossby, de l'ordre de l'année sur les côtes indonésiennes. Ainsi, la propagation et la réflexion de ces ondes équatoriales longues jouent un rôle important dans le niveau des mers entre les parties est et ouest de l'océan Indien et influe sur la variabilité climatique basse fréquence connue sous le nom de « mode dipôle » (Le Blanc & Boulanger 2001). L'existence de ce mode dipôle dans la partie tropicale, indépendante d'événements climatiques exceptionnels comme El Nino, peut affecter de façon récurrente les conditions climatiques des pays riverains de l'océan Indien (Saji *et al* 1999). Ce mode particulier se caractérise par des anomalies négatives de températures de surface le long de l'Indonésie et des anomalies positives de températures de surface sur la partie ouest de l'océan Indien tropical. Elles semblent en relation avec des anomalies de précipitations et de vents dominants à l'équateur (Saji *et al* 1999).

#### 1.1.4 Variations saisonnières des températures de surface

Les variations des températures de surface, liées à la fois aux saisons et à la circulation des masses d'eau, sont les plus élevées entre 20°S et 20°N (Reid 2003). Elles présentent une homogénéité sur une grande partie de l'océan Indien tropical (**Figure 1.4**), tout particulièrement pendant la mousson de nord-est (Wyrтки 1973).



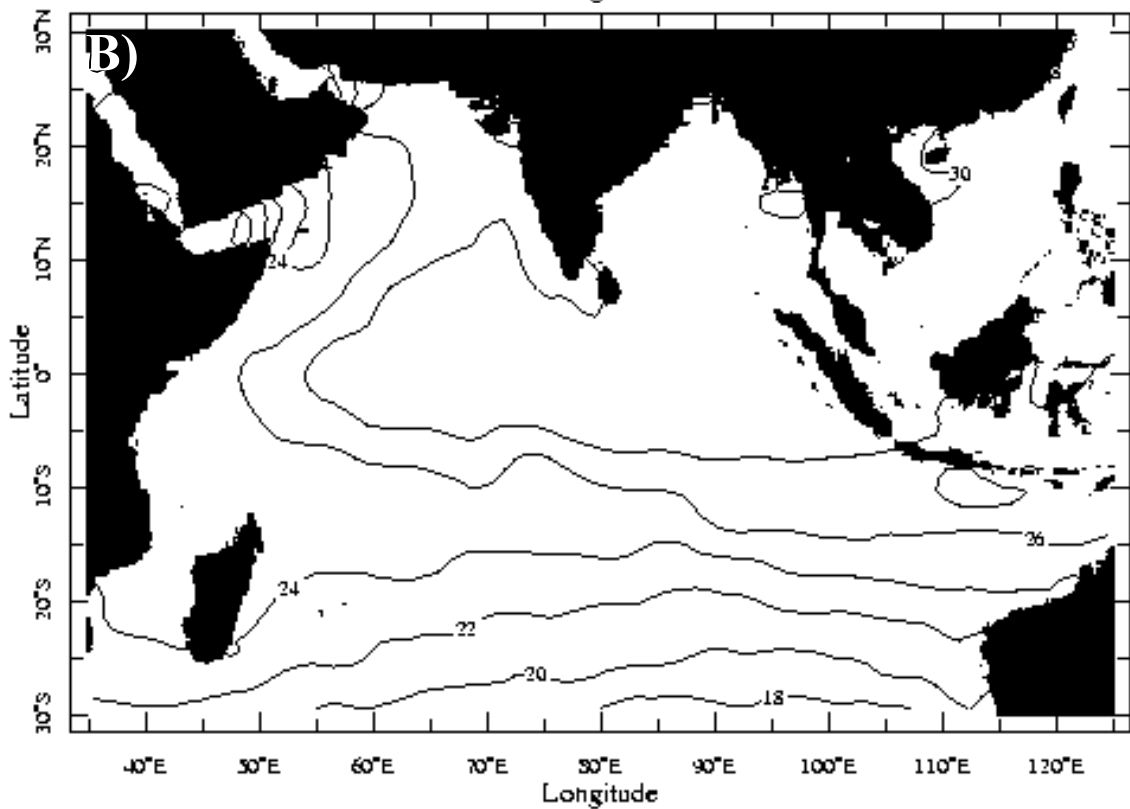
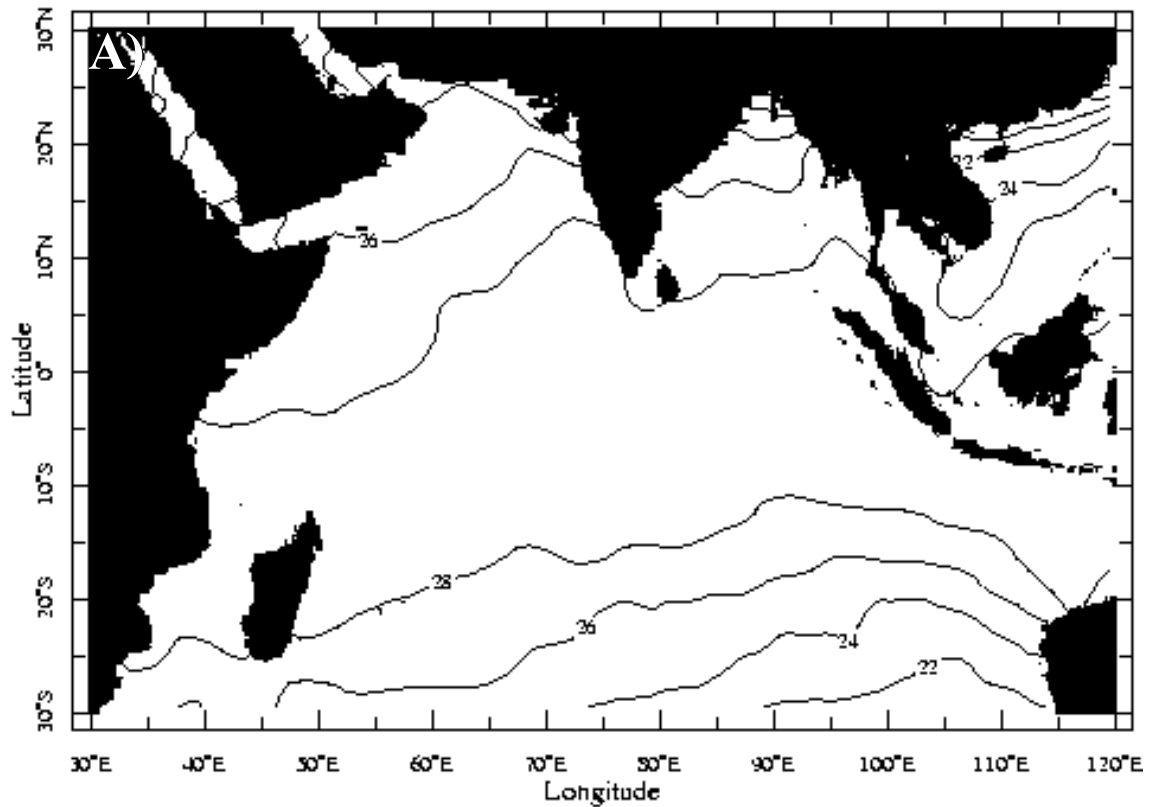


Figure 1.4- Températures de surface moyennes en été austral (A) et en hiver austral (B) dans l'océan Indien sur la période 1981-2004

*Mean sea surface temperatures in austral summer (A) and austral winter (B) in the Indian Ocean over the 1981-2004 period*

Source (from): <http://ingrid.ldgo.columbia.edu/>

**Dans la partie nord-ouest** de l'océan Indien, les températures de surface présentent un cycle annuel, à mettre en relation avec le développement de l'upwelling de Somalie, en particulier (Donguy & Meyers 1996). Entre 8°S et 10°S, les températures peuvent descendre à 24°C durant la fin de l'hiver austral (septembre) sous l'influence de cet upwelling, alors qu'à la même période, plus au nord, les températures atteignent leur maximum annuel dans le Golfe d'Aden et une partie du bassin d'Arabie (Donguy & Meyers 1996, Reid 2003). Un front thermique fort se développe vers 12°N et sépare les eaux froides issues de l'upwelling et les eaux chauffées par l'été boréal. Pendant l'hiver boréal, la majeure partie nord-ouest est affectée par la mousson de nord-est et les températures de surface baissent. Au cours de l'année, il existe donc une alternance semi-annuelle d'eaux chaudes et plus froides entre 5°N et 10°N. Dans la partie nord-est de l'océan Indien (est de 60°E), les températures de surface sont généralement supérieures à 27°C toute l'année. Les saisons chaudes et froides correspondent à l'été boréal et à l'hiver boréal, l'influence de la mousson étant de moins en moins marquée en se rapprochant de la partie orientale de l'océan Indien (Donguy & Meyers 1996).

En région équatoriale, les températures dépassent souvent les 28°C ; elles ont également une moins grande variabilité que plus au nord ou plus au sud.

**Dans la partie sud** de l'océan Indien tropical, les températures de surface présentent un cycle saisonnier. Les températures les plus élevées sont observées à la fin de l'été austral (Février-Mars) et les plus froides à la fin de l'hiver austral (Août-Septembre) (Donguy & Meyers 1996). La dérive nord et l'intensification de la convergence sub-tropicale influencent, en hiver austral, une large partie du sud de l'océan Indien intertropical (Villacastin-Herrero *et al* 1996). Ainsi, les températures peuvent baisser jusqu'à 23°C vers 25°S.

### 1.1.5 Variations saisonnières de la salinité<sup>3</sup> de surface

Tout comme les températures de surface, la salinité présente des variations géographiques annuelles et saisonnières, liées aux masses d'eau et au phénomène de mousson (Donguy & Meyers 1996). Une caractéristique importante de l'océan Indien est l'existence d'un front hydro-chimique marqué vers 10°S entre les eaux du courant de mousson nord et les eaux du gyre tropical sud (Wyrski 1973).

---

<sup>3</sup> : Depuis l'introduction de l'échelle pratique de salinité, celle-ci n'est plus définie par un rapport de masse et s'exprime **sans unité** (comme le pH). (source : <http://isitv.univ-tln.fr/~lecalve/oceano/fiches/fiche3B.htm>)

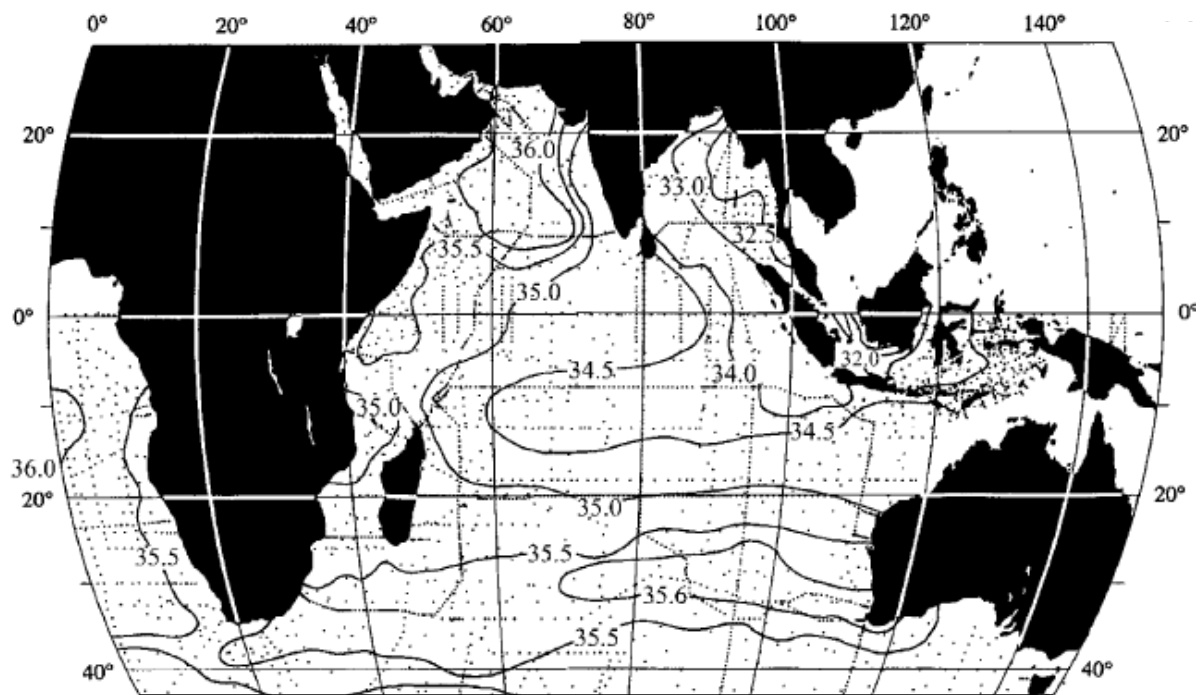


Figure 1.5- Salinité moyenne annuelle de surface dans l'océan Indien (Source : Reid 2003)  
*Annual sea surface salinity in the Indian Ocean (From : Reid 2003)*

**Dans l'hémisphère nord (Figure 1.5)**, il existe une grande discontinuité haline entre les eaux à salinité élevée du bassin d'Arabie et les eaux dessalées du Golfe du Bengale (Wirtky 1973, Reid 2003). Cette variation de salinité entre ces deux zones est essentiellement le résultat des phénomènes d'évaporation et de précipitation qui diffèrent grandement entre ces deux zones. Dans la partie nord-ouest, la salinité est toujours élevée et souvent supérieure à 36 (Donguy & Meyers 1996). En mousson de sud-ouest, le développement de l'upwelling de Somalie fait remonter des eaux profondes chargées en sels nutritifs qui accroissent ainsi la salinité de surface. En mousson de nord-est, les vents secs issus du continent asiatique favorisent également les fortes concentration en salinité par évaporation (Donguy & Meyers 1996). A cette même période, le courant de mousson est chargé en eaux douces issues de la partie orientale de l'océan Indien et se manifeste jusqu'à 60°E par une langue d'eaux de surface dessalées (salinité < 35). Cette dessalure des eaux, liées à la zone de convergence intertropicale au niveau de l'équateur, est entretenue par les précipitations abondantes observées dans cette région. Pendant la mousson de sud-ouest, la dessalure des eaux équatoriales s'étend jusqu'à 70°E environ (Donguy & Meyers 1996). A l'est de 80°E, les eaux de surface ont une faible salinité toute l'année (< 35).

**Dans la partie sud**, le cycle de la salinité de surface est essentiellement sous le contrôle du climat saisonnier. Les faibles salinités observées durant l'été austral sont dues à la présence de la zone de convergence intertropicale, centrée vers 10°S. Durant l'hiver austral, les fortes salinités sont dues en partie à l'évaporation des eaux de surface sous l'action des vents forts associés à la mousson de sud-ouest (Donguy & Meyers 1996).

**En résumé**, l'océan Indien se distingue des autres océans par un certain nombre de particularités qui sont :

- L'absence de contact avec l'océan arctique du fait de sa faible extension dans l'hémisphère nord liée à la présence de la masse continentale indo-asiatique ;
- Un hydroclimat et une courantologie très influencés par le phénomène climatique saisonnier de la mousson indienne ;
- Des conditions océanologiques très différentes entre la partie nord et sud du bassin dont les limites se situent aux alentours de 10°S, et des différences entre les parties est et ouest de part et d'autre de 70°E ;

- La mise en place d'upwellings saisonniers puissants dans la partie occidentale du bassin ;
- Un sous-ensemble différencié du reste du bassin, le canal du Mozambique.

Cet aperçu de l'environnement océanique de l'océan Indien fait ressortir une dynamique saisonnière plus marquée dans sa partie occidentale que dans sa partie orientale. Cette partie ouest constitue donc une zone à fort intérêt écologique. La suite de ce travail se concentrera sur la région sud de cette partie constituée de : l'archipel des Seychelles *sensus lato*, le canal du Mozambique et le bassin des Mascareignes. La zone Seychelles et le bassin des Mascareignes présentent des régimes océaniques similaires à ceux rencontrés dans la zone géographique où ils se situent (i.e. en relation avec le régime de mousson pour les Seychelles et le gyre sud-équatorial pour les Mascareignes). En revanche, le canal du Mozambique présente un certain nombre de particularités qui vont être présentées dans la suite de ce travail.

#### 1.1.6 Le canal du Mozambique

Le canal du Mozambique se situe dans la partie sud-ouest de l'océan Indien entre les côtes africaines et l'île de Madagascar. Ses limites nord et sud ne sont pas clairement identifiées d'un point de vue hydrologique, elles sont proches de 11°S et 26°S. La circulation océanique de surface dans le canal du Mozambique a été étudiée depuis longtemps (Ménaché 1963, Soares 1975, Magnier et Piton 1973). Ce n'est cependant que très récemment que des éléments nouveaux, apportés en partie par les méthodes modernes d'océanographie, ont permis de mieux comprendre le déplacement des masses d'eau dans le canal (Ridderinkhof & de Ruijter 2003, Schouten *et al* 2003, Quartly & Srokosz 2004).

La géographie et la topographie du canal du Mozambique génère des contraintes particulières pour les masses d'eau qui y circulent. Il est possible de distinguer deux parties, séparées par une zone étroite d'environ 300 km au niveau de la ride de Davie, vers 17°S. Ces deux parties présentent des circulations différentes (**Figure 1.6**). Le déplacement général des masses d'eau se fait du nord vers le sud. L'eau pénètre dans le canal du Mozambique, principalement par sa partie nord-ouest proche des côtes africaines, après que la branche nord du courant sud équatorial se soit divisée en deux courants côtiers évoqués précédemment. Longtemps il était

pensé que l'une des branches donnait naissance à un courant côtier de direction sud le long des côtes africaines, le courant du Mozambique (Saetre 1985).

Il a été suggéré que la circulation océanique, dans le canal du Mozambique, était fondée sur plusieurs structures tourbillonnaires anticycloniques réparties dans la partie nord et la partie sud du canal, ces structures pouvant évoluer de façon saisonnière (Saetre & Jorge da Silva 1984).

**Dans la partie nord du canal**, l'idée d'une circulation anticyclonique à laquelle s'ajouterait le courant du Mozambique, a ensuite été renforcée par des mesures et des analyses des vents (Donguy et Piton 1991). Les données récentes semblent confirmer l'existence d'une circulation anticyclonique dans la partie nord du canal (Schouten *et al* 2003). Ce courant s'étend des côtes est africaines au côtes ouest malgaches ; il est limité dans sa partie sud par la zone d'étranglement du canal, dans sa partie nord par la branche nord du courant sud équatorial. L'existence et la nature du courant du Mozambique restent actuellement peu claires (Ridderinkhof & de Ruijter 2003, Schouten *et al* 2003).

**Dans le sud du canal**, la circulation est mieux comprise et mieux définie surtout dans la partie sud-ouest. Elle s'oppose aux anciens modèles proposés, comme le soulignent Quartly & Srokosz (2004). Il existe dans la partie ouest un champ de tourbillons d'environ 200 km de large se déplaçant le long des côtes du Mozambique en direction du sud du canal (de Ruijter *et al* 2002). Ces tourbillons prendraient naissance au niveau de la zone de rétrécissement du canal et seraient dû à l'instabilité des masses d'eau liée à des entrées d'eau périodiques depuis le nord-est du canal (Ridderinkhof & de Ruijter 2003). Des mesures *in situ* ont révélé que quatre à cinq tourbillons se formeraient ainsi chaque année (Ridderinkhof & de Ruijter 2003). Ce nombre de tourbillons (**Figure 1.6**) est similaire à celui observé le long des côtes mozambicaines par l'analyse des anomalies de surface de hauteur d'eau (Schouten *et al* 2003), ainsi que par l'analyse de la couleur de l'eau des images satellites SeaWiFs (Quartly & Srokosz 2004). En effet, ces tourbillons ont des signaux de couleur prononcés, indiquant qu'ils transportent des eaux productives chargées en chlorophylle. L'alternance de tourbillons cycloniques et anticycloniques permet d'entraîner les eaux côtières du plateau continental vers le milieu du canal (Quartly & Srokosz 2004). En atteignant la partie sud du canal, cette circulation tourbillonnaire longe les côtes sud-africaines pour venir alimenter le courant des Aiguilles (Schouten *et al* 2003).

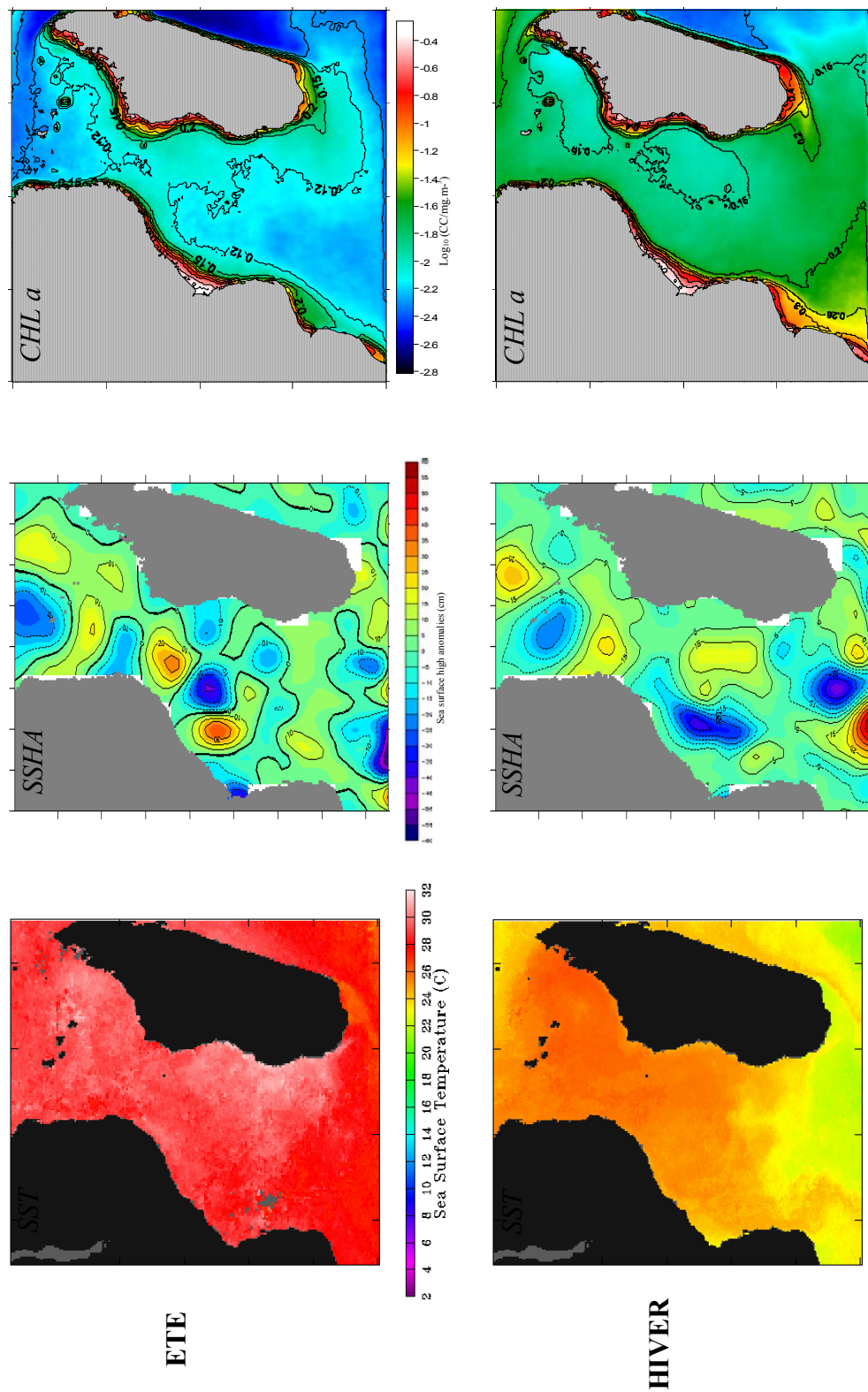


Figure 1.6- Températures (SST), anomalies de hauteur d'eau (SSHA) et concentration en chlorophylle *a* (CHL a) moyennes de surface en été et hiver austral dans le canal du Mozambique  
*Mean sea-surface temperatures (SST), high anomalies (SSHA) and chlorophyll a (CHL a) concentrations in austral summer and austral winter in the Mozambique Channel*

Sources (from): <http://poet.jpl.nasa.gov/>, <http://www.jason.oceanobs.com/>, <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>

**Dans la partie sud-est du canal du Mozambique**, la circulation océanique reste pour le moment assez peu connue (Di Marco *et al* 2002). Certains éléments ont cependant été identifiés. Ainsi, il semble que périodiquement de petits tourbillons cycloniques se développent le long de la côte sud ouest malgache (Di Marco *et al* 2002, Quartly & Srokosz 2004). Ces tourbillons sont issus de l'enroulement du cap sud de Madagascar par le courant Est malgache. Ils prennent une direction nord le long des côtes et génèrent des remontées d'eau profondes qui ont pour effet de favoriser la production primaire (Quartly & Srokosz 2004). Ainsi de façon périodique, des panaches de chlorophylle se développent le long de la côte sud ouest de Madagascar, avant de diffuser vers le milieu du canal et de s'estomper.

Les eaux les plus chaudes de la partie sud de l'océan Indien sont observées dans le centre du canal du Mozambique (**Figure 1.6**), près de la zone d'étranglement du canal où elles peuvent atteindre 30°C en été austral (Piton *et al* 1981).

La salinité dans le canal du Mozambique est relativement peu élevée toute l'année du fait de l'origine des eaux entrant dans le canal, auquel s'ajoutent des précipitations abondantes une bonne partie de l'année (Piton *et al* 1981).

## **1.2 Réseaux trophiques dans le sud-ouest de l'océan Indien**

Dans cette partie, un état des connaissances actuelles sur les réseaux trophiques océaniques du sud-ouest de l'océan Indien va être présenté. Les principaux composants des réseaux vont être décrits et les principaux manques de connaissances identifiés.

### **1.2.1 La production primaire et secondaire**

A l'exception des écosystèmes hydrothermaux proches des rides médio-océaniques, l'ensemble de la vie marine pélagique dépend directement ou indirectement de la photosynthèse des algues planctoniques pour se développer. Tout comme sur les continents, la production primaire océanique présente une forte hétérogénéité de distribution en fonction de la latitude, de la longitude et de l'altitude (profondeur dans l'environnement marin). D'une manière générale, les eaux intertropicales sont moins productives que celles des plus hautes latitudes et présentent également des rythmes saisonniers moins marqués (Longhurst & Pauly 1987), à l'exception des zones d'upwelling (Bakun *et al* 1998), et les maximums de



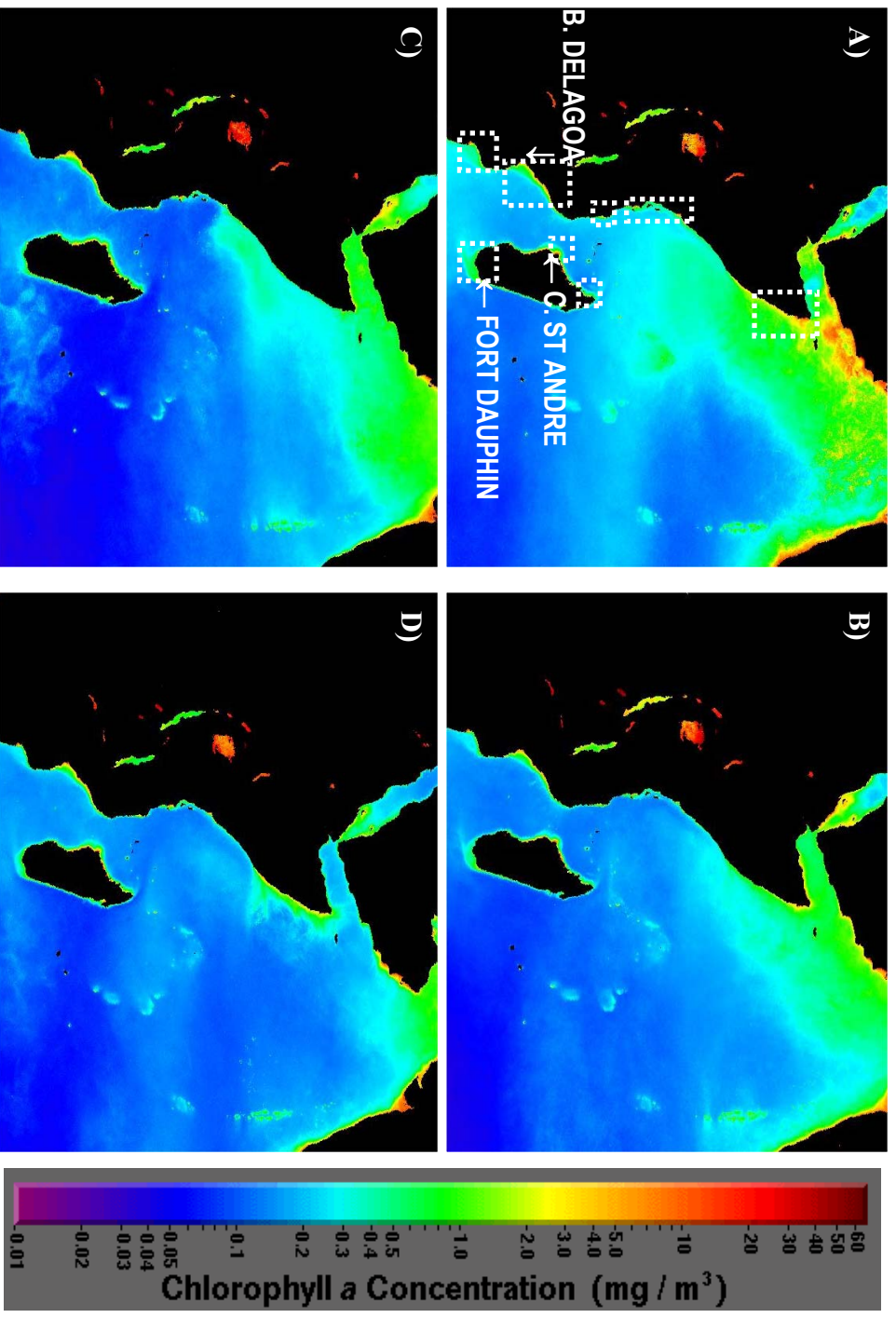


Figure 1.7 - Evolution trimestrielle de la concentration moyenne en chlorophylle  $a$  de surface dans le sud-ouest de l'océan Indien et sites potentiels d'upwellings en pointillés. A) Juin-Août 1998-2004, B) Septembre-Novembre 1997-2004, C) Décembre-Février 1997-2004, D) Mars-Mai 1998-2004. (Source SeaWiFs ; Bakun *et al* 1998).

Mean quarterly sea-surface chlorophyll  $a$  in the South-West Indian Ocean and potential upwelling areas in dotted line. A) June-August 1998-2004, B) September-November 1997-2004, C) December-February 1997-2004, D) March-May 1998-2004. (From SeaWiFs ; Bakun *et al* 1998).

production phytoplanctonique sont atteints dans la couche euphotique, entre la surface et la thermocline.

C'est dans ces zones d'upwelling que les teneurs en chlorophylle *a* atteignent les valeurs les plus élevées par rapport aux autres zones océaniques (Bakun *et al* 1998). Dans la région sud-ouest de l'océan Indien se développent potentiellement de façon saisonnière ou semi-permanente 8 structures majeures (Bakun *et al* 1998) principalement sur les bordures ouest du bassin (**Figure 1.7**), à l'inverse des autres océans tropicaux. La deuxième zone importante de production primaire dans la sud-ouest de l'océan Indien se situe au niveau de la zone de divergence entre le courant sud-équatorial et le contre courant équatorial vers 10°S (Piton & Magnier 1975). Celle-ci est due à une remontée de sels nutritifs depuis les couches profondes, dans la zone euphotique, sous l'action du transport d'Eckman divergent qui dévie le sens des courants qui se déplacent alors en sens inverse dans le même hémisphère. Il est possible de voir l'onde de plancton évoquée précédemment, qui prend place à la fin de l'été austral dans le sud du bassin des Mascareignes (**Figure 1.7C**), générée par la réflexion du courant est malgache au sud de Madagascar.

**Au niveau du gyre tropical sud**, les teneurs en chlorophylle *a* à la surface sont faibles toute l'année de l'ordre de  $0,05\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$  et atteignent une concentration maximale d'environ  $0,4\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$  en certains points en hiver austral (**Figure 1.7**, Longhurst 1998). Les maximums profonds de chlorophylle ( $0,6\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) sont atteints dans la zone pour des profondeurs de 100-125 m, juste au dessus de la thermocline (Saijo 1973). La concentration en zooplancton est peu importante elle aussi et présente, dans la zone, un couplage assez court avec la production primaire (**Figure 1.8**). Il est possible que la production primaire réelle soit sous estimée compte tenu du couplage rapide entre phytoplancton et zooplancton (Longhurst 1998). De même, on peut supposer que la biomasse zooplanctonique est très vite transférée aux niveaux trophiques supérieurs et présente donc des concentrations qui peuvent ne pas être directement liées à la productivité. Dans la partie sud-ouest de l'océan Indien, en dehors du canal du Mozambique et des zones côtières, il semble que des upwellings de courte durée se développent régulièrement au niveau des bancs peu profonds, situés entre les Seychelles et l'île Maurice (Longhurst 1998).

**Le long des côtes africaines**, entre le nord du canal du Mozambique et les côtes de Somalie, il existe une alternance spatiale et temporelle de zones productives (**Figure 1.7**). Au niveau de

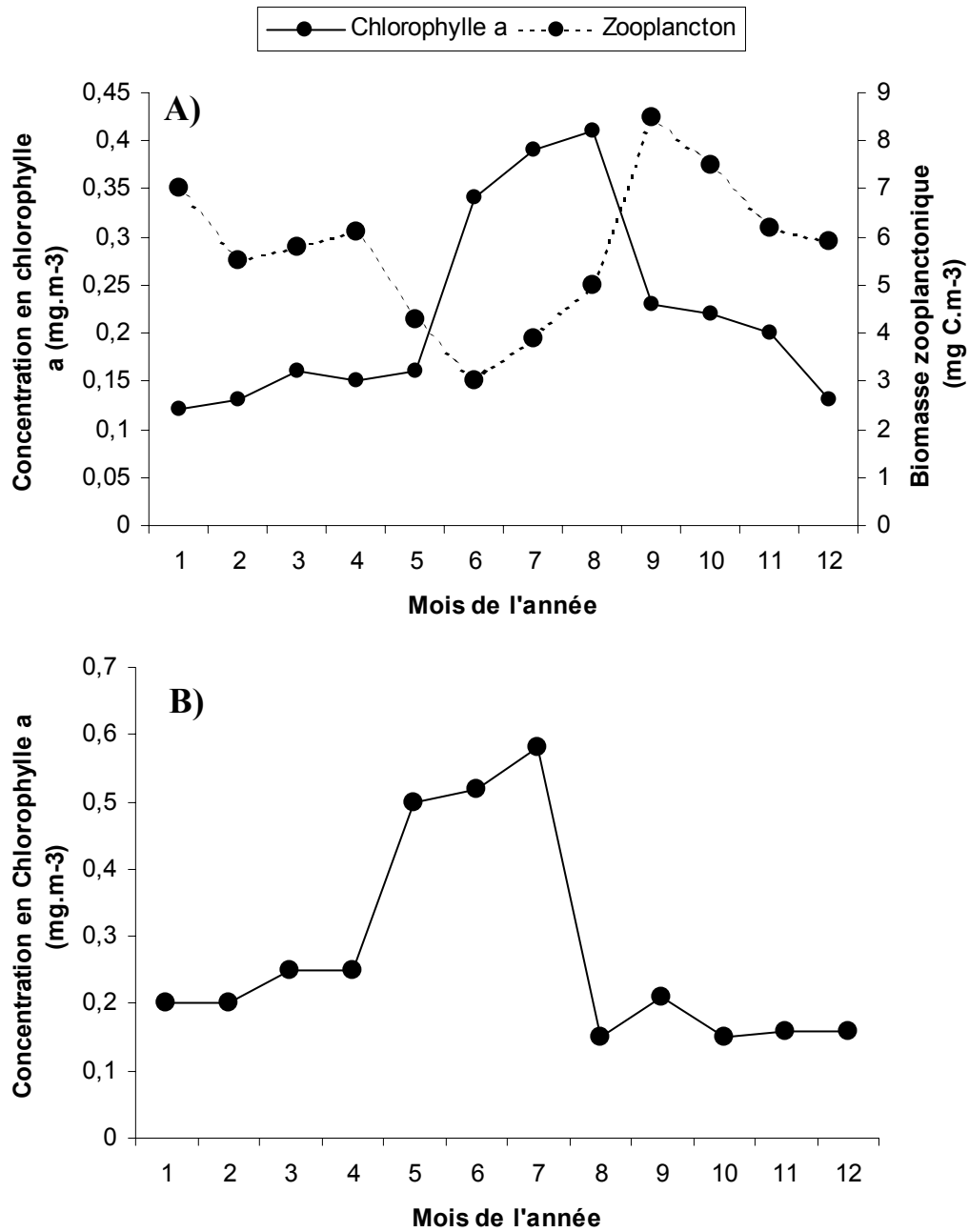


Figure 1.8- Concentration moyenne en chlorophylle *a* et en zooplancton à la surface au niveau du gyre sud équatorial (A) et au niveau du courant côtier est africain (B) (d'après Longhurst 1998)

*Mean sea-surface chlorophyll a and zooplankton concentration in the South equatorial gyre (A) and in the costal east african current (B) (from Longhurst 1998)*

la divergence du courant sud-équatorial le long des côtes africaines, il est possible de distinguer une zone d'enrichissement des eaux de surface liée à la séparation des eaux. Vers 3°S à la rencontre des courants de Somalie et est africain en été austral, il se crée également une zone de plus forte production et finalement en hiver austral, l'upwelling de Somalie se développe. La zone de rencontre des courants est africain et de Somalie devient alors moins productive du fait de l'inversion du courant de Somalie (**Figure 1.8**). Le long des côtes est africaines, il existe donc une alternance saisonnière de la production primaire, liée en partie au phénomène de mousson. En mousson de nord-est, la rencontre des courants côtiers et les faibles précipitations sont favorables au développement planctonique et les concentrations en chlorophylle *a* dans la couche de mélange se situent entre 0,5-1 mg.m<sup>-3</sup>. En mousson de sud-ouest les eaux sont dessalées en surface suite aux précipitations abondantes et sous l'action de phénomènes de downwelling<sup>4</sup> liés à l'inversion du courant de Somalie (Longhurst 1998) ; ces concentrations en chlorophylle *a* sont alors plus faibles (0,3-0,6 mg.m<sup>-3</sup>). Finalement lors du développement maximal de l'upwelling de Somalie, la production primaire est très importante au large de la Somalie 60 mg.m<sup>-3</sup> avec une production journalière proche de 100 mgC.m<sup>-3</sup>. jour<sup>-1</sup> (Longhurst 1998).

**Dans le canal du Mozambique**, plusieurs centres de production primaire se développent, avec une variabilité temporelle parfois marquée (**Figure 1.8**). Les plus remarquables se situent le long des côtes du Mozambique, au niveau du cap St André et dans la région de Juan de Nova. Au niveau de la baie de Delagoa (20°S), la grande extension du plateau continental favorise les remontées d'eau profonde générées par les trains de tourbillons qui se déplacent le long des côtes africaines (Quartly & Srokosz 2004). De plus, les sels nutritifs sont transportés par les fleuves jusqu'à la mer. Il en résulte une zone très productive avec des concentrations en chlorophylle supérieures à 1mg.m<sup>-3</sup>, dues au développement d'un upwelling permanent de plus ou moins forte intensité (**Figure 1.7**). Au niveau de Juan de Nova et du Cap St André, le déplacement des masses d'eau du gyre anticyclonique nord du canal du Mozambique le long du talus continental génère également des remontées d'eau profonde qui favorisent la production primaire (Jorge da Silva 1984). Dans le sud du canal du Mozambique, en hiver austral, la remontée des eaux de la convergence subtropicale favorise la production primaire qui atteint un maximum au mois de juillet (Quartly & Srokosz 2004). Sur la côte sud-ouest de Madagascar, des structures tourbillonnaires cycloniques issues du

---

<sup>4</sup> phénomène inverse de l'upwelling. On est donc ici en présence d'un processus de plongée des eaux de surface

courant est malgache favorisent sporadiquement le développement du phytoplancton, en relation avec un refroidissement des eaux de surface (Di Marco *et al* 2002, Quartly & Srokosz 2004).

Concernant le zooplancton les données sont rares. Il est intéressant de noter que dans la partie nord du canal les larves de poissons pélagiques, et plus particulièrement de thonidés, sont plus abondantes en surface en été austral qu'en hiver (Conand & Richards 1982). De même, la fraction zooplanctonique qui soutient indirectement les grands pélagiques tels que les thons, dans le nord du canal, sont principalement des copépodes (Roger 1994a, b).

**Sur la partie sud-est de la côte malgache**, un upwelling puissant et permanent se développe au sud de Fort Dauphin, sous l'effet de l'enroulement du cap Ste Marie par le courant est-malgache. Cette structure a été plusieurs fois décrite (Lutjerharms & Machu 2000, Di Marco *et al* 2002, Longhurst 2001, Ho *et al* 2004). En revanche son extension longitudinale vers l'ouest reste peu comprise (Longhurst 2001), bien que des concentrations en chlorophylle supérieures à  $0,5\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$  soient communes jusqu'aux limites longitudinales de l'océan Indien occidental (Srokosz *et al* 2004). Une étude récente suggère qu'une « onde planctonique » persistante jusqu'à environ  $70^\circ\text{E}$  se déplacerait sous l'effet de structures tourbillonnaires, peut être issues de la réflexion du courant est-malgache au sud de Madagascar (Srokosz *et al* 2004). Le fait surprenant est que cette onde va à contre-sens du flux océanique de la région et surtout des ondes de Rossby (Srokosz *et al* 2004).

**En résumé**, la partie intertropicale de l'océan Indien occidental a une production primaire faible qui est caractéristique des zones de basses latitudes (Longhurst & Pauly 1997). Cependant un certain nombre de structures océanographiques permettent de générer des concentrations locales de chlorophylle importantes, de façon saisonnière ou permanente. La distribution spatiale et temporelle de ces zones productives a une influence majeure sur le développement des chaînes trophiques dans la région et sur les transferts d'énergie dans les niveaux supérieurs des réseaux trophiques.

### 1.2.2 Les prédateurs supérieurs

Les prédateurs supérieurs exercent une influence considérable sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes (Mc Peek 1998), et leurs réponses aux fluctuations de l'environnement peuvent influencer les réponses des niveaux trophiques inférieurs (Sandford

1999). Cette influence serait particulièrement importante lorsque l'écosystème fonctionne selon un schéma « top-down ». Ainsi les prédateurs supérieurs sont souvent considérés comme des bio-indicateurs de leurs milieux, car leurs réponses démographiques seraient susceptibles d'intégrer ou d'amplifier la variabilité environnementale, à de larges échelles spatiales et temporelles, et ses conséquences sur les niveaux trophiques inférieurs (Furness & Greenwood 1993).

**Le lien entre le plancton et ces grands prédateurs**, qui se trouvent en position apicale dans les chaînes trophiques, en milieu marin, se fait par toute une gamme d'organismes invertébrés et vertébrés, de tailles variables, mais intermédiaires entre les organismes de la base et du sommet de la pyramide alimentaire. Les petits poissons pélagiques planctonivores, en particulier, représentent une biomasse importante dans ces niveaux trophiques intermédiaires. Leur très forte biomasse est d'ailleurs à la base de nombreuses pêcheries, puisque leurs captures mondiales atteignent 50% des prises mondiales (Bakun *et al* 1998, FAO 2002). Une des particularités de la région sud-ouest de l'océan Indien est la petite proportion des prises totales représentée par ces petits pélagiques dans la pêche pour les pays riverains (> 1%, Ardill & Sanders 1991, Bakun *et al* 1998). Ces faibles captures pourraient être mises en relation directe avec l'abondance dans le milieu naturel, puisque les principaux stocks seraient pleinement exploités (Ardill 1991, Bakun *et al* 1998). En effet, d'après les statistiques officielles, la quasi-totalité des captures de petits pélagiques (Engraulidés & Clupeidés) se font dans la partie nord de la zone de pêche FAO 51, dans le bassin d'Arabie et dans les eaux indiennes (FAO 2002). Le faible contrôle de l'activité de pêche de certains pays, de l'Afrique de l'est en particulier, peut induire une sous-estimation des stocks réels de ces petits pélagiques. La biomasse en grands poissons pélagiques, elle, est très importante, comme le montrent les prises annuelles de l'ensemble des pêcheries (dans la zone FAO 51) qui s'élèvent à plus de 996 000 tonnes (dont 60% de thonidés tropicaux), soit environ 16 % des captures mondiales de grands pélagiques (FAO 2002). Les captures des senneurs (**Figure 1.9**) qui visent principalement les individus de petite taille se répartissent en 5 zones principales qui sont exploitées en fonction des saisons (Marsac 1992a). Celles des palangriers sont plus largement réparties et visent des individus de plus grande taille. Un récent calcul (A. Fonteneau comm. pers.) indique que les captures en thonidés sont les plus importantes dans la zone Seychelles par rapport à la zone côtière est africaine et au canal du Mozambique, en particulier en période de mousson de sud-ouest. Quelques études ont été menées sur le régime alimentaire de ces grands pélagiques et leur relation trophique avec les niveaux inférieurs,

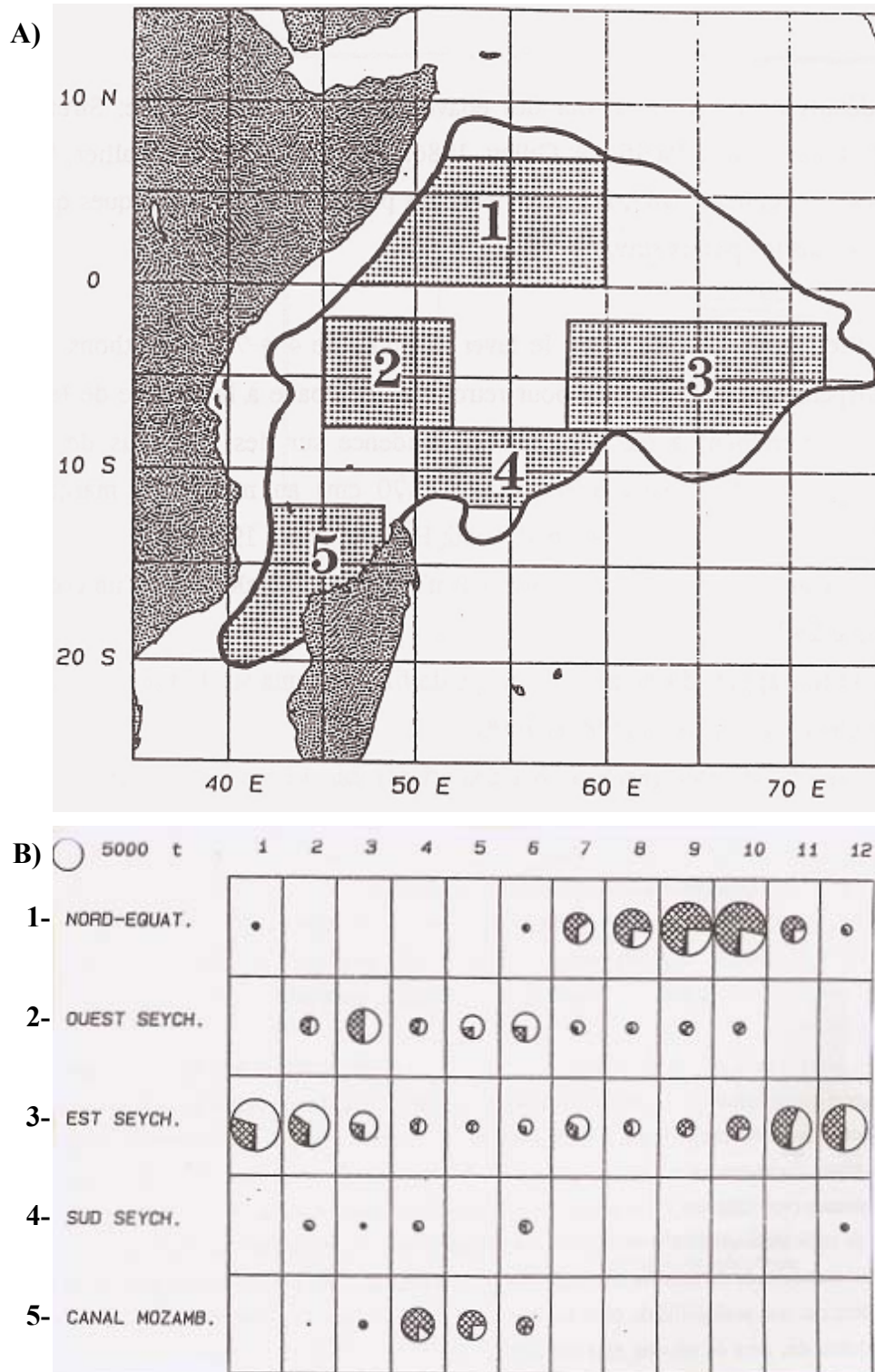


Figure 1.9- Zones d'activité principale des senneurs dans le sud-ouest de l'océan Indien (A) et prises moyennes mensuelles sur la période 1984-1989 (B) 1-Nord équateur, 2-Ouest Seychelles, 3- Est Seychelles, 4- Sud Seychelles, 5- Canal du Mozambique (d'après Marsac 1992)

*Main purse seine fishing areas in the South-West Indian Ocean (A) and mean monthly landings over the 1984-1989 period (B) 1-(North Equator, 2-West Seychelles, 3- East Seychelles, 4-South Seychelles, 5-Mozambique Channel (from Marsac 1992)*

pour la région des Seychelles (Potier et al 2004) et le nord du canal du Mozambique (Roger 1994a, Potier *et al* 2004). Des travaux menés au début des années 1990 ont montré que les thons de surface dans la région consommaient principalement des larves d'Engraulidés et des juvéniles de poissons épipélagiques, qui eux-même consomment du zooplancton, principalement des copépodes (Roger 1994a,b). Ces thons de surface se nourrissent essentiellement de jour et leurs chaînes trophiques sont courtes (Roger 1994a). Le zooplancton consommé par les proies des thons ne représente que 15% à 25% de la biomasse totale en zooplancton, et cette fraction accessible aux thons se situe dans la zone euphotique (Roger 1994b). Depuis 1999, dans la région des Seychelles, les thons de surface se nourrissent principalement de crustacés (essentiellement une espèce de stomatopodes *Natosquilla investigatoris*) et de calmars de surface, de la famille des Ommastréphidés. Les thons pêchés plus profondément à la palangre se nourrissent principalement de poissons épipélagiques et mésopélagiques, mais de peu d'espèces de petits poissons pélagiques, tels que les Carangidés, les Engraulidés et les Clupéidés (Potier *et al* 2004). En dix ans, il y aurait donc eu un remplacement des espèces clés dans le régime alimentaire de ces thons. Ils consommaient majoritairement des larves d'Engraulidés (Roger 1994a), ils consomment maintenant essentiellement des stomatopodes (Potier *et al* 2004). Ce changement de régime alimentaire semble être relié directement avec l'abondance de ces proies dans le milieu. Une récente étude sur le régime alimentaire des dorades en eaux libres et proches de structures flottantes indique également la très faible importance des petits pélagiques dans l'alimentation de la dorade coryphène (*Coryphaena hippurus*) qui est lié essentiellement aux préférences alimentaires de l'espèce, qui se nourrit dans les premiers mètres de la colonne d'eau de poissons volants, mais peut être également à la faible abondance de ces proies (Taquet 2004). Ces résultats suggèrent donc que ces petits pélagiques seraient peu abondants dans la région, du fait peut être de la faible extension du plateau continental. Des phénomènes de remplacements d'espèces ne sont pas à exclure. Les facteurs sous-jacents à ces remplacements sont encore à identifier.

Concernant l'importance des prédateurs supérieurs autres que les poissons pélagiques, **requins et mammifères marins** en particulier, les données sont très limitées. Il est cependant intéressant de noter que les espèces de mammifères marins les plus abondantes sont, comme dans l'océan Pacifique, les dauphins (*Stenella spp.*, *Tursiops spp.*, *Delphinus delphis*). Au début de la mousson de sud-ouest, les mammifères marins se situeraient principalement au nord des Seychelles, dans la zone soumise directement à l'influence de l'upwelling de Somalie (Ballance & Pitman 1998). Les groupes de dauphins les plus communs sont souvent



associés aux thons albacore (*Thunnus albacares*) et parfois aussi à des groupes d'oiseaux en pêche (Ballance & Pitman 1998). Au large de Zanzibar, une récente étude du régime alimentaire des dauphins souffleurs (*Tursiops aduncus*) a mis en évidence un alimentation fondée sur un nombre réduit d'espèces de poissons et de céphalopodes. Les poissons sont essentiellement des poissons de récifs et de fonds à sédiments meubles (*Uroconger lepturus*, *Apongon apogonides*, *Lutjanus fulvus*) (Amir *et al* 2005). La proportion de petits pélagiques dans le régime des dauphins est assez négligeable, mais les auteurs émettent l'hypothèse, que le régime alimentaire est relié à la disponibilité en nourriture dans l'habitat de ce prédateur.

Le dernier grand groupe de prédateurs supérieurs est celui **des oiseaux marins** qui sont abondants dans le sud-ouest de l'océan Indien. Ils se distribuent principalement dans les zones des Seychelles (Feare 1984) et du canal du Mozambique (Le Corre & Jaquemet 2005, **Annexe 1**). Cependant, comme pour les autres prédateurs, les études menées sur leur rôle dans les écosystèmes marins du sud-ouest de l'océan Indien restent rares, hormis quelques études menées sur leur phénologie en relation avec l'environnement marin (Diamond 1978, Feare 1981, Diamond & Prys-Jones 1986, Le Corre 2001, Ramos *et al* 2002) et leur régime alimentaire (Feare 1976a, Le Corre *et al* 2003).

**En résumé**, les connaissances sur la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques dans le sud-ouest de l'océan Indien sont limitées, quel que soit le niveau trophique. Certaines études ont cependant mis en évidence les zones de forte production primaire le long des côtes est des masses continentales où se développent des upwellings importants. Les compartiments intermédiaires des chaînes trophiques dans l'océan Indien semblent assez différents de ceux des autres zones océaniques puisque les petits pélagiques seraient peu abondants et les prédateurs supérieurs abondants. Il apparaît donc que ces prédateurs se nourrissent principalement de poissons épipélagiques, mésopélagiques, de crustacés et de céphalopodes de surface. Il est ainsi possible de se demander si ces chaînes trophiques diffèrent de celles des autres océans, avec une tendance à être plus courtes et moins complexes, du fait de l'absence d'un niveau trophique intermédiaire important, constitué par les petits poissons pélagiques.

## 1.3 Les communautés d'oiseaux marins

### 1.3.1 Généralités

L'étude de l'écologie trophique des communautés d'oiseaux de mer s'est développée depuis une quarantaine d'années, aussi bien en milieu tempéré (voir Pearson 1968, Diamond 1983) qu'en milieu tropical (voir Ashmole & Ashmole 1967). Ces premiers travaux se sont intéressés à la place et au rôle des différentes espèces d'oiseaux dans les écosystèmes marins. Plus récemment, les études ont également porté sur l'impact des modifications naturelles ou anthropiques des habitats océaniques sur la dynamique des différentes espèces (voir en particulier Tasker & Reid 1997, Furness *et al* 1997). Un des développements majeurs de ce genre d'études a été la reconnaissance de l'importance du choix des échelles, aussi bien temporelles que spatiales, dans la description de la structure et l'organisation des communautés d'oiseaux marins (Haury *et al* 1978, Schneider & Shuntov 1993). Ceci est particulièrement vrai pour l'étude de la distribution en mer des espèces les plus océaniques et lors des périodes de reproduction. En effet, à l'exception des baies et des mers fermées, les limites des masses d'eau en milieu océanique ouvert sont relativement difficiles à établir par rapport aux limites terrestres, du fait de leur mobilité permanente (Schneider 1991, Schneider & Shuntov 1993). Il est pourtant primordial de connaître les limites de distribution d'une espèce lorsqu'on s'intéresse à son écologie (Frontier & Pichod-Viale 1998).

Même s'ils nichent sur la terre ferme, les oiseaux marins fonctionnent d'un point de vue trophique comme des organismes marins (Brown 1980). Les Sphéniscidés (manchots) ont même poussé l'adaptation au milieu marin jusqu'à perdre l'aptitude principale des oiseaux, le vol. Certaines espèces ont des habitats exclusivement littoraux, d'autres utilisent l'ensemble de l'étage épipelagique et parfois l'étage mésopélagique du milieu hauturier pour leur recherche alimentaire, depuis la surface jusqu'à plusieurs centaines de mètres de profondeur. Il existe ainsi une ségrégation forte de niche écologique entre les différentes espèces, en fonction de la distance à la colonie et de la profondeur (Diamond 1983). Dans la plupart des communautés d'oiseaux marins, une première différenciation se fait donc entre les espèces qui exploitent les zones littorales et celles qui exploitent le milieu océanique hauturier (i.e. Croxall & Prince 1980, Harrison & Seki 1987, Surman 1988, Schneider & Shuntov 1993, Le Corre & Jaquemet 2005, **Annexe 1**) ; une seconde s'opère en fonction de la hauteur de la couche d'eau exploitée. Il est ainsi possible de distinguer des espèces qui se nourrissent par

Tableau 1.1- Estimation de la biomasse prélevée annuellement par les communautés d'oiseaux marins de différentes régions

*Annual food consumption by seabird communities of different regions*

Région	Biomasse annuelle prélevée (tonnes)	Individus ou couples reproducteurs (*) en million	Référence
Oregon	62000		Wiens & Scott 1975
Benguela	430000		Crawford et al 1991
Hawai	410000	5	Harisson & Seki 1987
Nord-est USA	19000		Overholtz et al 1991
Mer de Norvège	1157134	20,176	Barrett et al 2002
Mer du nord	600000	4*	Tasker & Furness 1996
Atoll d'Aldabra	1680	0,055	Diamond 1979

des poursuites aériennes sans rentrer en contact (ou très peu) avec l'eau, d'autres qui ont des comportements de plongée de surface (< 10m) et enfin certaines espèces chassent dans la colonne d'eau jusqu'à plusieurs centaines de mètres parfois ou au fond (Ashmole 1971, Grémillet *et al* 1999, Shealer 2002). Un autre type de ségrégation s'opère entre les communautés et entre les espèces au sein d'une communauté par la composition du régime alimentaire. Cette ségrégation se fait par la nature des proies d'une part et la taille des proies d'autre part. Ceci permet de distinguer au sein de ces communautés différentes guildes, telles que les planctonophages, les piscivores, ..., (Shealer 2002).

L'impact sur le milieu océanique du prélèvement des oiseaux marins au niveau mondial est non-négligeable. Il a été estimé récemment que ces prélèvements de biomasse sont équivalents à ceux de la pêche mondiale, soit plus de 70 millions de tonnes (Brooke 2004). Cependant, les captures ne se font pas toujours sur les mêmes espèces et donc pas aux mêmes niveaux trophiques. De plus, pour une même espèce, les classes de taille peuvent jouer un rôle dans la ségrégation des proies. Par conséquent les oiseaux marins ne rentrent pas toujours en compétition directe avec la pêche (Brooke 2004). Cependant, dans certains cas, il peut exister une forte interaction, indirecte, entre la pêche et les oiseaux marins, due à une surexploitation des stocks de poissons-proies ou de poissons-prédateurs des poissons-proies des oiseaux marins (Furness & Tasker 2000). Ces interactions indirectes peuvent alors avoir des conséquences importantes sur la démographie des populations d'oiseaux.

Les communautés des hautes latitudes ont généralement des consommations en organismes marins beaucoup plus importantes que les communautés tropicales. Ceci s'explique en partie par le fait qu'elles comportent plus d'espèces pélagiques qui sont celles qui prélèvent le plus de biomasse (Brooke 2004). Peu d'études ont d'ailleurs été menées en milieu tropical, comparé aux autres latitudes, sur l'impact des communautés d'oiseaux marins sur l'environnement océanique. Le **tableau 1.1** présente des estimations de la consommation annuelle de biomasse pour certaines communautés en régions tempérées, polaires et tropicales. Ces estimations montrent que l'impact des oiseaux marins, bien que souvent inférieur à celui d'autres prédateurs supérieurs (Overholtz *et al* 1991), n'en est pas moins important.

### 1.3.2 Les communautés d'oiseaux marins tropicaux

Les communautés d'oiseaux marins tropicaux sont souvent composées d'un grand nombre d'espèces qui ont entre elles des relations trophiques plus complexes que celles des communautés tempérées et polaires, du fait de la plus grande diversité des proies disponibles (Harrison & Seki 1987). Les premières études sur les communautés d'oiseaux marins tropicaux se sont attachées à décrire les différentes espèces, leur régime alimentaire, leur phénologie et à étudier les ségrégations écologiques entre les différentes espèces (Diamond 1983). Ces études ont été menées dans le Pacifique (Ashmole & Ashmole 1967, Harris 1977, Harrison et al 1983) et l'océan Indien occidental (Diamond 1971, 1975, Feare 1981, Diamond & Prys-Jones 1986, Le Corre 2001). En revanche, les études de l'impact de ces communautés sur l'environnement marin restent relativement peu développées, en comparaison de celles menées aux autres latitudes (Harrison & Seki 1987).

Les principales familles d'oiseaux marins tropicaux, qui regroupent plus de 70 espèces, sont : les Sphéniscidés (2 espèces de manchots tropicaux), les Diomédéidés (3 espèces d'albatros), les Procellariidés (23 espèces de pétrels), les Hydrobatidés (5 pétrels tempêtes tropicaux), les Phaéthontidés (3 espèces de pailles en queue toutes tropicales), les Frégatidés (5 espèces toutes tropicales), les Pélécanidés (1 espèce marine tropicale), les Sulidés (6 espèces tropicales), les Phalacrocoracidés (3 espèces marines tropicales), les Laridés (4 espèces marines tropicales), les Sternidés (19 espèces marines tropicales) (del Hoyo *et al* 1996). Au sein des communautés d'oiseaux tropicaux, une espèce domine largement par l'effectif de ses populations (Schreiber *et al* 2002) et se démarque par ses adaptations particulières à la vie en milieu océanique tropical (Flint & Nagy 1984, Ballance *et al* 1997) ; il s'agit de la sterne fuligineuse (*Sterna fuscata*).

Dans l'océan Indien occidental tropical, les colonies d'oiseaux marins sont distribuées principalement dans la zone des Seychelles et du canal du Mozambique. Les communautés se composent à la fois d'espèces côtières et océaniques (Diamond 1983, Diamond & Prys-Jones 1986, Rocamora & Skerrett 2001, Le Corre & Jaquemet 2005, **Annexe 1**). La sterne fuligineuse est également l'espèce la plus abondante dans la région (Le Corre & Jaquemet 2005, **Annexe 1**, Feare *et al* sous presse, **Annexe 2**). Les premières études sur ces oiseaux marins se sont développées dans les différentes îles des Seychelles. En particulier, de nombreux travaux ont été réalisés sur l'atoll d'Aldabra (Diamond 1971, 1974, 1975, 1979, 1983, Reville 1983, Diamond & Prys-Jones 1986) et sur l'île de Bird Island, principalement

sur la sterne fuligineuse en relation avec l'exploitation des œufs pour la consommation humaine (Feare 1976a, b, 1981, Feare *et al* 1995, Feare *et al* 1997). Plus récemment, d'autres îles et d'autres espèces ont fait l'objet d'études aux Seychelles (Ramos *et al* 2002, Rocamora *et al* 2003). Cependant aucune étude n'a été entreprise sur l'écologie trophique des oiseaux marins et des communautés en relation avec l'environnement océanique aux Seychelles. En effet, toutes les études menées jusqu'à maintenant se sont focalisées sur la phénologie et la biologie des différentes espèces étudiées.

Dans le canal du Mozambique, les principales études sont récentes et se sont essentiellement focalisées sur la communauté des oiseaux d'Europa (Le Corre & Jouventin 1997, Le Corre 2001, Lagarde *et al* 2001, Le Corre *et al* 2003).

Les études des oiseaux marins en mer sont également peu nombreuses dans la zone sud-ouest de l'océan Indien. Tout comme pour les études à terre, celles ci ne sont pas très récentes et relativement descriptives (Bailey 1967, Gill 1967, Parker 1970, Pocklington 1979, Stahl & Bartle 1991). De plus, les études à grande échelle spatio-temporelle et en relation avec l'environnement océanique sont peu développées (Pocklington 1979) en comparaison de celles réalisées dans le Pacifique tropical (King & Pyl 1957, Au & Pitman 1986, Hayes & Baker 1989, Ballance & Pitman 1992, Ballance *et al* 1997, Ribic *et al* 1997, Hofer 2000, Spear *et al* 2001, Hyrenbach & Veit 2003, Yen *et al* 2004).

### 1.3.3 La sterne fuligineuse (*Sterna fuscata*, Linné 1766)

**La sterne fuligineuse (Tableau 1.2)** est un oiseau marin qui se rencontre dans tous les océans tropicaux et subtropicaux (del Hoyo *et al* 1996, Schreiber *et al* 2002). Parmi les 21 espèces de Sternidés, c'est l'une des plus océaniques et plus généralement une des espèces tropicales les mieux adaptées aux conditions océaniques en milieu tropical (Flint & Nagy 1984, Ballance *et al* 1997). De ce fait, elle présente les caractéristiques classiques des oiseaux marins océaniques qui sont à mettre en relation avec ses traits d'histoire de vie (Weimerskirch 2002) : une survie élevée des adultes, une fécondité faible et une reproduction tardive. En dehors des périodes de reproduction, les individus passent leur vie en mer et la majeure partie de leur temps en vol (Schreiber *et al* 2002). Dans le Pacifique, elle se rencontre dans toutes les eaux, y compris les plus oligotrophes (Ballance *et al* 1997). De larges bancs de plusieurs centaines d'individus pêchent le plus souvent en association avec des thons en chasse à la surface, dont ils sont dépendants pour se nourrir (Au & Pitman 1986). Sa population mondiale est estimée à

Tableau 1.2- Caractéristiques principales de la sterne fuligineuse (Source Schreiber et al 2002)

*Sooty tern main characteristics (from Schreiber et al 2002)*

Ordre	Charadriiformes
Famille	Sternidés
Sous-espèce océan Indien	<i>Sterna fuscata nubilosa</i> , Sparrman 1788
Dimorphisme sexuel	Non marqué
Envergure moyenne (cm)	82 - 94
Masse corporelle moyenne (g)	200
Maturité sexuelle (années)	4 - 7
Nombre d'œuf (s) par saison	1 parfois 2, ponte de remplacement possible
Incubation moyenne (jours)	28
Elevage des jeunes (jours)	60
Soins parentaux post-envol (jours)	30
Longévité des individus (années)	25 - 30

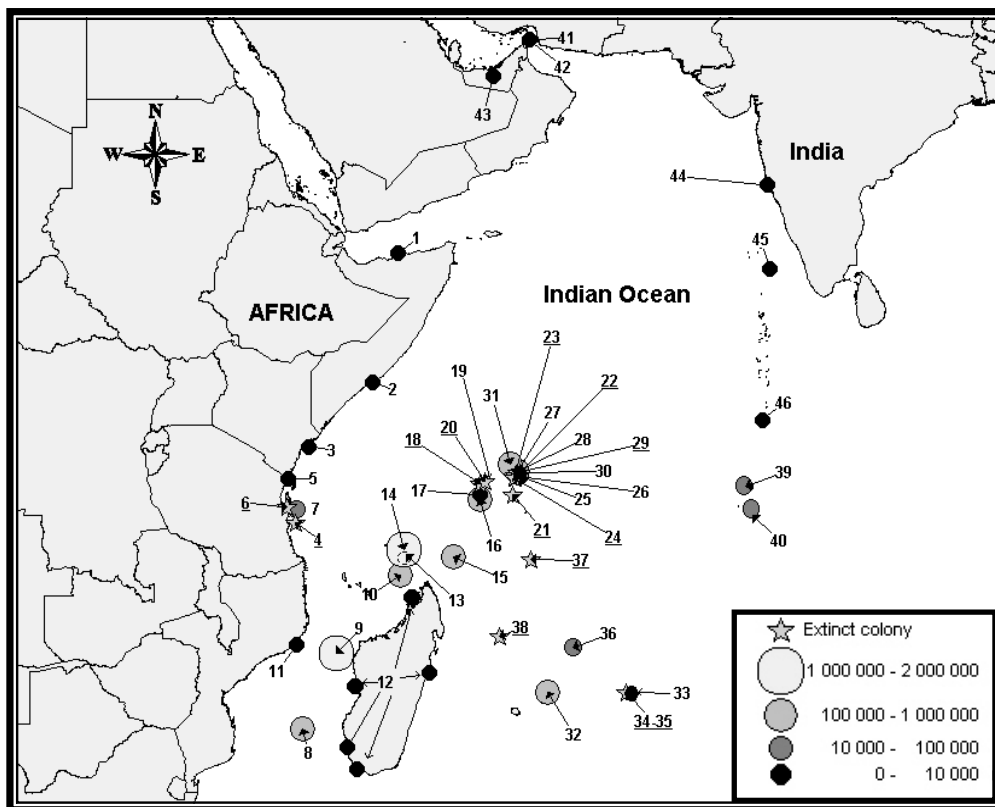


Figure 1.10- Localisation des colonies de sternes fuligineuses actives et éteintes (1-46) dans l'océan Indien occidental. Le détail des colonies est en annexe 2. Les symboles sont proportionnels au nombre de couples reproducteurs (source Feare et al sous presse)

*Localisation of the sooty tern active and extinct colonies (1-46) in the Western Indian Ocean. Detailed colonies are in annexe 2. Symbols are proportional to the number of breeding pairs (from Feare et al in press)*

80 millions d'individus dont 25 millions de couples qui se reproduisent annuellement, de préférence sur des îles océaniques (Schreiber *et al* 2002). Ces effectifs totaux représentent environ 15000 tonnes de biomasse qui consomment annuellement au niveau mondial 3,2 millions de tonnes de biomasse océanique, soit plus de 4,5% de la consommation annuelle de l'avifaune marine mondiale. Cette consommation place l'espèce au 4<sup>ème</sup> rang mondial derrière le gorfou doré (*Eudypetes chrysolophus*), le manchot à jugulaire (*Pygoscelis antartica*) et le guillemot de Brünnich (*Uria lomvia*), et première espèce tropicale (Brooke 2004). Elle se nourrit de céphalopodes de surface de la famille des Ommastréphidés, de juvéniles et de larves de poissons épipélagiques et de poissons de récifs (Harrison *et al* 1983, Hensley & Hensley 1995, Surman & Wooller 2003).

**La population de l'océan Indien** a été estimée à 4,5 millions de couples reproducteurs (Schreiber *et al* 2002), chiffre qu'une récente étude revoit à la hausse, puisque dans la seule partie occidentale plus de 6,2 millions de couples (> 90%) se reproduisent, essentiellement aux Seychelles et dans le canal du Mozambique (**Figure 1.10**, Feare *et al* sous presse, **Annexe 2**). L'espèce représente plus de 99% des effectifs d'oiseaux marins dans le canal du Mozambique (Le Corre & Jaquemet 2005, **Annexe 1**) et certainement plus de 95% de l'avifaune marine dans le sud-ouest de l'océan Indien. Les principales études ont été menées aux Seychelles où les œufs sont exploités traditionnellement pour la consommation humaine (Vesey-Fitzerald 1941, Feare 1976a, b). L'espèce présente des saisons de reproduction contrastées entre les différents sites. Dans le nord des Seychelles (Feare 1976a), à Cosmoledo dans le sud-ouest de l'archipel des Seychelles (Rocamora *et al* 2003) et à Europa dans le sud du canal du Mozambique (Le Corre 2001), la reproduction est annuelle et a lieu en hiver austral pendant la mousson de sud-ouest. A Juan de Nova, en revanche, la reproduction est annuelle et saisonnière en été austral (Le Corre 2001). Aux Glorieuses, enfin, la reproduction est sub-annuelle et non saisonnière (Diamond & Prys-Jones 1986, Le Corre & Jaquemet 2005, **Annexe 1**), comme à Ascension dans l'Atlantique tropical (Ashmole 1963).

**En résumé**, les études sur les oiseaux marins sont beaucoup moins développées en milieu tropical qu'aux hautes latitudes. La zone sud-ouest de l'océan Indien et en particulier les Seychelles ont cependant fait l'objet de plus d'études que d'autres régions intertropicales. En revanche, les relations entre les oiseaux marins et leur environnement marin restent relativement peu étudiées à l'exception de la communauté des oiseaux marins de l'île d'Europa.



La sterne fuligineuse (*S. fuscata*) est largement dominante dans toute la région sud-ouest de l'océan Indien et en particulier dans les zones des Seychelles et du canal du Mozambique. Cette espèce présente à la fois des régimes de reproduction contrastés dans la région et rencontre des conditions environnementales très variées pendant sa reproduction. Compte tenu de la taille de ses populations dans la zone, l'impact de l'espèce sur les écosystèmes marins doit être important, en particulier en période de reproduction, puisque l'espèce est limitée dans son rayon de prospection alimentaire (Flint & Nagy 1984, Flint 1991).

## 1.4 Europa, Juan de Nova & Glorieuses

Les îles d'Europa et Juan de Nova, et l'archipel des Glorieuses constituent, avec le haut fond de Bassas da India et l'île de Tromelin, le groupe des Îles Éparses. Ce sont des terres françaises du sud-ouest de l'océan Indien dont la seule présence humaine permanente est celle des militaires et des météorologues qui se relaient régulièrement pour assurer en particulier la souveraineté de la France sur ces terres perdues au milieu de l'océan. À l'exception de Tromelin qui se trouve dans le bassin des Mascareignes au nord de la Réunion, toutes les îles se situent dans le canal du Mozambique (**Figure 1.11**). Par leur distribution géographique dans le canal, ces îles confèrent à la France la possession d'une grande partie des eaux du canal du Mozambique par l'intermédiaire des Zones Économiques Exclusives (ZEE).

D'origine corallienne, ces îles sont caractérisées par un relief plat et des superficies réduites (**Tableau 1.3, Figure 1.12**). Elles sont soumises au régime des vents d'alizés qui soufflent sur la région. Le climat est saisonnier avec une saison sèche (hiver austral) et une saison des pluies (été austral). Le climat tropical est tempéré par l'influence océanique forte. L'île d'Europa est la moins arrosée des îles Éparses et son climat est de type subaride (Delépine *et al* 1976), comme dans la région proche de Tuléar sur l'île de Madagascar (Piton & Laroche 1993).

Il est possible de classer les îles Éparses en trois groupes, en fonction de l'impact anthropique exercé sur les milieux naturels et les populations animales : les îles perturbées, les îles moins perturbées et le haut fond de Bassas da India. Les principales menaces susceptibles d'affecter ce haut fond sont celles exercées par les pêcheurs sportifs à la traîne ou sous-marins et les plongeurs sous-marins, venus essentiellement des côtes africaines.

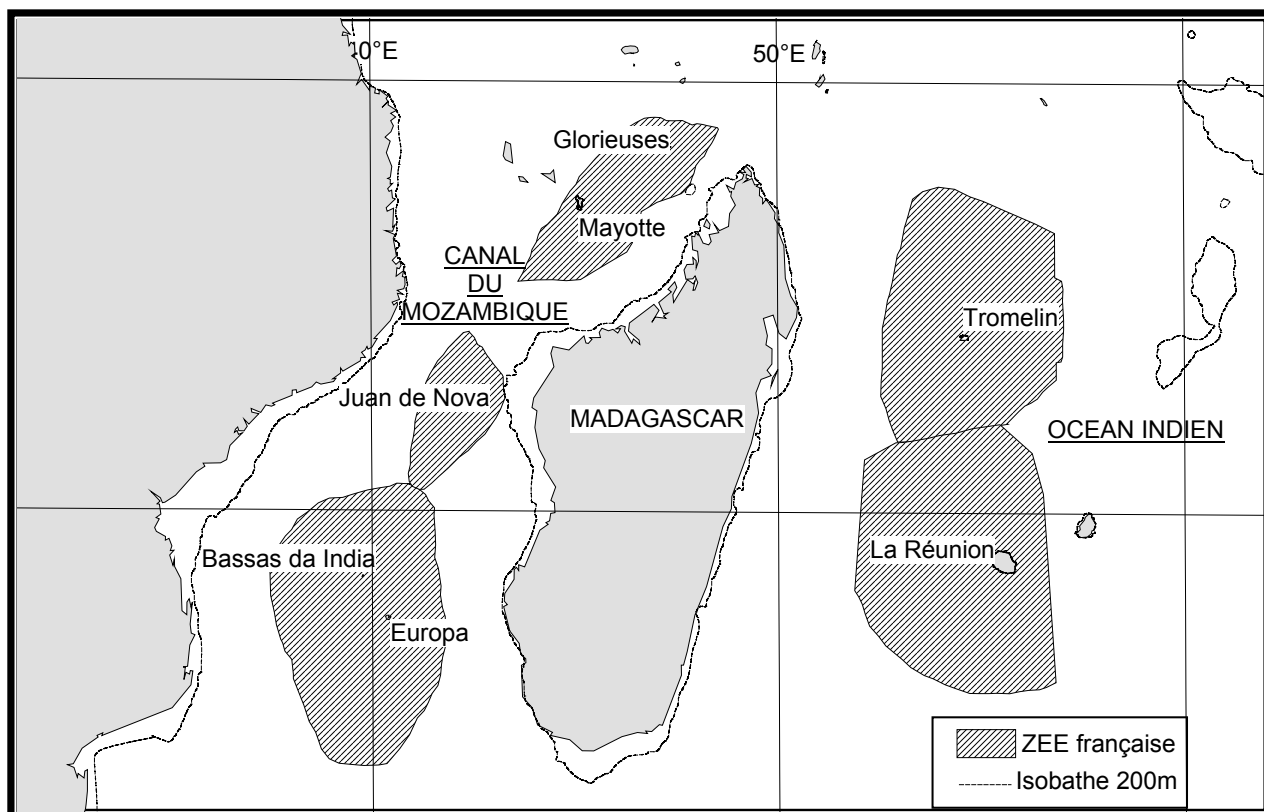


Figure 1.11- Position des terres françaises dans le sud-ouest de l’océan Indien (îles Eparses, La Réunion, Mayotte) et des Zones Economiques Exclusives (ZEE) associées (Source IFREMER-La Réunion)

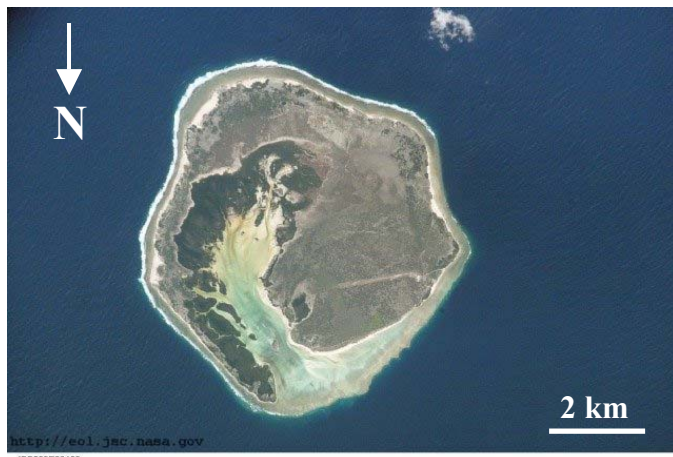
*Position of the French Islands of the South-West Indian Ocean ( îles Eparses, Réunion Island and Mayotte Island )and their Exclusive Economic Area (ZEE) (from IFREMER-La Réunion)*

Les Glorieuses et Juan de Nova sont les îles les plus perturbées par l'homme. La végétation indigène a presque entièrement disparu au détriment d'une végétation introduite par l'homme, en particulier en relation avec l'exploitation du phosphate issu du guano des oiseaux de mer pendant la majeure partie du 20<sup>ème</sup> siècle. Cette profonde modification des milieux naturels sur ces îles a eu pour conséquence la disparition de certaines espèces d'oiseaux, tels que les fous (*Sula spp.*) sur ces deux sites de nidification (Feare 1978, 1984 ; Le Corre 1996). Actuellement, la diversité de l'avifaune des Glorieuses et de Juan de Nova (**Tableau 1.3**) est réduite à une espèce dominante la sterne fuligineuse *Sterna fuscata* et quelques espèces annexes peu nombreuses et aux populations de taille réduite (Le Corre & Jaquemet 2005, **Annexe 1**).

Les îles d'Europa & Tromelin sont des îles peu perturbées qui ont des milieux indigènes relativement bien conservés, avec une végétation plus diversifiée (Le Corre 1996, Le Corre & Jouventin 1997). L'île de Tromelin du fait de sa très faible superficie (**Tableau 1.3**) présente une diversité floristique et faunistique moins importante. De plus, elle a subi des perturbations anthropiques plus marquées que Europa. En particulier, la communauté d'oiseaux marins s'est appauvrie depuis la moitié du 20<sup>ème</sup> siècle (Le Corre 1996) et ceci est certainement à mettre en relation avec l'installation permanente d'activités humaines. L'île d'Europa est la mieux conservée des îles Eparses, elle est restée longtemps une des îles de l'océan Indien occidental les moins connues (Feare 1984). Trois sous-ensembles végétaux majeurs sont : (1) dans la partie nord une forêt sèche à euphorbes (*Euphorba stenoclada*) dans laquelle nichent les fous à pieds rouges (*Sula sula*), les frégates du Pacifique (*Fregata minor*) et les frégates ariel (*Fregata ariel*), (2) dans la partie sud une grande formation herbacées dominée par un graminée *Sclerodactylon macrostachyum* dans laquelle se trouvent les colonies de sternes fuligineuses (*S. fuscata*), et (3) dans la partie centrale de l'île entourant le lagon intérieur une mangrove à *Rhizophora macronata* (Le Corre & Jouventin 1997). La communauté d'oiseaux marins est considérée comme proche de celle qui existait à la découverte de l'île au 16<sup>ème</sup> siècle (Le Corre & Jouventin 1997). Elle se compose de 8 espèces nicheuses qui représentent plus de 3 millions de couples reproducteurs (**Tableau 1.3**, Le Corre & Jouventin 1997, Le Corre & Jaquemet 2005, **Annexe 1**). Située entre l'Afrique et Madagascar, elle constitue également un lieu de repos privilégié pour de nombreuses espèces migratrices (Le Corre & Probst 1997). L'île d'Europa n'est cependant pas indemne de toutes perturbations anthropiques. Ainsi, une surface importante de la forêt à euphorbes est envahie par une plantation de sisal (*Agave sisalina* et *Furcrea foetida*) issue de l'exploitation de l'île au début du 20<sup>ème</sup> siècle (Le Corre & Jouventin 1997).

Tableau 1.3- Surface et principales caractéristiques de la végétation et de la faune des 4 îles Eparses continuellement émergées (d'après Le Corre 1996, Le Corre & Jouventin 1997, Le Corre & Jaquemet 2005, **Annexe I**)  
*Surface and main floral and faunal characteristics of the 4 "îles Eparses" continually emerged (after Le Corre 1996, Le Corre & Jouventin 1997, Le Corre & Jaquemet 2005, **Annexe I**)*

	Europa	Juan de Nova	Glorieuses (Grande Glorieuse)	Glorieuses (Ile du Lys)	Tromelin
Surface (km <sup>2</sup> )	30	6	6	0,15	0,7
Impact anthropique	Modéré	Fort	Fort	Modéré	Modéré
Végétation dominante	Indigène	Exotique	Exotique	Indigène	Indigène
Animaux introduits ou favorisés					
Rat noir					
Rat surmulot					
Chat					
Corbeaux pies					
Chèvre					
Oiseaux marins (couples)					
Puffin d'Audubon					
Paille en queue à brins blancs					
Paille en queue à brins rouges					
Frégate du Pacifique					
Frégate ariel					
Fou à pieds rouges					
Fou masqué					
Sterne fuligineuse					
Sterne voyageuse					
Sterne caspienne					
Noddy brun					
Total	769860	2000250		270300	370



**EUROPA**



**JUAN DE NOVA**



**GLORIEUSES**

Figure 1.12- Vues aériennes des Iles Eparses : Europa, Juan de Nova et Glorieuses  
*Aerial view of the "Iles Eparses": Europa, Juan de Nova and Glorieuses*  
Source (from) : <http://eol.jsc.nasa.gov>

Un problème écologique majeur des îles isolées est l'introduction d'espèces exotiques et en particulier l'introduction de prédateurs. Ces animaux représentent une menace forte pour la biodiversité et le maintien des populations végétales et animales indigènes et endémiques de ces îles, spécialement pour l'avifaune marine (Atkinson 1985). Actuellement 90% des îles océaniques du monde abritent des populations de rats introduits. Les îles Eparses n'ont pas échappé à ce fléau écologique. Les rats noirs (*Rattus rattus*) ou les rats surmulots (*R. norvegicus*) sont présents sur ces îles. Récemment, une dératisation de l'île du Lys dans l'archipel des Glorieuses a été entreprise (Le Corre & Jaquemet 2004) et l'impact sur la dynamique des populations d'oiseaux marins, ainsi que la recolonisation potentielle par d'autres espèces pourrait être très informative et prometteuse pour la conservation de l'avifaune marine de la région. Les chats (*Felis catus*) ont été introduits à Juan de Nova où ils ont certainement un impact encore non quantifié, sur les populations de sterne fuligineuse (Feare *et al* sous presse, **Annexe 2**), mais peut être également sur les rats quand les sternes ne sont pas présentes. Leur élimination de l'île devrait également être un facteur favorable pour les oiseaux marins de cette île. Les corbeaux-pies (*Corvus albus*), dont l'origine est inconnue, sont présents aux Glorieuses, à Juan de Nova et Europa. Même s'ils sont peut être indigènes, la présence de l'homme est un facteur facilitant pour le maintien et l'accroissement de leurs populations. Ces corvidés sont des prédateurs notoires des œufs et des poussins d'oiseaux marins, mais ils sont également capables de profiter de la présence humaine (récupération d'eau et de nourriture). Enfin à Europa, la présence de chèvres (*Capra hircus*), dont la population semble en accroissement, peut perturber la régénération des ensembles végétaux et en conséquence réduire les sites potentiels de nidification des oiseaux marins (Le Corre & Jaquemet 2004).

Les études scientifiques réalisées sur ces îles étaient peu nombreuses jusqu'au début des années 1990 et les seules données publiées étaient des comptes-rendus de brefs passages sur ces îles (voir synthèse de Le Corre & Jouventin 1997). Les recherches menées sur ces îles depuis une douzaine d'années sont essentiellement fondées sur l'écologie des oiseaux marins tropicaux qui nichent sur Europa et Tromelin (voir par exemple Le Corre 1996, Le Corre & Jouventin 1997, Lagarde *et al* 2001, Le Corre *et al* 2003, Lormée *et al* 2003). En revanche, aucune étude n'avait été menée sur les oiseaux marins de Juan de Nova et Glorieuses avant celles de ce travail de thèse, qui seront développées dans les chapitres suivants.

**En résumé**, les îles Eparses représentent des sites exceptionnels de nidification des oiseaux marins dans le sud-ouest de l’océan Indien. En particulier, les îles d’Europa (25%), Juan de Nova (65%) et Glorieuses (9%) regroupent les majeures populations de sternes fuligineuses du canal du Mozambique qui s’élèvent à plus de 3,034 millions de couples reproducteurs (Le Corre & Jaquemet 2005, **Annexe 1**). Europa est l’un des plus importants et derniers sites de reproduction des fous à pieds rouges et des frégates et accueille également la plus grosse population de pailles en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*) de la région sud-ouest de l’océan Indien (Le Corre & Jouventin 1997). Les différences de conservation des milieux naturels sur ces îles, les menaces liées à l’introduction d’animaux et de végétaux et leur situation géographique isolée font de ces îles des sites exceptionnels pour l’étude des oiseaux marins tropicaux.

## 1.5 Conclusion

Cette présentation de l’océan Indien et de sa partie sud-ouest a permis de mettre en évidence un certain nombre de spécificités, liées à la fois à la géographie de la zone et à des conditions océaniques contrastées. Ces spécificités sont en relation avec un phénomène climatique majeur de l’océan Indien, la mousson. Ainsi, en fonction des conditions géographiques, océaniques et climatiques il est possible de distinguer dans sa partie sud-ouest, trois grands ensembles : (1) la région Seychelles, entre l’équateur et le nord de Madagascar, qui est la plus influencée par la mousson, (2) le canal du Mozambique qui est une entité océanique relativement individualisée et soumis à des régimes de circulation océanique particuliers, et (3) le bassin des Mascareignes qui est sous l’influence des conditions océaniques et climatiques de l’hémisphère sud tropical.

Une des singularités de cette région sud-ouest de l’océan Indien est d’être le siège de plusieurs zones de production primaire importantes prenant place, de façon saisonnière ou permanente, sous forme d’upwellings, le long des côtes est des masses continentales. Ces upwellings, bien qu’ils soient connus, n’ont cependant fait l’objet que d’un nombre réduit d’études ;. elles sont le plus souvent uniquement focalisées sur les phénomènes physiques générant leur développement. Il existe donc une distinction entre ces zones de fortes productivités dont les extensions spatiales et temporelles sont limitées et les zones oligotrophes typiques des milieux océaniques tropicaux. Cette répartition des zones productives et oligotrophes va jouer un rôle prépondérant dans la distribution et l’abondance des organismes marins dans les écosystèmes,

en particulier dans les écosystèmes pélagiques hauturiers où les prédateurs apicaux ont des contraintes énergétiques fortes. Une autre particularité de la zone sud-ouest de l'océan Indien serait la faible abondance en petits poissons pélagiques, qui représentent ailleurs la majeure partie de la biomasse des niveaux trophiques intermédiaires. En comparaison, la forte abondance en prédateurs marins supérieurs, dans cette zone, est remarquable. Les raisons de la faible abondance en petits pélagiques ne sont pas clairement identifiées. Un remplacement de ces petits pélagiques par le stomatopode *Natosquilla investigatoris* n'est pas exclu.

## 1.6 Objectifs de la thèse

En considérant les particularités de la zone sud-ouest de l'océan Indien et dans le contexte du changement climatique global, il est primordial d'avoir une connaissance et une compréhension plus approfondies de la structure et du fonctionnement des écosystèmes pélagiques hauturiers, dans le but de mieux gérer leurs ressources (Fonteneau 1998). Compte-tenu, d'une part, des difficultés techniques à étudier les premiers niveaux des écosystèmes marins hauturiers et, d'autre part, de la grande abondance et diversité en prédateurs supérieurs dans la zone, il semble judicieux de s'intéresser à la place et au rôle de ces prédateurs dans ces écosystèmes. Parmi ces grands prédateurs, deux catégories se distinguent : (1) les grands poissons pélagiques caractérisés par leur grande mobilité et qui sont la cible de la pêche industrielle, et (2) les oiseaux marins caractérisés par leur grande abondance, la plus grande facilité de leur étude lors des périodes de reproduction et leur rôle de bio-indicateur déjà mis en évidence dans d'autres écosystèmes. L'écologie trophique des grands pélagiques, en relation avec la pêche industrielle, fait l'objet de recherches importantes depuis plusieurs années, en particulier au sein des équipes de l'Institut de Recherche pour le Développement (e.g. Marsac 1998). Le volet oiseaux marins, lui, n'avait jamais été considéré dans la région du point de vue de leur rôle dans les chaînes trophiques océaniques (Conand 2002).

A la lumière de ces éléments, les questions de ce travail de thèse s'articulent autour d'un objectif central, apparenté à une problématique fondamentale en écologie et recentré dans un contexte régional. L'objectif de ce travail est donc d'évaluer **le rôle des oiseaux marins tropicaux dans les réseaux trophiques du sud-ouest de l'océan Indien**. Cela signifie étudier à la fois leur distribution dans les écosystèmes marins, leur position dans les chaînes



alimentaires et les relations trophiques qu'ils entretiennent avec les autres organismes de l'écosystème, dans lequel ils vivent.

Pour cela, les recherches sont focalisées sur plusieurs aspects de l'écologie des oiseaux marins liés à leur mode de vie particulier, à l'interface entre le milieu marin et terrestre. En effet, les oiseaux marins, bien qu'ils utilisent quasi-exclusivement les ressources marines pour s'alimenter, sont obligés de venir à terre pour se reproduire. De ce fait, ils constituent de bons « instruments » pour échantillonner une partie du milieu marin et ils présentent des facilités d'études, lorsqu'ils sont sur la terre, en reproduction.

Ce travail tente de répondre à un certain nombre de questions, dont les réponses viendront contribuer à une meilleure connaissance des écosystèmes océaniques du sud-ouest de l'océan Indien:

**(1) Quelles sont les espèces d'oiseaux marins caractéristiques des écosystèmes marins du sud-ouest de l'océan Indien ?**

Peu d'études avaient été menées sur les oiseaux marins du sud-ouest de l'océan Indien, à partir de relevés de terrain, à bord de bateaux. Les études menées sur le sujet ne sont pas récentes et concernaient l'ensemble de l'océan Indien. Elles ne se sont donc pas focalisées particulièrement sur cette région et elles ne présentaient pas de caractère saisonnier dans l'échantillonnage. Il paraît donc nécessaire de commencer par décrire les assemblages d'oiseaux marins rencontrés dans les différents secteurs du sud-ouest de l'océan Indien, en relation avec les changements saisonniers de l'environnement marin.

**(2) Comment se répartissent ces espèces, en fonction des caractéristiques physiques et biologiques de l'environnement, de leurs contraintes énergétiques et des échelles d'étude considérées ?**

L'étude de la distribution et de l'abondance des oiseaux en mer est fondamentale dans la compréhension de leur mode de vie. Après une description des principales espèces rencontrées et de leur variation d'abondance en fonction des saisons, le **chapitre 2** de ce travail s'attachera à mieux comprendre quels sont les mécanismes sous-jacents à la distribution et l'abondance de ces oiseaux, en mer. Cette analyse se fondera sur les résultats

de campagnes d'échantillonnage en mer, réalisées dans les trois grands ensembles du sud-ouest de l'océan Indien : le bassin des Mascareignes, le canal du Mozambique et la région des Seychelles. Cette analyse s'appuie sur deux publications ; l'une sur **la structure de la communauté d'oiseaux marins autour de l'île de la Réunion en relation avec les facteurs naturels de l'environnement et la présence de Dispositifs de Concentration de Poissons (DCP)** (Jaquemet *et al* 2004, **Annexe 3**), l'autre sur **les habitats marins des oiseaux se reproduisant en hiver austral à l'île d'Europa** (Jaquemet *et al* sous presse, **Annexe 4**). Des résultats de suivi individuel d'oiseaux, à partir des colonies, viendront compléter cette analyse et apporter des éléments nouveaux sur le comportement individuel des oiseaux tropicaux, dans leur nourrissage en mer. Les résultats sont également issus de deux publications qui décrivent **le comportement de recherche alimentaire des frégates du Pacifique (*Fregata minor*)** (Weimerskirch *et al* 2004, **Annexe 5**) **et des fous à pieds rouges (*Sula sula*) de l'île d'Europa** (Weimerskirch *et al* 2005a, **Annexe 6**), **lors de leur période de reproduction.**

Compte tenu de la très forte dominance de la sterne fuligineuse et des particularités de ses populations dans le canal du Mozambique, l'espèce sera prise comme modèle d'étude par la suite. Dans **le chapitre 3**, la reproduction et l'écologie alimentaire des sternes fuligineuses, en reproduction, sont donc présentées. Ce chapitre s'articule autour de deux questions :

**(3) Pourquoi les sternes du sud-ouest de l'océan Indien présentent elles des saisons de reproduction contrastées ?**

La phénologie de la reproduction des sternes, dans le sud-ouest de l'océan Indien, est abordée en relation avec les changements saisonniers d'environnement marin, afin de déterminer si la variabilité de l'environnement marin exerce un contrôle sur les périodes de reproduction des sternes. Le travail se fonde sur l'hypothèse que les sternes s'engagent dans la reproduction quand l'environnement marin, dans lequel elles vont s'alimenter, est le plus favorable pour trouver de la nourriture. Cette étude du **contrôle de la reproduction par l'environnement marin** s'appuie sur une publication réalisée durant la thèse (Jaquemet *et al*, soumis, **Annexe 7**).

**(4) Quel est, dans le canal du Mozambique, le régime alimentaire de la sterne fuligineuse en période de reproduction et quels sont les prélèvements de biomasse à l'échelle des différentes populations de sternes, par période de reproduction ?**

La suite du travail porte, naturellement, sur les relations entre ces oiseaux marins et l'environnement marin pendant leur reproduction, afin de mieux comprendre le rôle des différentes populations dans les transferts de biomasse, au sein des chaînes trophiques océaniques. L'écologie alimentaire de cette espèce, en reproduction, est tout d'abord décrite. Puis une première approximation du compartiment oiseaux marins dans les réseaux trophiques est réalisée, en se fondant sur les prélèvements de la sterne fuligineuse. Cette estimation ne considère pas les oiseaux hors reproduction. Finalement, le potentiel de l'espèce comme bio-indicateur des écosystèmes pélagiques hauturiers, soumis en particulier à la pêche industrielle, est discuté. Les résultats sur **le régime alimentaire comparé entre les trois colonies du canal du Mozambique** seront présentés dans une dernière publication (Jaquemet *et al*, en préparation, **Annexe 8**).

Les principaux résultats issus de cette étude seront synthétisés et discutés. Puis des perspectives nouvelles à développer seront envisagées.

# CHAPITRE 2

## APPROCHE MULTI-ECHELLE DE LA DISTRIBUTION ET DE L'ABONDANCE DES OISEAUX MARINS DANS LE SUD-OUEST DE L'OCEAN INDIEN

### MULTI-SCALE APPROACH OF DISTRIBUTION AND ABUNDANCE OF SEABIRDS IN SOUTH-WEST INDIAN OCEAN



**Légendes des photos de la page précédente- *Captions of the photos from the previous page***

1-Groupe de sternes fuligineuses (*Sterna fuscata*) en vol en mer – *Sooty tern (Sterna fuscata) flock in flight at sea*

Photo: S. Jaquemet / Ecomar

2- Fou à pieds rouges (*Sula sula*) d'Europa équipé d'une balise Argos et d'un enregistreur d'activité à la patte – *Red-footed booby (Sula sula) from Europa fitted with an Argos satellite transmitter and with an activity recorder on the leg*

Photo : S. Jaquemet/ Ecomar

3- Noddis bruns (*Anous stolidus*) en pêche en association avec un banc de surface de bonites (*Katsuwonus pelamis*) au large de la Réunion – *Brown Noddies (Anous stolidus) fishing in association with a surface skipjack (Katsuwonus pelamis) school off Reunion Island*

## 2.1 Introduction

La description de la structure des écosystèmes et la compréhension de leur fonctionnement nécessitent l'étude de la distribution et de l'abondance des espèces qui les peuplent (Frontier & Pichod-Viale 1998). Sur la terre ferme, les limites des écosystèmes sont souvent plus facilement repérables qu'en milieu marin (Schneider 1993). La répartition des espèces au sein des écosystèmes terrestres est, aussi plus facilement abordable, du fait de moindres difficultés à se déplacer dans le milieu. Cependant les écosystèmes marins, qui couvrent la majeure partie de la planète, revêtent un intérêt écologique majeur dans la compréhension du fonctionnement général de la biosphère (Barbault 2000). Dans le contexte actuel de crise de biodiversité liée aux changements climatiques (Chapin *et al* 2000) et de surexploitation généralisée des ressources marines (Pauly *et al* 2002, Troadec & Laubier 2003), il semble impératif de mieux appréhender la structure et le fonctionnement des écosystèmes marins, afin de mieux gérer l'exploitation des ressources et de protéger, en particulier, les espèces menacées.

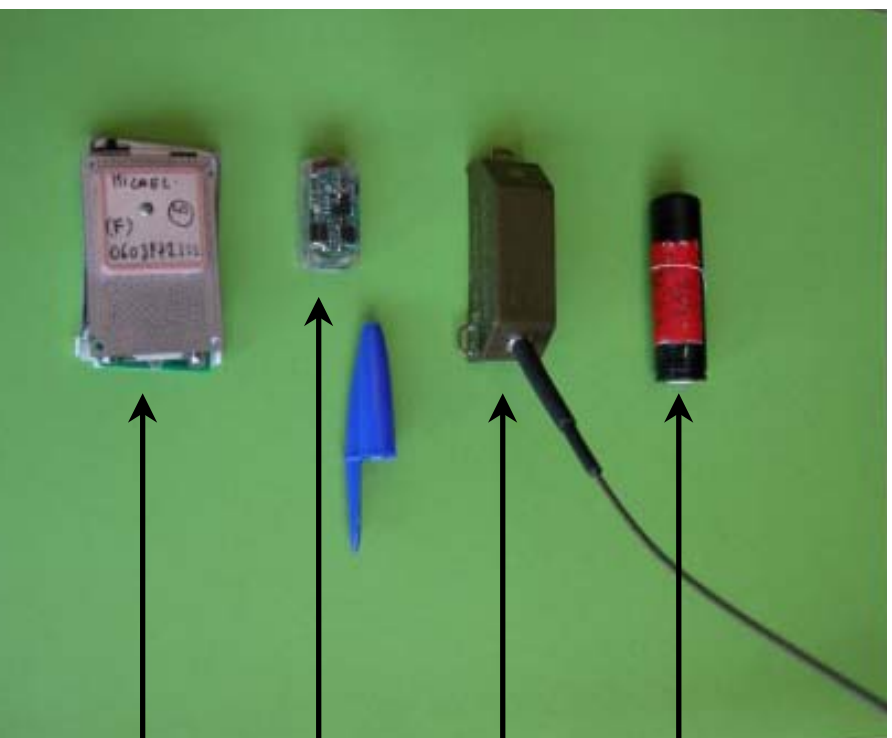
Dans le sud-ouest de l'océan Indien, la pêche thonière industrielle a connu un développement considérable depuis les années 1990 (Fonteneau 1997). Cette pêche se fonde en grande partie sur l'utilisation de radars à oiseaux embarqués à bord des bateaux de pêche à la senne (Marsac 1992b). L'utilisation des oiseaux comme moyen de détecter les bancs de thons de surface est basée sur la forte corrélation qui existe entre leur distribution et leur abondance et celles des thons. Les oiseaux sont des prédateurs marins qui sont plus faciles à étudier en mer que les poissons, qui vivent continuellement sous la surface (Ballance & Pitman 1999). Dans le sud-ouest de l'océan Indien peu d'études ont été menées sur la distribution en mer des différentes espèces d'oiseaux (e.g. Bailey 1967, Pocklington 1979). Il semble donc intéressant d'étudier leur distribution et leur abondance en mer, afin de mieux comprendre la structure et le fonctionnement des écosystèmes dans lesquels ils évoluent.

Ce chapitre aborde les processus qui influencent la répartition spatiale des individus et leur variation d'abondance, en relation avec certains facteurs physiques et biologiques de l'environnement, à différentes échelles d'espace. Plusieurs études ont déjà montré que les oiseaux marins évoluaient dans des écosystèmes soumis à des processus hiérarchiques dépendant des échelles considérées (Fauchald 1999). A macro-échelle (1000 km), les oiseaux et leur proies présentent des corrélations spatiales dans leur distribution. A micro-échelle (10 km) ces corrélations sont moins facilement mises en évidence, du fait de la mobilité des organismes dans le milieu.

Le travail porte successivement sur la distribution des oiseaux à l'échelle des grands ensembles océaniques (macro-échelle) définis précédemment : région des Seychelles, bassin des Mascareignes, sud de Madagascar et canal du Mozambique. Puis, à l'intérieur de ces grands ensembles, l'étude se focalise plus précisément sur la répartition en mer autour de leur colonie, des oiseaux des communautés de la Réunion et d'Europa. Finalement, au sein de la communauté d'Europa, l'accent est mis sur la distribution individuelle de deux espèces, le fou à pieds rouges (*Sula sula*) et la frégate du Pacifique (*Fregata minor*). L'intérêt de l'utilisation de ces différentes échelles d'étude est de mieux comprendre quels sont les facteurs qui régissent la répartition des oiseaux dans leurs habitats marins et comment les espèces interagissent entre elles. Les échelles spatiales qui sont considérées dans cette étude sont : (1) la **macro-échelle (1000km)** qui concerne la zone du sud-ouest de l'océan, (2) la **méso-échelle (10<sup>aine</sup> km)** qui concerne les structures de l'environnement à l'intérieur des différentes régions étudiées, prises individuellement (3) la **micro-échelle (10<sup>aine</sup> km)** qui définit des secteurs particuliers d'une région. Les échelles biologiques sont : (1) les assemblages d'oiseaux rencontrés à macro-échelle spatiale, (2) les communautés d'oiseaux rencontrées au sein des différentes zones d'étude, (3) les individus d'une communauté. La composition spécifique à macro-échelle caractérise la faune aviaire des grands ensembles océaniques. A méso-échelle, la distribution des individus traduit les capacités intrinsèques des espèces à se disperser en mer, lors de leur recherche alimentaire. A micro-échelle, l'étude plus fine de la distribution et de l'abondance des individus reflète les processus locaux de l'environnement, qui favorisent les oiseaux. Ce travail s'appuie sur quatre publications produites pendant la thèse (Jaquemet *et al* 2004, **Annexe 3** ; ; Jaquemet *et al*, sous presse, **Annexe 4** ; Weimerskirch *et al* 2004, **Annexe 5** ; Weimerskirch *et al* 2005a, **6**).

## 2.2 Matériels et méthodes

L'étude de la distribution et de l'abondance des oiseaux dans leur habitat marin a été réalisée, à la fois, par un travail en mer lors de campagnes océanographiques pluridisciplinaires et par un travail à terre, lors de la campagne de terrain 2003 à Europa. Des observations en mer, visant l'ensemble des oiseaux rencontrés, ont été réalisées depuis des bateaux, sans distinction de statut, d'âge ou bien de sexe entre les individus. A terre, un suivi individuel d'oiseaux équipés de dispositifs miniaturisés (**Figure 2.1**) a été menée sur des adultes, de sexe connu et en reproduction (incubation ou élevage). Ce suivi permet d'évaluer leur positionnement géographique lors de leur trajet en mer et leur position par rapport à la surface (altitude et



Accéléromètre (20g) : permet d'enregistrer simultanément la profondeur (chaque 1s), la température (1 min), l'accélération horizontale et verticale

Balise ARGOS (20g) : permet de suivre les directions de vol des oiseaux en mer

Enregistreur d'activité (6g) : enregistre les contacts avec l'eau de mer. Il permet de savoir si l'oiseau est en pêche ou posé

GPS miniaturisé (32g) : enregistre la position de l'oiseau (chaque 10s)

Figure 2.1 - Equipements déployés sur les fous à pieds rouges (*Sula sula*) et les frégates du Pacifique (*Fregata minor*) d'Europa. Les données d'accéléromètres ne concernent que les fous, elles ne font pas partie de la thèse

Devices deployed on red-footed boobies (*Sula sula*) and great frigatebirds (*Fregata minor*) from Europa. The accelerometers were fitted only on red-footed boobies. Data recorded are not included in this manuscript



profondeur). Les méthodes d'échantillonnage décrites par la suite s'appliquent à l'ensemble du chapitre.

### 2.2.1 Echantillonnage en mer

Les oiseaux marins ont été dénombrés depuis des bateaux de pêche à la palangre, par un observateur, situé sur le pont avant, équipé d'une paire de jumelles de grossissement 10\*50. Ces comptages ont eu lieu lorsque le bateau faisait route et que les conditions océaniques et climatiques étaient convenables, pour ne pas générer de biais dans l'échantillonnage. La technique d'échantillonnage était celle du transect linéaire, utilisée selon le protocole standardisé, proposé par Tasker *et al* (1984). Chaque transect constitue une unité continue d'échantillonnage indépendante des autres et se fait à une vitesse constante de déplacement du bateau. Au début et à la fin de chaque transect, la position géographique du bateau est relevée sur le GPS (*Global Positioning System*) du bateau, ainsi que le cap et la température de surface de la mer, relevés sur les instruments de bord. L'observateur surveille une bande de 500 m de large de chaque côté du bateau dans laquelle il dénombre l'ensemble des oiseaux marins. La distance de 500 m a été choisie au début des campagnes de terrain, en utilisant la méthode du *range finder* proposée par Heinemann (1981). Cette méthode permet de calculer la distance d'un oiseau par rapport à l'observateur en utilisant un pied à coulisse dont la partie supérieure vise l'oiseau et la partie inférieure la surface de la mer. Connaissant, la hauteur de l'observateur par rapport à la surface de la mer et la mesure déterminée par le pied à coulisse, il est ensuite possible, par un simple calcul trigonométrique, de déterminer la distance au bateau. L'utilisation du radar du bateau a également permis de calibrer des distances d'observation. A la suite de plusieurs séries d'observations utilisant à la fois les jumelles et les outils permettant de déterminer la distance d'observation, il a été établi que la distance maximale d'observation avec les jumelles permet une identification sûre des oiseaux jusqu'à 500m. Pour les observations autour de la Réunion, la distance maximale est de 300m, du fait de la petite taille des bateaux utilisés qui ne permettent pas une hauteur d'observation très élevée par rapport au niveau de la mer. L'heure de chaque observation d'oiseaux est également notée afin de pouvoir découper *a posteriori* ces transects, en périodes de 10 minutes, et produire un jeu de données compatible avec des analyses statistiques (Tasker *et al* 1984). Dans chaque observation, le nombre d'individus par espèce et le comportement des oiseaux sont notés. Le comportement des oiseaux est divisé en trois catégories qui sont : en vol, posé ou en pêche. Lors des observations d'oiseaux en pêche, l'éventuelle présence de

prédateurs marins de surface, tels que des poissons pélagiques (thons, dorades, etc.) ou bien des mammifères marins (dauphins, baleines, etc.) est également consignée.

### 2.2.2 Echantillonnage depuis les colonies

En 2003 à Europa, un suivi individuel d'oiseaux a été réalisé sur des fous à pieds rouges des deux sexes (*Sula sula*) et des frégates du Pacifique (*Fregata minor*) en incubation et en élevage. L'objectif était d'étudier leur distribution spatiale en mer et leur stratégie individuelle de recherche alimentaire. Ces suivis ont été réalisés à l'aide d'instruments miniaturisés permettant de localiser les individus dans les trois dimensions (latitude, longitude et altitude). Les frégates ont été équipées de balises Argos à batterie (30g) et solaire (18g), et d'altimètre (32g) ; sur les fous ont été déployés des GPS miniatures (32g), en complément des instruments précédents. En fonction de leurs vitesses de vol (lorsqu'elles sont faibles) et de leurs altitudes (lorsqu'elles sont négatives), il est possible d'estimer les périodes de pêche des individus (Hyrenbach *et al* 2002, Weimerskirch *et al* 2003). Des capteurs d'immersion (sec-humide) ont été fixés à la patte des fous pour déterminer quand ces derniers étaient en contact avec l'eau et ainsi évaluer les périodes de pêche et de repos à la surface. Les deux méthodes d'étude des oiseaux dans leur habitat océaniques sont complémentaires par les résultats qu'elles apportent. En mer, les observations en différents endroits, sous différentes conditions, permettent d'avoir une idée générale de la distribution des espèces dans le milieu. Le suivi individuel des oiseaux permet de connaître plus précisément les déplacements d'un individu.

## 2.3 Distribution et abondance des oiseaux marins à l'échelle du sud-ouest de l'océan Indien

### 2.3.1 Définition des zones d'étude

L'étude en mer des oiseaux marins s'est faite au cours de 10 campagnes océanographiques organisées par l'Institut de Recherche pour le Développement, dans le cadre des recherches sur l'écologie trophique des grands poissons pélagiques d'intérêt commercial (UR Thétis), et l'IFREMER (station-Réunion), dans le cadre du programme Dorade (**Tableau 2.1**). Ce tableau met en évidence un échantillonnage réparti sur une large zone géographique et à différentes saisons, mais présentant une grande hétérogénéité spatio-temporelle. Cependant, les résultats de ces campagnes donnent un aperçu général de la répartition spatiale des espèces, en différents secteurs du sud-ouest de l'océan Indien. Ces campagnes représentent

Tableau 2.1- Présentation des campagnes océanographiques  
*Presentation of the oceanographic cruises*

Campagne	Date	Organisateur	Zone	Observateur
Amitié 3	20-30 Novembre 2001	IRD-UR Thétis	Seychelles	S. Jaquemet
Dorade 1	10-20 Décembre 2001	IFREMER	Réunion	M. Le Corre
Amitié 4	28 janvier-08 février 2002	IRD-UR Thétis	Seychelles	M. Le Corre
Dorade 2	18-28 mars 2002	IFREMER	Réunion	S. Jaquemet
Dorade 3	7-16 mai 2002	IFREMER	Réunion	M. Le Corre
Ecotem 4	6-11 juillet 2002	IRD-UR Thétis	Réunion-Seychelles	S. Jaquemet
Ecotem 5	11 septembre-10 octobre 2002	IRD-UR Thétis	Réunion-canal Mozambique- Réunion	M. Le Corre
Dorade 4	29 octobre-8 novembre 2002	IFREMER	Réunion	S. Jaquemet
Ecotem 9	2-25 septembre 2003	IRD-UR Thétis	Réunion- canal Mozambique sud- Réunion	M. Le Corre + S. Jaquemet
Ecotem 6	27 avril-20 mai 2004	IRD-UR Thétis	Réunion-canal Mozambique nord- Réunion	C. Marteau

une étape préliminaire dans l'étude de la distribution et l'abondance des oiseaux, dans la zone sud-ouest de l'océan Indien. Il est possible de distinguer 3 grands ensembles dans lesquels les campagnes ont été réalisées (**Tableau 2.1**) : les Seychelles dans un rayon de 300 km autour des îles principales, le bassin des Mascareignes dans un rayon de 400 km autour de la Réunion et des trajets entre la Réunion et Madagascar, et le canal du Mozambique, dans ses parties nord et sud. Si ces trois zones sont replacées dans le contexte océanographique du sud-ouest de l'océan Indien, il est possible de distinguer 4 sous-ensembles qui serviront dans la suite de l'analyse. Il s'agit de : (1) la zone Seychelles, qui se situe au nord de 11°S, (2) le bassin des Mascareignes, (3) le canal du Mozambique dont la limite nord est définie par le cap d'Ambre (vers 11°S) et la limite sud par le prolongement de la côte sud-ouest malgache, et (4) le sud de Madagascar entre le bassin des Mascareignes et le canal du Mozambique (**Figure 2.2**). Cette dernière zone présente des particularités à la fois topographiques et océaniques, qui permettent de l'individualiser des deux grands ensembles qui l'enserrent. En effet, la partie sud de l'île de Madagascar est plus évasée que sa partie nord et se prolonge en mer par un plateau continental largement développé et formant un haut-fond connu sous le nom de banc de l'étoile. Cette zone est le siège d'un upwelling puissant et quasi-permanent évoqué dans le premier chapitre. Il paraît donc intéressant de distinguer cette zone de transition entre deux provinces océaniques aux circulations et aux conditions océaniques très différentes, plutôt que de créer une limite fondée essentiellement sur le trait de côte, comme dans la partie nord.

### 2.3.2 Effort d'échantillonnage

Le nombre de transects réalisés au cours des 10 campagnes en mer est de 240 et la surface totale échantillonnée est de 7869,4 km<sup>2</sup> (**Tableau 2.2**). L'effort d'échantillonnage a été le plus important dans le canal du Mozambique (43,9% de la surface totale prospectée), puis suivent par ordre décroissant, le bassin des Mascareignes (39,6%), la zone des Seychelles (12,2%) et le sud de Madagascar (4,2%). Une grande partie du canal du Mozambique a été prospectée (**Figure 2.3a**). De même, dans le bassin des Mascareignes, l'effort de prospection a été important dans tout l'ouest de la Réunion, et entre la Réunion et les deux extrémités de Madagascar. Autour des Seychelles, l'échantillonnage a été le plus conséquent autour du plateau (**Figure 2.3a**). Le sud de Madagascar a été moins prospecté que les autres zones, mais la surface échantillonnée est, néanmoins, non négligeable.

Le nombre d'observations réalisées par secteur prospecté et le nombre d'espèces différentes observées sont corrélés à l'effort d'échantillonnage ; les secteurs les plus prospectés

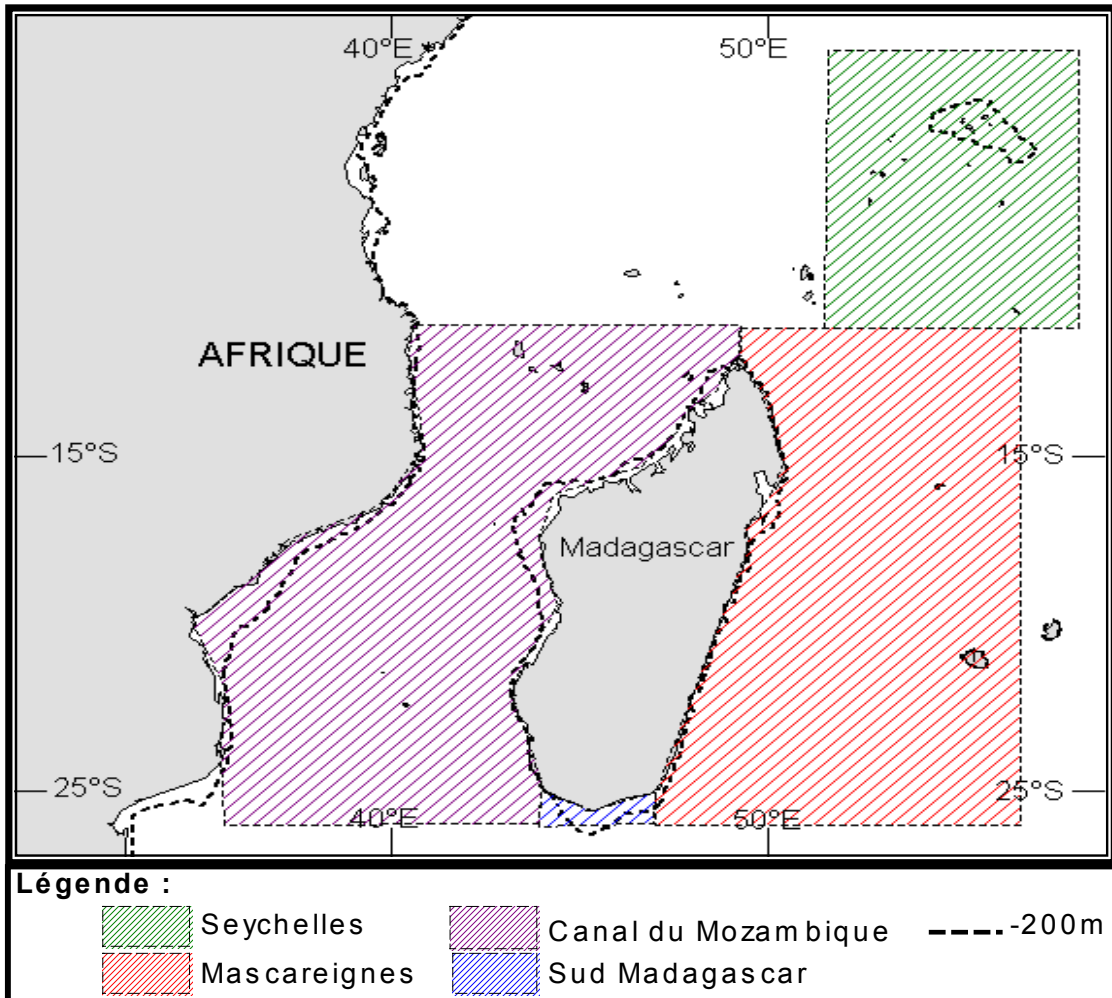


Figure 2.2- Délimitation des zones de prospection des oiseaux marins  
*Demarcation of the seabird prospecting areas*

présentent le plus grand nombre d'observations et d'espèces recensées, et inversement (**Figure 2.3b**). En revanche les densités moyennes en oiseaux, toutes espèces confondues, ne sont pas en relation avec l'effort de prospection et présentent une grande variabilité d'une zone à l'autre. Ainsi, le sud de Madagascar présente la plus forte densité en oiseaux marins et le bassin des Mascareignes la plus faible. Dans le canal du Mozambique la densité est faible et ne diffère pas significativement de celle observée dans les Mascareignes. La zone des Seychelles, finalement, a une densité moyenne en oiseaux 2,3 fois plus faible que le sud de Madagascar mais significativement plus élevée que les deux autres secteurs (**Tableau 2.2**). Cette première approche permet de distinguer les secteurs où la densité en oiseaux est plus élevée, mais où la diversité spécifique est plus faible et ceux où la densité en oiseaux est plus faible, mais où la diversité spécifique est plus grande. Il faut cependant relativiser ces premiers résultats au regard de l'effort d'échantillonnage réalisé. En effet, il est plus faible dans les secteurs où la diversité spécifique est la plus faible. L'étude détaillée de cette composition spécifique peut permettre de mieux comprendre si ces résultats présentent un fondement écologique, ou s'ils sont le fait d'un échantillonnage insuffisant.

### 2.3.3 Composition spécifique

Sur l'ensemble des zones prospectées, 3082 observations d'oiseaux ont été réalisées, totalisant 21808 individus. Ces oiseaux se regroupent en 37 espèces identifiées, auxquelles s'ajoutent 4 catégories d'individus non-identifiés qui sont : *Fregata sp.*, *Sterna sp.*, *Puffinus sp.*, et espèce(s) non-identifiée(s) (**Tableau 2.3**). L'ensemble des espèces identifiées appartiennent à 8 familles qui sont, par ordre décroissant du nombre d'espèces observées, les Sternidés (11 espèces), les Procellariidés (10), les Hydrobatidés (5), les Stercorariidés (3), les Sulidés (2), les Phaéthontidés (2), les Frégatidés (2) et les Diomedeidés (2). Les observations regroupent majoritairement des espèces tropicales (55% des espèces), mais aussi des espèces sub-antarctiques (27,5%) en hivernage. D'autres sont plus cosmopolites (12,5%) et nichent à la fois en milieu subtropical et tempéré. Finalement, deux espèces sont migratrices et viennent de la zone palé-arctique (5%).

L'espèce la plus fréquemment observée et la plus abondante sur l'ensemble des campagnes en mer est la sterne fuligineuse (*S. fuscata*), elle représente 58% du total des observations réalisées et 73,7% des effectifs totaux. Le nombre d'observations de sternes fuligineuses est le plus élevé dans toutes les zones prospectées, à l'exception des Seychelles (19,3%). Dans cette zone, les espèces les plus fréquemment observées sont le puffin du Pacifique (*Puffinus*

Tableau 2.2- Effort de prospection et observations d'oiseaux en mer, par secteurs d'étude. Les lettres différentes (a,b,c) indiquent des différences significatives entre les valeurs à  $p < 0,05$ . sd : écart-type

*Sampling effort and observations of birds at sea by studied sectors. Values with different letters are significantly different at  $p < 0.05$ . sd: standard deviation*

	Total	Canal du Mozambique	Mascareignes	Seychelles	Sud Madagascar
Nombre de transect	240	125	71	38	6
Distance parcourue (km)	7869,4	3455,4	3116,1	962,3	335,6
Surface échantillonnée (km <sup>2</sup> )	7869,4	3455,4	3116,1	962,3	335,6
Temps d'observation (h)	540 :40	242 :22	192 :23	85 :56	19 :59
Longueur moyenne transect ± sd (km)	30,9 ± 22,2	26,0 ± 19,9	41,5 ± 23,5	24,1 ± 19,7	47,9 ± 16,3
Nombre d'observations	3082	1609	835	446	192
Nombre d'espèce (catégories non-identifiée)	37 (4)	29 (1)	25 (1)	17 (3)	10
Densité moyenne ± sd	2,7 <sup>a</sup> ± 4,6	2,5 <sup>a</sup> ± 4,2	2,4 <sup>a</sup> ± 4,5	3,3 <sup>b</sup> ± 4,4	7,7 <sup>c</sup> ± 9,5

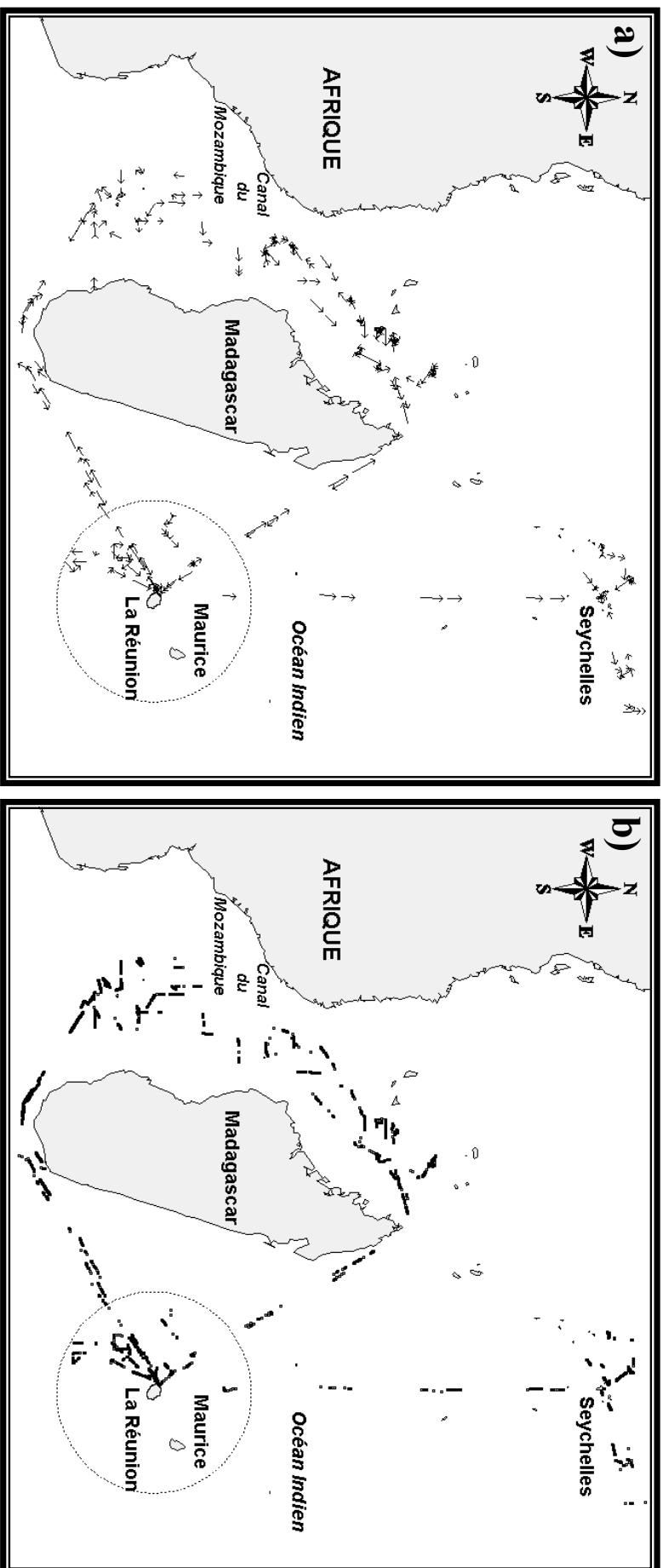


Figure 2.3- Cartes de l'ensemble des transects (a) et de l'ensemble des observations d'oiseaux (b) réalisés au cours des campagnes en mer. Le cercle représente la zone de prospection de 400 km autour de la Réunion  
*Maps of all the transects performed (a) and of all observations of seabirds during all the cruises. The circle represents the prospecting area of 400km around Reunion Island*



*pacificus*, 27,4% des observations) et le noddie brun (*Anous stolidus*, 21,3%). Les effectifs de sternes fuligineuses sont les plus importants, quelle que soit la zone prospectée.

La sterne fuligineuse, le puffin d'Audubon (*P. lherminieri*) et la sterne de Dougall (*S. dougalli*) sont les trois seules espèces qui ont été observées dans toutes les zones prospectées. Les espèces sub-antarctiques ont été observées majoritairement dans le sud de Madagascar, en moins grand nombre dans le Bassin des Mascareignes et le canal du Mozambique, mais jamais dans la zone des Seychelles. A l'inverse, peu d'espèces tropicales ont été dénombrées dans le sud de Madagascar.

### 2.3.4 Résultats généraux sur la distribution des oiseaux dans les zones d'étude

**La densité moyenne en oiseaux**, calculée par transect, est étudiée selon un gradient latitudinal entre la Réunion et les Seychelles et dans le canal du Mozambique, selon un gradient à dominante longitudinale, entre la Réunion et Madagascar et dans le sud de Madagascar et en fonction de la présence ou non du plateau, autour des Seychelles. La densité moyenne par transect est représentée graphiquement à la position centrale de chacun d'entre eux (**Figure 2.4**). Cette étude de la variabilité spatiale permet de mettre en évidence un gradient négatif de densité, de la côte vers le large. Dans le bassin des Mascareignes, les plus fortes densités sont observées près de la Réunion et près des côtes malgaches, essentiellement dans la partie nord. Dans le canal du Mozambique, du sud vers le nord, il existe une alternance de secteurs de plus ou moins forte densité. En particulier, 3 zones à forte densité se dégagent. Il s'agit de la partie sud du canal, dans les parages de l'île d'Europa et du système de hauts-fonds proche de Bassas da India, de la zone proche de Juan de Nova et de celle proche de Mayotte dans le nord du canal. Sur le trajet entre la Réunion et les Seychelles, les densités sont plus élevées entre 10°S et 15°S, dans un secteur proche de l'île d'Agalega. Autour des Seychelles, les densités sont plus élevées sur le plateau ou proche du tombant, que plus au large. Dans le sud de Madagascar, au niveau du banc de l'étoile, les densités moyennes en oiseaux sont fortes à l'ouest du cap Ste Marie et plus élevées qu'à l'est. Cette zone présente des similitudes avec la zone du plateau des Seychelles, les oiseaux étant abondants sur les secteurs où la profondeur est assez peu importante et au niveau du tombant.

**L'étude de la distance entre deux observations successives** d'oiseaux, exprimée en minute pour une vitesse moyenne de déplacement de 18km.h<sup>-1</sup>, est un autre moyen d'étudier leur

Tableau 2.3- Présentation des espèces d'oiseaux marins par nombre d'observations et d'individus recensés, au total et par secteur. Nid. : région de nidification, T : intertropicale, SA : sub-antarctique, PAL : Paléoarctique

*Presentation of the observed seabird species by number of observations and number of individuals counted for the whole area and by surveyed sectors. Nid. : breeding area, T: intertropical, SA: sub antarctic, PAL: Paleoartic*

Genre espèce	Nom vernaculaire	Famille	Nid.	Total		Canal du Mozambique		Mascareignes		Seychelles		Sud Madagascar	
				O (%)	I (%)	O (%)	I (%)	O (%)	I (%)	O (%)	I (%)	O (%)	I (%)
N= 3082 21808 1609 10380 835 6014 446 2692 192 2724													
<i>Sterna fuscata</i>	Sterne fuligineuse	Sternidés	T	58	73,7	83,4	85,9	31,6	68	19,3	31	49,5	82,2
<i>Pterodroma barau</i>	Pétrel de Barau	Procellariidés	T	8,1	1,6	0,0	0,0	29,5	5,7	0,0	0,0	2,1	0,1
<i>Puffinus pacificus</i>	Puffin du Pacifique	Procellariidés	T	6,5	4,1	0,2	<0,1	8,9	9,9	27,4	10,8	0,0	0,0
<i>Anous stolidus</i>	Noddi brun	Sternidés	T	5,0	6,3	1,2	3,0	4,9	6,0	21,3	26,4	0,0	0,0
<i>Pterodroma mollis</i>	Pétrel soyeux	Procellariidés	SA	4,9	1,3	1,6	0,4	11,1	3,6	0,0	0,0	17,7	1,5
<i>Puffinus lherminieri</i>	Puffin d'Audubon	Procellariidés	T	4,7	1,6	0,9	0,2	7,8	3,6	14,3	4,6	0,5	<0,1
<i>Sula sula</i>	Fou à pieds rouges	Sulidés	T	3,4	3,1	5,2	6,3	0,1	<0,1	4,3	1,2	0,0	0,0
<i>Phaethon lepturus</i>	Paille en queue à brins blancs	Phaethontidés	T	3,1	0,5	1,4	0,2	4,9	0,8	7,4	1,7	0,0	0,0
<i>Gygis alba</i>	Sterne blanche	Sternidés	T	2,2	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	15,2	4,3	0,0	0,0
<i>Anous tenuirostris</i>	Noddi à bec grêle	Sternidés	T	1,8	2,2	0,2	0,1	0,4	0,5	10,8	16,5	0,0	0,0
<i>Fregetta tropica</i>	Océanite à ventre noir	Hydrobatidés	SA	1,6	0,3	0,3	0,1	5,1	0,8	0,4	0,1	0,0	0,0
<i>Fregata minor</i>	Frégate du Pacifique	Frégatidés	T	1,5	0,3	2,2	0,5	0,0	0,0	2,2	0,8	0,0	0,0

<i>Oceanodroma monorhis</i>	Océanite de Swinhoe	Hydrobatidés	Autre	1,1	0,2	1,6	0,3	0,0	0,0	1,6	0,6	0,0	0,0
<i>Sterna dougalli</i>	Sterne de Dougall	Sternidés	Autre	1,0	2,7	0,3	1,8	0,6	0,1	0,4	0,1	9,9	14,2
<i>Bulweria bulwerii</i>	Pétrel de Bulwer	Procellariidés	Autre	1,0	0,1	0,8	0,1	1,9	0,3	0,0	0,0	1,0	0,1
<i>Diomedea cauta</i>	Albatros à cape blanche	Diomedeidés	SA	0,8	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	13,5	1,6
<i>Daption capense</i>	Damier du Cap	Procellariidés	SA	0,6	0,1	1	0,2	0,2	<0,1	0,0	0,0	1,0	0,1
<i>Fregata spp.</i>	Frégates non identifiées	Frégatidés	T	0,6	0,2	1,2	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Sterna anaethetus</i>	Sterne bridée	Sternidés	T	0,6	0,1	0,1	<0,1	0,0	0,0	3,8	1,1	0,0	0,0
<i>Bulweria fallax</i>	Pétrel de Jouanin	Procellariidés	T	0,4	0,1	0,3	>0,1	0,2	<0,1	0,9	0,1	0,0	0,0
<i>Fregetta grallaria</i>	Océanite à ventre blanc	Hydrobatidés	SA	0,3	0,1	0,2	<0,1	0,8	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Oceanites oceanicus</i>	Océanite de Wilson	Hydrobatidés	SA	0,3	<0,1	0,1	<0,1	1,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Phaethon rubricauda</i>	Paille en queue à brins rouges	Phaéthonidés	T	0,3	0,1	0,4	0,1	0,4	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Catharacta lonnbergi</i>	Labbe brun	Stercorariidés	SA	0,2	<0,1	0,1	<0,1	0,6	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Diomedea chlororhynchos</i>	Albatros à bec jaune	Diomedeidés	SA	0,2	>0,1	0,0	0,0	0,1	<0,1	0,0	0,0	3,1	0,2
<i>Sterna hirundo</i>	Sterne pierregarin	Sternidés	Autre	0,2	0,1	0,4	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Sula dactylatra</i>	Fou masqué	Sulidés	T	0,2	<0,1	0,1	<0,1	0,0	0,0	0,9	0,2	0,0	0,0
<i>Pterodroma macroptera</i>	Pétrel noir	Procellariidés	SA	0,2	<0,1	0,0	0,0	0,6	0,1	0,0	0,0	0,5	<0,1
<i>Spp.</i>	Non identifiée			0,2	<0,1	0,0	0,0	0,2	<0,1	0,7	0,1	0,0	0,0
<i>Pelagodroma marina</i>	Océanite frégate	Hydrobatidés	SA	0,2	<0,1	0,1	<0,1	0,4	<0,1	0,0	0,0	0,0	0,0

<i>Stercorarius pomarinus</i>	Labbe pomarin	Stercorariidés	PAL	0,2	<0,1	0,0	0,6	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Sterna spp.</i>	Sterne non identifiée	Sternidés	T	0,2	<0,1	0,0	0,0	0,0	1,1	0,2	0,0	0,0	0,0
<i>Sterna bengalensis</i>	Sterne voyageuse	Sternidés	T	0,1	<0,1	0,1	0,1	<0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Puffinus carneipes</i>	Puffin à pieds pâles	Procellariidés	SA	0,1	<0,1	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Sterna bergii</i>	Sterne huppée	Sternidés	T	0,1	<0,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Pseudobulweria atterima</i>	Pétrel noir de Bourbon	Procellariidés	T	0,1	<0,1	0,0	0,2	<0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Puffinus sp.</i>	Puffin non identifié	Procellariidés	T	0,1	<0,1	0,0	0,0	0,0	0,4	<0,1	0,0	0,0	0,0
<i>Fregata ariel</i>	Frégate ariel	Frégatidés	T	0,1	<0,1	0,1	0,0	0,0	0,1	<0,1	0,0	0,0	0,0
<i>Sterna albifrons</i>	Sterne naine	Sternidés	Autre	<0,1	<0,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Stercorarius parasicus</i>	Labbe parasite	Stercorariidés	PAL	<0,1	<0,1	0,0	0,1	<0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Sterna sumatrana</i>	Sterne diamant	Sternidés	T	<0,1	<0,1	0,0	0,0	0,0	0,2	<0,1	0,0	0,0	0,0

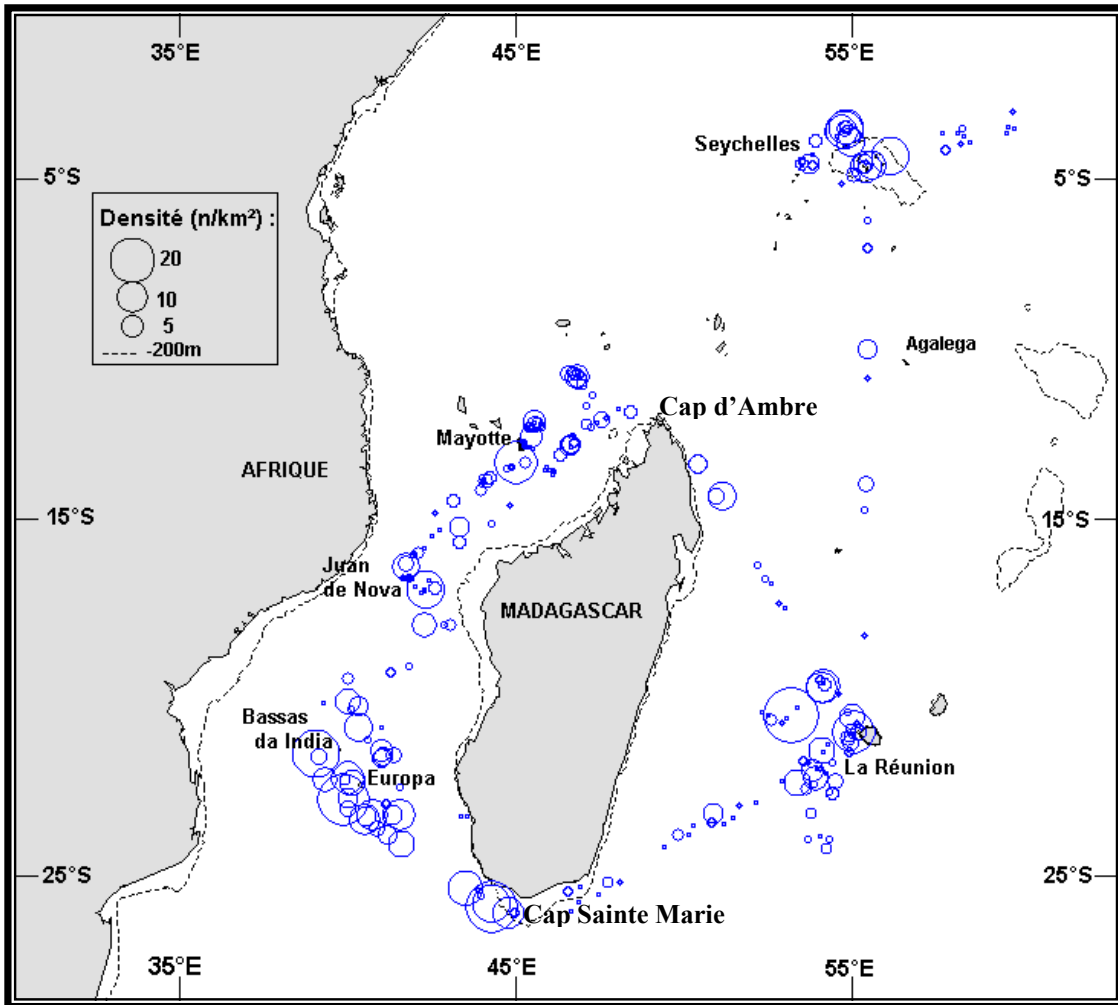


Figure 2.4-Densité moyenne en oiseaux par transect  
*Mean seabird density by transect*

distribution dans le milieu marin (**Figure 2.5**). Les résultats suggèrent une répartition sur une grande partie du domaine océanique, avec une tendance à l'agrégation des individus. L'écart entre deux observations successives est le plus souvent (18%) inférieur à une minute (environ 310m) et dans 75% des cas inférieur à onze minutes (environ 3400m). Ceci indique que les observations se font tout au long des transects, le plus souvent à intervalle de temps rapproché. Les oiseaux se répartissent donc sur l'ensemble du domaine océanique prospecté. Néanmoins, le temps entre deux observations successives est supérieur à cinq minutes (1540m) dans la moitié des cas. Ainsi, la présence d'un oiseau ou d'un groupe conditionne la présence d'un autre individu ou groupe. Mais parfois, ces observations ne semblent plus corrélées, quand le temps entre des observations successives est trop élevé. Ceci suggère qu'à une première échelle (< 1540m), la distribution des oiseaux semble uniforme, mais qu'à échelle spatiale supérieure, les oiseaux se distribuent en taches de concentration.

Au sein des quatre secteurs, la distribution des observations n'est pas la même. Les observations d'oiseaux ont tendance à être significativement plus espacées dans le temps dans le bassin des Mascareignes que dans le sud de Madagascar et autour des Seychelles (tests de Kolmogorov-Smirnov  $p < 0,05$ ). De même, les observations successives sont significativement plus rapprochées dans le sud de Madagascar que dans le canal du Mozambique (test Kolmogorov-Smirnov  $p < 0,01$ ). Finalement, la distribution des observations successives ne diffère pas entre les Seychelles et le sud de Madagascar. Ainsi les taches de concentrations en oiseaux autour des Seychelles et dans le sud de Madagascar seraient plus larges que celles observées dans le canal du Mozambique et le bassin des Mascareignes. Ce dernier présenterait la distribution la plus hiérarchisée, avec des regroupements d'oiseaux moins étendus et plus distants les uns des autres.

**Concernant la variation locale d'abondance**, les comptages ont montré que le nombre d'oiseaux recensés par observation peut être très variable et dépend en particulier de leur activité. Ainsi, dans toutes les zones, le nombre d'individus est significativement plus élevé lorsque les oiseaux sont en pêche (**Tableau 2.4**). Dans cette catégorie, les oiseaux sont dans toute les zones, à l'exception du canal du Mozambique (test de Mann-Whitney  $> 0.05$ ), beaucoup plus nombreux lorsqu'ils sont associés avec des prédateurs marins de surface, que lorsqu'ils ne le sont pas. Parmi ces associations, celles observées avec les bancs de poissons de surface sont les plus nombreuses ( $> 75\%$ ), en particulier avec les thons de surface (94 % des poissons), et le nombre moyen d'oiseaux en pêche est le plus élevé (**Figure 2.6**). Les associations avec les mammifères marins étaient moins nombreuses, mais les oiseaux en

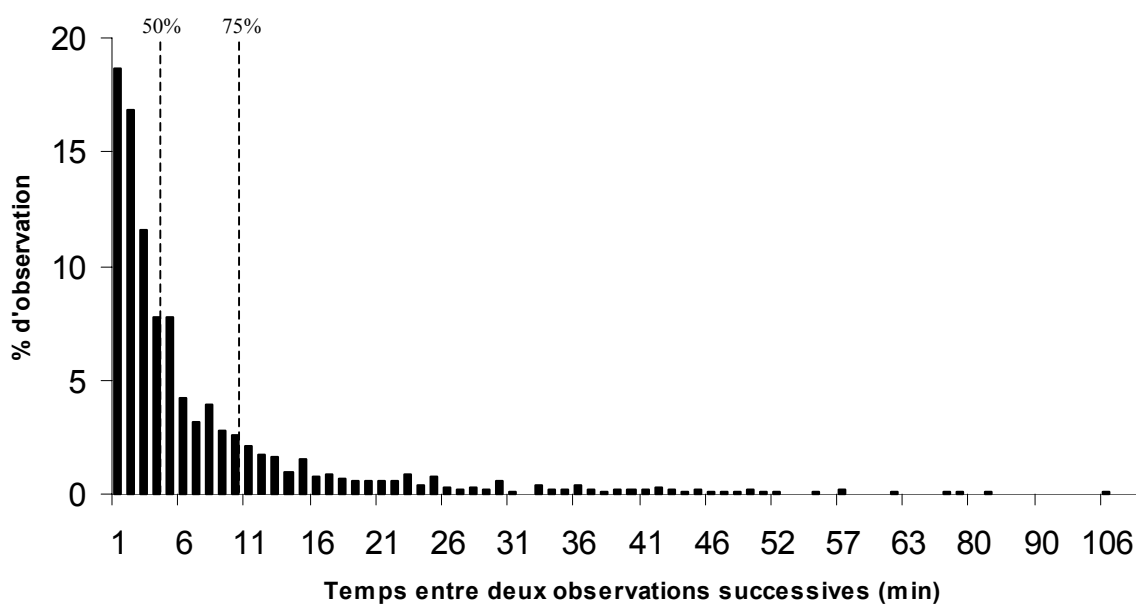


Figure 2.5- Distribution des intervalles de temps entre deux observations successives, en pourcentage, pour l'ensemble des transects

*Distribution of the time lags between two consecutive observations, in percentage, for all transects*

Tableau 2.4- Nombre moyen ( $\pm$  écart-type) d'individus par observation en fonction de l'activité

*Mean number ( $\pm$  standard deviation) of individuals according to the activity*

	En vol ou posé		En pêche		
		total	en association	banc monosp.	banc multisp.
Total	3,5 $\pm$ 9,6	48,7 $\pm$ 62,5	58,9 $\pm$ 76,9	31,6 $\pm$ 44,0	87,3 $\pm$ 79,1
Canal du Moz.	3,6 $\pm$ 9,1	40,6 $\pm$ 55,6	38,7 $\pm$ 53,7	28,3 $\pm$ 46,5	83,9 $\pm$ 64,6
Mascareignes	3,0 $\pm$ 9,9	69,5 $\pm$ 80,1	111,5 $\pm$ 111,2	35,2 $\pm$ 45,3	102,6 $\pm$ 92,4
Seychelles	3,3 $\pm$ 11	32,4 $\pm$ 59,0	97,4 $\pm$ 106,8	18,9 $\pm$ 31,4	56,6 $\pm$ 86,0
Sud Madagascar	5,1 $\pm$ 8,8	72 $\pm$ 43,1	81,2 $\pm$ 40,6	59,8 $\pm$ 32,9	108,7 $\pm$ 51,7

pêche étaient également nombreux. Les oiseaux en pêche autour d'objets flottants ont été rarement observés et leur abondance est alors faible. La taille des bancs plurispécifiques est significativement plus élevée que celle des bancs monospécifiques, dans tous les secteurs (**Tableau 2.4**).

Le nombre moyen d'oiseaux en vol, par observation, est le plus faible dans le bassin des Mascareignes et le nombre d'oiseaux en pêche est parmi les plus élevés, quelle que soit la nature des bancs. Dans le sud de Madagascar, le nombre d'oiseaux en vol et pêche est élevé et concorde avec les fortes densités observées.

Cette analyse préliminaire à multi-échelle spatiale a permis de mettre en évidence quelques caractéristiques de la distribution et l'abondance des oiseaux marins dans le sud-ouest de l'océan Indien. L'étude plus approfondie de certains aspects de leur répartition spatiale va maintenant être développée, par zone, afin de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents de la distribution spatiale des différentes espèces.

### 2.3.5 Etude par zone

**Le canal du Mozambique** est la zone qui a été la plus échantillonnée. Cet échantillonnage a couvert une grande surface, mais pendant une période réduite. En effet, la partie sud du canal a été couverte lors de deux campagnes en mer effectuées en septembre 2002 et 2003, à la fin de l'hiver austral. La partie nord a été également échantillonnée lors de deux campagnes, l'une en mai, au début de l'hiver, l'autre en septembre, à la fin de l'hiver (**Tableau 2.5**). Cette partie nord, qui a été la plus prospectée, présente un nombre d'espèces recensées supérieur à la partie sud. En revanche, les densités moyennes en oiseaux sont significativement plus faibles que dans la partie sud. De même, les bancs d'oiseaux en pêche sont significativement plus grands, au sud qu'au nord du canal, qu'ils soient en association ou pas (tests de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ). Sur l'ensemble des espèces recensées dans le canal du Mozambique, 13 sont communes à la partie nord et la partie sud (**Tableau 2.6**). L'espèce la plus fréquemment rencontrée et la plus abondante dans les deux zones est la sterne fuligineuse, qui représente plus de 73% des observations et 85% des effectifs totaux. Les autres espèces importantes diffèrent entre les zones ; les Sternidés, autres que la sterne fuligineuse sont rencontrés principalement dans la partie nord à l'exception de la sterne de Dougall (*Sterna dougalli*). Dans la partie sud du canal, les autres espèces abondantes sont les fous à pieds rouges et les frégates du Pacifique. Certaines espèces de la région sub-antarctique, telles que les pétrels



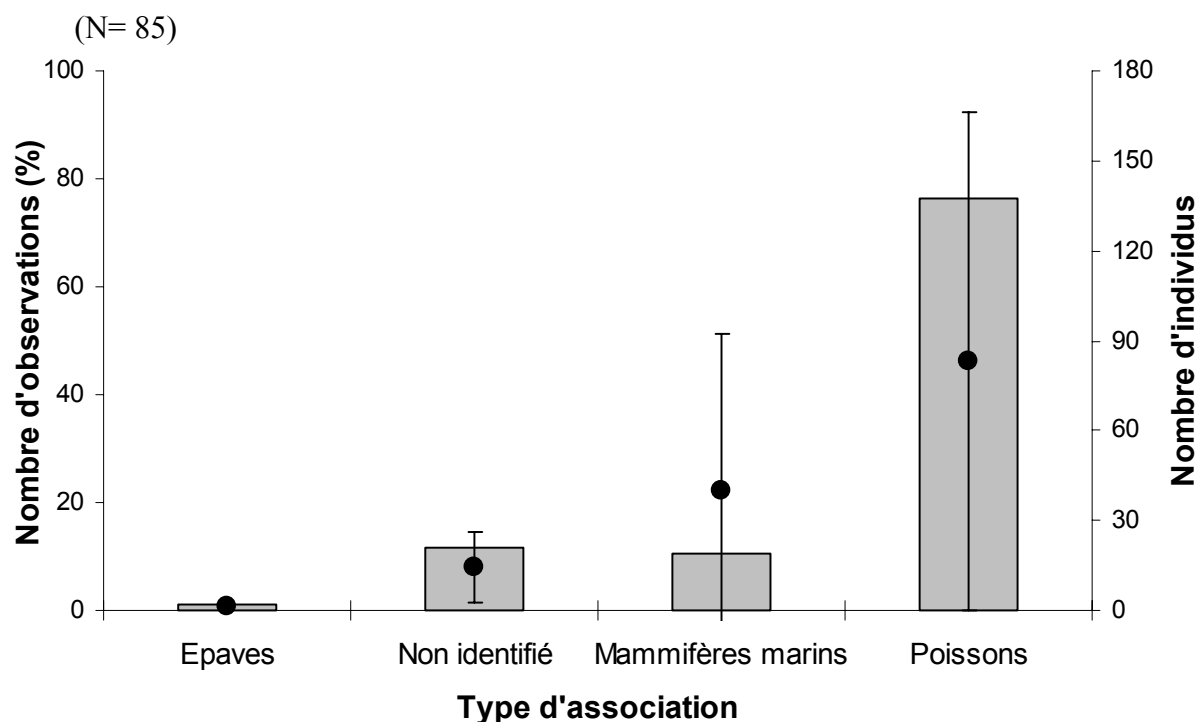


Figure 2.6- Importance relative des types d'association (histogrammes) et nombre moyen ( $\pm$  écart type) d'oiseaux en pêche (ronds)

*Relative importance of the nature of the association (histograms) and the mean number ( $\pm$  standard deviation) of fishing seabirds (dots)*

Tableau 2.5-Différence d'échantillonnage et de densité totale en oiseaux entre la partie nord et sud du canal du Mozambique. a : différence significative à  $p < 0,05$

*Difference in the sampling effort and in the density of birds between the northern and the southern part of the Mozambique channel. a: significant difference at  $p < 0.05$*

	Nord	Sud
Périodes échantillonnage	Septembre 2002, 2003	Septembre 2002, Mai 2004
Nombre de transects	90	35
Surface échantillonnée (km <sup>2</sup> )	2073,2	1382,2
Nombre d'espèces	24	18
Densité moyenne (indiv.km <sup>-2</sup> )	1,4 $\pm$ 2,8	5,2 $\pm$ 5,6 <sup>a</sup>

soyeux et les damiers du Cap, sont également présentes en grand nombre, dans le secteur sud du canal.

Le nombre d'observations réalisées et d'individus dénombrés par espèces dans la partie nord du canal ne diffèrent pas significativement entre les mois de septembre 2002 et mai 2004 (tests de Wilcoxon  $p > 0,05$ ). La sterne fuligineuse est toujours l'espèce la plus abondante et 40% des espèces sont présentes aux deux périodes. Les espèces qui ne sont pas communes aux deux périodes sont des espèces annexes, dont le nombre d'observations et d'individus est toujours inférieur à 3% du total (i.e.  $< 9$  individus).

Dans la partie sud du canal du Mozambique, le cortège d'espèces observées au mois de septembre 2002 et 2003 présente des différences significatives de composition et d'effectif (tests de Wilcoxon  $p < 0,05$ ). La sterne fuligineuse est l'espèce dominante avec plus de 85% des observations et 80% des effectifs. En revanche, les espèces communes aux deux années ne représentent que 27% du nombre total d'espèces ; soit 5 espèces qui sont, en plus de la sterne fuligineuse, le fou à pieds rouges, la frégate du Pacifique, la sterne de Dougall et le pétrel soyeux. Comme dans la partie nord du canal, les espèces qui diffèrent d'une année à l'autre ne sont que des espèces annexes, dont les effectifs sont relativement faibles.

**Dans le bassin des Mascareignes**, les campagnes en mer réalisées sont de deux types : celles qui se sont déroulées autour de la Réunion ( $< 400\text{km}$ , essentiellement les campagnes du programme Dorade) et celles qui ont traversé le bassin des Mascareignes de la Réunion au nord ou au sud de Madagascar. Les campagnes se sont déroulées à différents mois de l'été et l'hiver austral.

L'ensemble des espèces rencontrées (25) dans le bassin des Mascareignes ont été observées en hiver austral (mai à octobre). En revanche, 12 (+1 catégorie non identifiée) d'entre elles seulement ont été rencontrées en été austral (novembre à avril) (**Tableau 2.7**). Ces espèces sont en majorité des espèces tropicales ( $> 84\%$ ) , auxquelles s'ajoutent deux espèces sub-antarctiques.

Le plus grand nombre d'espèces (80%) a été observé dans la partie sud du bassin ( $< 20^\circ\text{S}$ ) et 46% d'entre elles dans tout le bassin (**Tableau 2.7**). Les espèces qui ont été observées uniquement dans la partie sud du bassin sont toutes originaires de la zone sub-antarctique. Finalement, 10 espèces sont présentes toute l'année, dans l'ensemble du bassin et la plupart d'entre elles sont des espèces tropicales (60%).

Les deux principales espèces recensées dans le bassin des Mascareignes sont la sterne fuligineuse et le pétrel de Barau. L'étude de la saisonnalité de leur fréquence d'observation

Tableau 2.6- Nombre d'observations et d'individus des espèces rencontrées dans le nord et le sud du canal du Mozambique (en gris les espèces communes aux deux parties)

*Number of observations and individuals per species met in the northern and southern part of the Mozambique Channel (greyed are common species of the two parts)*

N=	Nord		Sud	
	524 Observations (%)	3318 Individus (%)	1085 Observations (%)	7062 Individus (%)
Noddi brun	<b>3,6</b>	<b>9,4</b>	0,0	0,0
Noddi à bec grêle	0,6	0,3	0,0	0,0
Pétrel de Bulwer	1,7	0,3	0,4	0,1
Pétrel de Jouanin	1,0	0,2	0,0	0,0
Labbe brun	0,2	< 0,1	0,1	< 0,1
Damier du Cap	0,0	0,0	1,5	0,3
Frégate ariel	0,0	0,0	0,1	< 0,1
Océanite à ventre blanc	0,0	0,0	0,3	0,0
Frégate du Pacifique	1,0	0,4	<b>2,9</b>	<b>0,6</b>
Frégate non-identifiée	0,4	0,1	<b>1,6</b>	<b>0,7</b>
Océanite à ventre noir	0,8	0,2	0,1	< 0,1
Océanite de Swinhoe	<b>3,4</b>	<b>0,7</b>	0,7	0,2
Océanite de Wilson	0,4	0,1	0,0	0,0
Puffin à pieds pâles	0,0	0,0	0,3	< 0,1
Paille en queue à brins blancs	<b>2,7</b>	<b>0,4</b>	0,7	0,1
Puffin d'Audubon	<b>2,3</b>	<b>0,5</b>	0,3	< 0,1
Océanite frégate	0,2	< 0,1	0,1	< 0,1
Puffin soyeux	0,0	0,0	<b>2,3</b>	<b>0,6</b>
Puffin du Pacifique	0,6	0,1	0,0	0,0
Paille en queue à brins rouges	1,0	0,2	0,1	< 0,1
Fou masqué	0,4	0,1	0,0	0,0
Sterne fuligineuse	<b>73,5</b>	<b>86,3</b>	<b>88,2</b>	<b>85,7</b>
Fou à pieds rouges	1,5	0,3	<b>7,0</b>	<b>9,1</b>
Sterne bridée	0,2	< 0,1	0,0	0,0
Sterne naine	0,2	0,1	0,0	0,0
Sterne huppée	0,4	0,1	0,0	0,0
Sterne voyageuse	0,4	0,1	0,0	0,0
Sterne de Dougall	0,2	< 0,1	0,4	2,6
Sterne pierregarin	1,1	0,4	0,0	0,0

Tableau 2.7- Présence (1) et absence des différentes espèces dans le bassin des Mascareignes en fonction de la saison et de la latitude. En grisé les espèces présentes toute l'année et sur l'ensemble du bassin

*Presence (1) and absence of the different species in the Mascareignes Basin according to the season and the latitude. Greyed are species present all year round and in the whole basin*

Espèce	Eté (Novembre-Avril)	Hiver (Mai-Octobre)	Nord ( $< -20^{\circ}50'$ )	Sud ( $> -20^{\circ}50'$ )
Noddi brun	1	1	1	1
Noddi à bec grêle	1	1		1
Pétrel de Bulwer	1	1	1	1
Pétrel de Jouanin		1	1	
Labbe brun	1	1	1	1
Albatros à bec jaune		1		1
Damier du Cap		1		1
Océanite à ventre blanc		1		1
Océanite à ventre noir		1	1	1
Océanite de Wilson	1	1	1	1
Pétrel noir de Bourbon	1	1		1
Pétrel de Barau	1	1	1	1
Paille en queue à brins blancs	1	1	1	1
Puffin d'Audubon	1	1	1	1
Océanite frégate		1		1
Pétrel noir		1		1
Pétrel soyeux		1		1
Puffin du Pacifique	1	1	1	1
Paille en queue à brins rouges		1	1	
Sterne fuligineuse	1	1	1	1
Labbe pomarin		1	1	1
Labbe parasite		1	1	
Fou à pieds rouges		1	1	
Sterne voyageuse		1	1	
Sterne de Dougall	1	1	1	1
Espèce non-identifiée	1	1	1	1

autour de la Réunion, dans un rayon d'environ 400km, permet de mettre en évidence leur variation d'abondance au cours de l'année (**Figure 2.7**). Le pétrel de Barau était plus abondant autour des côtes réunionnaises depuis la fin de l'hiver austral (septembre) jusqu'à la fin de l'été (mars) et moins abondant pendant les mois de l'hiver (mai, juillet). La sterne fuligineuse était elle plus abondante pendant les mois d'hiver (mai, juillet, septembre) et relativement moins abondante en hiver (octobre, mars), à l'exception du mois de décembre 2001. Les autres espèces présentes toute l'année n'avaient pas de signaux saisonniers aussi bien définis.

**La zone des Seychelles** a été beaucoup moins échantillonnée que le canal du Mozambique et le bassin des Mascareignes. La surface prospectée est faible et la majeure partie des transects ont été réalisés en été austral, à l'exception des trois réalisés au mois de juillet 2002, lors du trajet entre la Réunion et Mahé, l'île principale des Seychelles. Les Seychelles présentent deux caractéristiques morphologiques intéressantes, qui sont d'une part un nombre d'îles et îlots importants et d'autre part l'existence d'une zone de haut-fond, appelé plateau des Seychelles, qui contient les îles principales. Ce plateau est à peu près l'équivalent d'un plateau continental peu profond (inférieur à 200m), mais sans talus.

Les observations d'oiseaux ont lieu sur le plateau et autour du plateau. Il paraît donc intéressant d'étudier l'influence potentielle de ce plateau sur la distribution et l'abondance des oiseaux. Les densités moyennes en oiseaux par transects sont plus élevées et plus variables sur le plateau ( $5,7 \pm 5,5$ ) que hors du plateau ( $2,9 \pm 4,1$ ). Elles ne présentent cependant pas de différences significatives (test de Mann-Whitney :  $U = 74$ ,  $p = 0,121$ ). En revanche, la diversité spécifique par transect sur le plateau est significativement plus élevée ( $6,1 \pm 1,1$ ) que hors du plateau ( $4,2 \pm 1,8$ ) (test de Mann-Whitney,  $U = 46$ ,  $p = 0,009$ ), alors que la surface moyenne échantillonnée par transect ne diffère pas entre les 2 zones ( $12,9 \pm 3,7\text{km}^2$  ;  $15,5 \pm 13,4\text{km}^2$ ) (test de Mann-Whitney  $U = 115$ ,  $p = 0,970$ ). En revanche, la surface totale prospectée hors du plateau est plus grande que sur le plateau.

L'étude des comportements de pêche des oiseaux marins permet de mettre en évidence, d'une part, des associations particulières entre certaines espèces d'oiseaux et de prédateurs marins et d'autre part en fonction du secteur considéré (plateau ou large) (**Tableau 2.8**). Ainsi, les associations avec des bancs de petits pélagiques (maquereaux) ont été observées exclusivement sur le plateau et ne concernaient que les noddis à bec grêle. Les associations avec les dauphins et les thons jaunes ont été exclusivement observées hors du plateau. Les

Tableau 2.8- Occurrence des différentes espèces d'oiseaux marins en pêche en association avec des prédateurs, en fonction de la zone

*Occurrence of the different seabird species fishing in association marine predatory schools, according to the area*

Zone	Prédateurs (nombre d'observations)	Espèces d'oiseaux	% occurrence
Plateau	Maquereau ( <i>Rastrelliger kanagurta</i> , n=4)	Noddi à bec grêle	100
		Sterne blanche	100
		Puffin d'Audubon	50
		Noddi brun	25
Mer	Dauphins ( <i>Lagonodelphis hosei</i> , <i>Tursiops truncatus</i> , <i>Grampus griseus</i> , n=4)	Sterne fuligineuse	100
		Noddi brun	100
		Fou à pieds rouges	66
		Puffin du Pacifique	33
		Frégate du Pacifique	33
		Sterne blanche	33
	Thons jaunes ( <i>Thunnus albacares</i> , n=3)	Fou à pieds rouges	66
		Puffin du Pacifique	33
		Frégate du Pacifique	33
		Sterne blanche	33

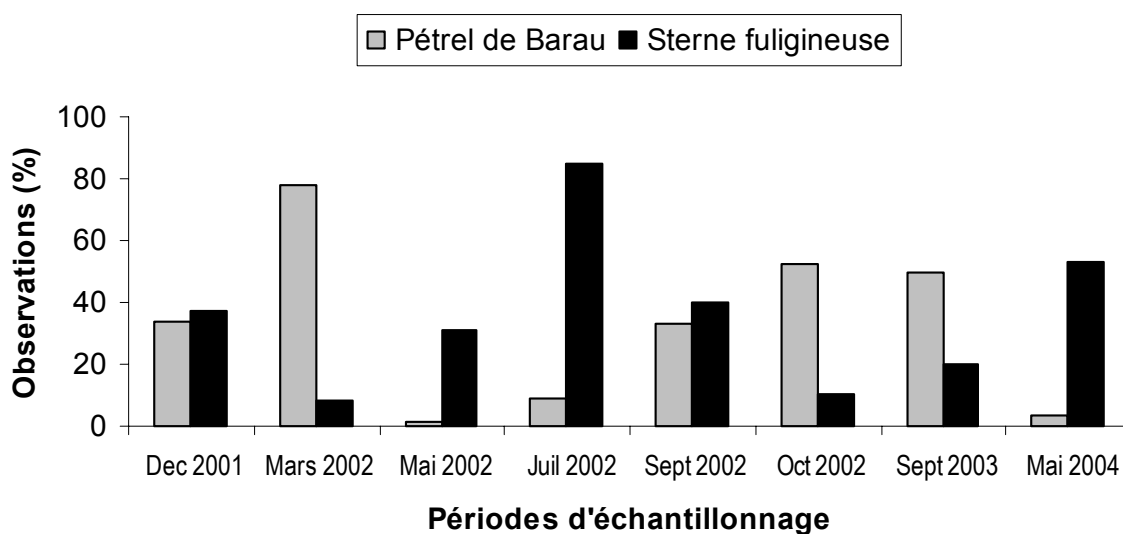


Figure 2.7- Nombre d'observations de pétrels de Barau et de sternes fuligineuses en pourcentage du total des observations pour les différentes périodes d'échantillonnage autour de la Réunion (< 400km)

*Number of observations of Barau's petrels and sooty terns expressed as a percentage of all observations for the different sampling periods around Reunion Island (< 400km)*

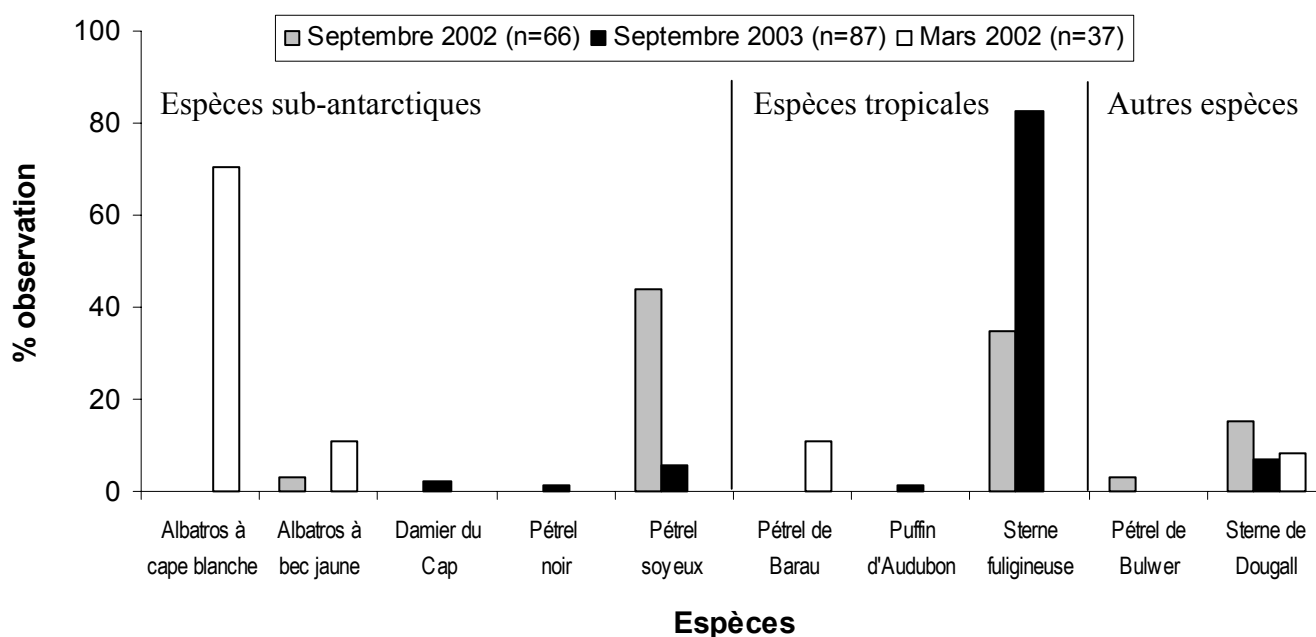


Figure 2.8- Nombre d'observations (%) des différentes espèces dans le sud de Madagascar  
*Number of observations (%) of the different species in the south of Madagascar*

sternes blanches sont présentes dans tous les bancs en association avec les dauphins ; les puffins d'Audubon et les noddis bruns sont les autres espèces observées dans ces associations. Finalement les associations avec les thons de surface, qui sont les moins nombreuses, sont celles qui regroupent le plus d'espèces. Les sternes fuligineuses et les noddis bruns sont présents dans toutes ces associations, les autres espèces concernées étant les fous à pieds rouges, les frégates et puffins du Pacifique et les sternes blanches. Les sternes fuligineuses et les noddis bruns sont les plus abondants dans ces associations, les autres espèces représentant moins de 4% du nombre total d'oiseaux en pêche.

**Le sud de Madagascar** est la plus petite zone prospectée et celle qui a été le moins échantillonnée. Les observations ont été réalisées en mars 2002, en septembre 2002 et 2003. Les espèces observées en mars et en septembre sont différentes, à l'exception des albatros à bec jaune et des sternes de Dougall qui sont présents aux deux saisons (**Figure 2.8**). Seules les sternes de Dougall ont été observées au cours des trois périodes d'échantillonnage. En mars, la diversité spécifique est plus faible qu'en septembre et les espèces les plus abondantes sont les albatros ; en septembre les espèces dominantes sont les sternes fuligineuses, les sternes de Dougall et les pétrels soyeux. Les autres espèces observées dans la zone sont peu abondantes et ne sont présentes qu'à une des trois périodes d'échantillonnage.

### 2.3.6 Discussion sur la distribution spatiale multi-échelle

Ce travail d'observation des oiseaux en mer vient compléter et réactualiser les précédentes études réalisées dans l'océan Indien occidental par Bailey (1967), Gill (1970) et Pocklington (1979), en particulier. Il apporte des informations nouvelles sur le canal du Mozambique et le sud de Madagascar, qui n'avaient pas été étudiés par ces auteurs. La couverture spatiale et temporelle relativement faible des différentes zones rend difficile d'une part les comparaisons entre les différentes zones et d'autre part l'étude saisonnière de la composition spécifique des communautés d'oiseaux au sein d'une zone. Le nombre restreint d'échantillons nécessite de considérer prudemment les résultats obtenus. Cependant, les résultats sur les facteurs influençant la distribution et l'abondance des oiseaux en mer sont en accord avec ceux précédemment proposés par différents auteurs (Hunt 1990, Ballance *et al* 1997, Spear *et al* 2001) et revus par Hunt *et al* (1999). Ainsi les oiseaux sont plus abondants proche des côtes et dans les zones qui favorisent les agrégations de proies.



**Les espèces recensées** au cours du travail en mer sont majoritairement celles qui ont déjà été observées dans l’océan Indien occidental (Bailey 1967, Gill 1970, Pocklington 1979, Stahl & Bartle 1991). Il s’agit principalement d’espèces pantropicales, auxquelles s’ajoutent une part importante d’espèces venues de la région sub-antarctique et quelques espèces migratrices issues de l’hémisphère nord. La composition spécifique observée dans le sud du canal du Mozambique à la même période durant deux années successives, et autour de la Réunion et dans le nord du canal, à différentes périodes de l’année, mettent en évidence l’existence de communautés d’oiseaux résidents et d’espèces visiteuses, comme décrit précédemment pour la zone des Seychelles et des Mascareignes (Bailey 1968, Gill 1970). Ces espèces résidentes sont celles qui nichent sur Europa (Le Corre & Jouventin 1997), les côtes malgaches (Le Corre & Jaquemet 2005, **Annexe 1**), ou à la Réunion (Barré *et al* 1996). Le temps de résidence sur l’île peut être temporaire comme pour les sternes fuligineuses (Le Corre 2001) dont les juvéniles à l’envol sont connus pour effectuer des migrations importantes (Robertson 1969). Les espèces visiteuses sont principalement issues des latitudes sud (Barré *et al* 1996). Elles se rencontrent essentiellement au sud de 15-20°S. Cette limite latitudinale correspond dans le canal du Mozambique aux limites géographique et hydrologique entre la partie sud et nord du canal et dans le bassin des Mascareignes à la limite méridionale du courant sud équatorial (Swallow *et al* 1988). Ces zones sud du canal du Mozambique et du bassin des Mascareignes sont investies en hiver par des eaux froides qui remontent du sud depuis la zone sub-antarctique (Pocklington 1979, Villacastin-Herrero *et al* 1996) et constituent, par conséquent, un continuum dans l’habitat des espèces des hautes latitudes. Le nombre important d’individus parfois, dans les parties le sud de Madagascar et du bassin des Mascareignes, suggère qu’il ne s’agit pas d’individus égarés. Il est donc possible que ces barrières physiques et hydrologiques, générées en particulier par la rencontre des eaux froides et des eaux tropicales plus chaudes, représentent les limites des habitats pélagiques des espèces sub-antarctiques, en hiver austral.

**Les facteurs qui influencent la distribution et l’abondance** des oiseaux marins au sein de leurs habitats à macro (1000km) et à méso (100km) échelles spatiales sont principalement la distance à la colonie et la présence de discontinuités océaniques ou topographiques, comme dans d’autres écosystèmes (Schneider 1993, Croll *et al* 1998, Hunt *et al* 1999). A micro-échelle (10km), les individus sont essentiellement surdispersés, c’est à dire que les individus ont une tendance au regroupement (Frontier & Pichod-Viale 1998). Par conséquent la présence d’individus influencent celles des autres oiseaux. Il semble que dans le bassin des Mascareignes, les oiseaux ont une distribution plus hiérarchisée que dans les autres secteurs.

La production primaire qui est plus faible et plus hétérogène dans cette zone pourrait expliquer le phénomène. Ce comportement d'agrégation est connu chez les oiseaux marins (Wittenberger & Hunt 1985) et tropicaux en particulier (Haney 1986). Il est particulièrement développé lors des événements de pêche. En effet, les eaux tropicales généralement peu productives (Longhurst & Pauly 1987) fournissent peu d'opportunités aux oiseaux pour trouver facilement des proies accessibles. Une source importante de nourriture est la présence de proies, agrégées par les bancs de prédateurs marins en chasse dans les eaux de surface (Ashmole & Ashmole 1967, Au & Pitman 1986, Clua & Grosvalet 2001). Ainsi les oiseaux sont plus nombreux lorsqu'ils sont en pêche et souvent en bancs plurispécifiques qui profitent de la présence de prédateurs marins en chasse à la surface. La plupart des espèces tropicales font d'ailleurs partie de la guildes des oiseaux associés aux prédateurs de surface (Ballance & Pitman 1999). Les espèces de poissons sont principalement des listaos (*Katsuwonus pelamis*) et des thons albacores (*Thunnus albacares*) de petites tailles ; les mammifères sont principalement des espèces de dauphins *Stenella attenuata* et *S. longirostris* (Au & Pitman 1986, 1988).

**La dispersion spatiale** des individus montre donc une structure hiérarchique qui est fonction de l'échelle d'étude considérée, comme cela a déjà été démontré pour les oiseaux marins et leurs proies dans la mer de Barents (Fauchald *et al* 2000). A macro-échelle, les oiseaux sont plus abondants près des colonies qu'au milieu de l'océan. Au large, à l'échelle des transects (méso-échelle), il existe une alternance de concentrations fortes et faibles en individus traduite par des fréquences d'observations successives des oiseaux inférieures au quart d'heure le plus souvent. A l'intérieur d'une « tache de concentration en individus »<sup>1</sup> les organismes peuvent être dispersés de façon plus régulière que « au hasard » (i.e. sous-dispersés), car à ces distances les individus peuvent se repousser mutuellement. Par ailleurs, ces concentrations en organismes peuvent être plus fréquentes à certains endroits de l'habitat qu'à d'autres et sont souvent reliées aux agrégations de proies dans l'habitat (Hunt 1991, Veit *et al* 1993, Davoren *et al* 2003). En d'autres termes, il y a des regroupements de regroupements suivant une « cascade hiérarchique » (Frontier & Pichod-Viale 1998). Cette structure hiérarchique des organismes du milieu pélagique tropical a déjà été démontrée pour des échelons trophiques inférieurs. Ainsi la distribution des poissons volants est relativement hétérogène et en « taches de concentration » se superposant à des taches en zooplancton et phytoplancton plus larges et plus homogènes (Piontkovski & Williams 1995).

---

<sup>1</sup> Patch en anglais

Cette première approche de la répartition et l'abondance des oiseaux marins a permis d'identifier des espèces caractéristiques des 4 sous-ensembles océaniques étudiés. Il a également été possible d'identifier différentes structures spatiales en fonction de l'échelle d'étude. Au sein des zones d'étude, il existe des communautés d'oiseaux qui sont constituées d'espèces résidentes et d'espèces visiteuses qui n'ont pas toujours les mêmes rythmes saisonniers. A l'intérieur des communautés, la distribution des espèces se fait selon un gradient à dominante côte-large, ou en fonction de structures permanentes (divergence) ou temporaires (banc de prédateurs marins en chasse) qui favorisent l'agrégation des proies.

La suite de ce travail va maintenant se focaliser sur l'étude des processus physiques et biologiques à moyenne et petite échelle qui régissent la distribution et l'abondance des oiseaux marins au sein des communautés.

## **2.4 Déterminisme de la structuration des communautés d'oiseaux tropicaux dans leurs habitats océaniques**

### 2.4.1 Introduction

L'écologie des communautés a été pendant longtemps descriptive et s'est appliquée à étudier les assemblages d'espèces vivant au sein d'un même habitat (Frontier & Pichod-Viale 1998). Les communautés d'oiseaux marins ont ainsi été décrites dans plusieurs écosystèmes (e.g. Diamond 1979, Ainley & Boekelheide 1983, Briggs *et al* 1987). Par la suite, les études se sont focalisées sur les facteurs qui structurent les communautés. Parmi les facteurs, la compétition pour les ressources a souvent été évoquée pour expliquer cette structuration qui se fait par la ségrégation des proies, entre les différentes espèces (Hulsmann 1988). Les relations trophiques et les problèmes de ségrégation des ressources au sein des communautés d'oiseaux marins ont fait l'objet de nombreuses études (Diamond 1983), à la fois en milieu tempéré, polaire et tropical (e.g. Ashmole & Ashmole 1968, Diamond 1979, Harrison & Seki 1987, Schneider & Shuntov 1993). L'étude d'une communauté tropicale de sternes sympatriques exploitant la zone côtière en Australie a révélé que la nature et la taille des proies était le facteur qui structurait le plus la communauté (Hulsman 1988). Diamond (1978) évoque le temps de résidence des différentes espèces sur la colonie, comme un autre facteur structurant la communauté. En revanche, les études sur la structuration des communautés d'organismes dans les écosystèmes marins hauturiers restent en général peu développées (Venrick 1990) et particulièrement sur les oiseaux marins tropicaux (Ballance *et al* 1997).

Dans le Pacifique, en milieu hauturier, la communauté d'oiseaux marins tropicaux associés aux thons de surface est structurée principalement selon un gradient de productivité des eaux et un gradient de contraintes énergétiques, qui opèrent en opposition (Ballance *et al* 1997). Cette répartition spatiale des individus en mer traduit d'une autre manière qu'il existe une ségrégation des ressources au sein de la communauté qui est liée, directement à la distribution des proies dans le milieu, et indirectement aux capacités de recherche alimentaire des oiseaux marins, en particulier lors des saisons de reproduction. Cette ségrégation des proies et de leurs prédateurs (oiseaux) selon un gradient de productivité est liée en particulier aux structures physiques de l'environnement marin (Hunt & Schneider 1987, Hunt *et al* 1999). Ainsi, dans le Pacifique est tropical, les organismes planctoniques et leurs cortèges d'oiseaux prédateurs sont associés essentiellement au front équatorial (i.e. limite entre le courant sud équatorial et le contre courant nord équatorial), alors que la distribution des oiseaux piscivores associés aux thons de surface est essentiellement fonction de la profondeur de la thermocline qui joue sur la répartition des bancs de thons (Spear *et al* 2001). A petite échelle, ce sont également les facteurs physiques présentant des gradients forts et la présence de biomasse phytoplanctonique et en proies de diverses tailles qui affectent les densités en oiseaux marins (Ainley *et al* 2005).

Dans le sud-ouest de l'océan Indien, plusieurs communautés d'oiseaux marins sont réparties sur les différentes îles. Ces communautés sont composées à la fois d'espèces pantropicales et d'espèces endémiques. Les études qui ont été menées sur ces communautés étaient principalement fondées sur leur phénologie et leur régime alimentaire, comme cela a été indiqué dans le premier chapitre. En revanche, aucune étude n'avait été menée sur la répartition spatiale des communautés d'oiseaux marins et sur leurs interactions avec les facteurs biotiques et abiotiques de leur habitat marin. Bailey (1968) and Gill (1970) ont suggéré cependant qu'il existait des patterns de distribution des espèces en mer qui reflétaient les patterns de distribution des différentes communautés.

Dans cette partie, la structure et le fonctionnement de deux communautés du sud-ouest de l'océan Indien sont étudiées en relation avec le milieu marin, à différentes échelles spatio-temporelles. L'étude porte d'une part sur la distribution et l'abondance des oiseaux marins aux abords proches de la Réunion (< 50km), au cours d'un cycle annuel. Elle porte d'autre part sur la distribution et l'abondance des oiseaux de la communauté nichant en hiver austral à Europa, sur une courte période (20 jours), mais à méso-échelle spatiale (250km autour de l'île). Les résultats obtenus sur ces deux communautés sont présentés dans deux articles

Tableau 2.9- Principales caractéristiques communes aux communautés d'oiseaux marins des îles de la Réunion et d'Europa

*Major common characteristics of the seabird community of Reunion and Europa Islands*

	Réunion	Europa
Nombre d'espèces observées	15	10
Espèces résidentes (%)	40	50
Espèces visiteuses (%)	60	50
Reproduction à différentes saisons	Oui	Oui
Influence de la distance à la colonie	Forte	Forte
Taille des bancs en pêche : libres < associés	Oui	Oui
Espèces catalytiques des événements de pêche	Noddi brun	Sterne fuligineuse
Collaboration dans la recherche alimentaire	Noddi brun	Sterne fuligineuse
Espèces solitaires en mer	Paille en queue	Paille en queue

réalisés durant cette thèse (Jaquemet *et al* 2004 **Annexe 3**, Jaquemet *et al* sous presse, **Annexe 4**). Une brève synthèse des principaux résultats est présentée.

## 2.4.2 Principaux résultats

Cette synthèse des principaux résultats issus des deux études publiées tente de mettre en évidence les principales caractéristiques des deux communautés d'oiseaux étudiées, celles d'Europa et de la Réunion. Ainsi, il est possible, malgré les différences géographique et d'échantillonnage, de trouver des caractéristiques communes aux communautés des deux îles (**Tableau 2.9**).

**La diversité en espèces** est relativement faible avec des espèces qui peuvent être des résidentes temporaires et une proportion importante d'espèces visiteuses, aux effectifs réduits. Ces espèces visiteuses se distribuent principalement au large des colonies.

Quelle que soit l'échelle d'étude, il existe **une structuration de la communauté** en fonction de la distance à la côte (**Figure 2.9**). Autour de la Réunion, où la bathymétrie et la distance à la côte sont corrélées, les noddis à bec grêle sont principalement répartis le long du tombant, alors que les pétrels de Barau, les sternes fuligineuses et les puffins d'Audubon sont essentiellement au large. Les noddis bruns et les puffins du Pacifique présentent une distribution plus large dans la zone d'étude (**Figure 2.9A**). Autour d'Europa, les espèces en reproduction présentent également une distribution en fonction de la distance à la côte. Les fous à pieds rouges sont quasiment exclusivement rencontrés entre 100km et 150km, alors que les sternes et les frégates se distribuent partout dans la zone prospectée et jusqu'au delà de 250km de l'île (**Figure 2.9B**).

Dans les deux communautés, **les individus pêchent** surtout en bancs plurispécifiques. Les densités d'oiseaux en pêche étaient plus fortes lorsque la pêche se déroulent en association avec des prédateurs marins (**Figure 2.10**), surtout lorsque ceux-ci étaient des thons de surface. Les mammifères marins sont également très attractifs pour les oiseaux marins en pêche. Les noddis bruns et les sternes fuligineuses, sont respectivement les espèces les plus abondantes autour de la Réunion et autour d'Europa. Leur grande abondance provoque une répartition spatiale large autour de la colonie, lorsque les individus sont en recherche alimentaire. Leur densité est significativement plus élevée que celles des autres espèces et leur distribution plus large.

De ce fait, **les individus en mer constituent un réseau** d'oiseaux qui prospectent à faible distance les uns des autres et couvrent de grandes surfaces. Les deux espèces sont par

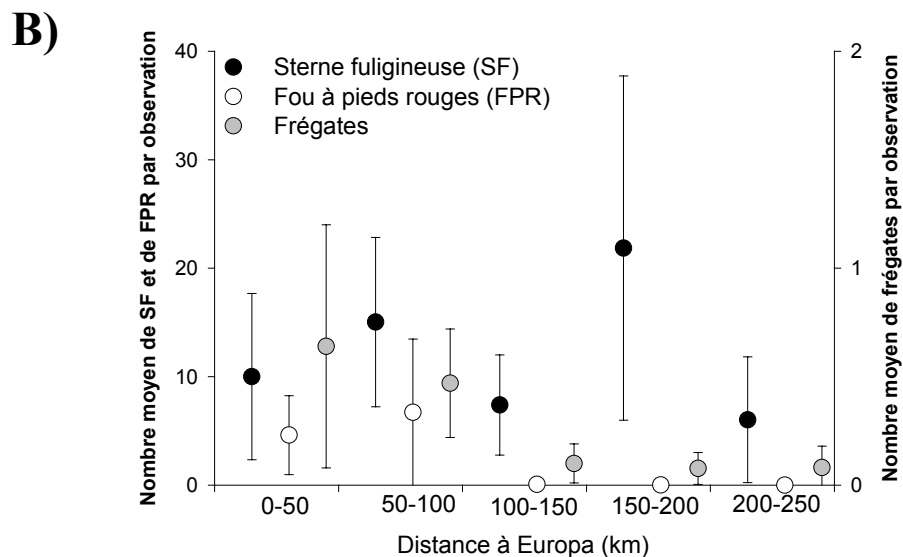
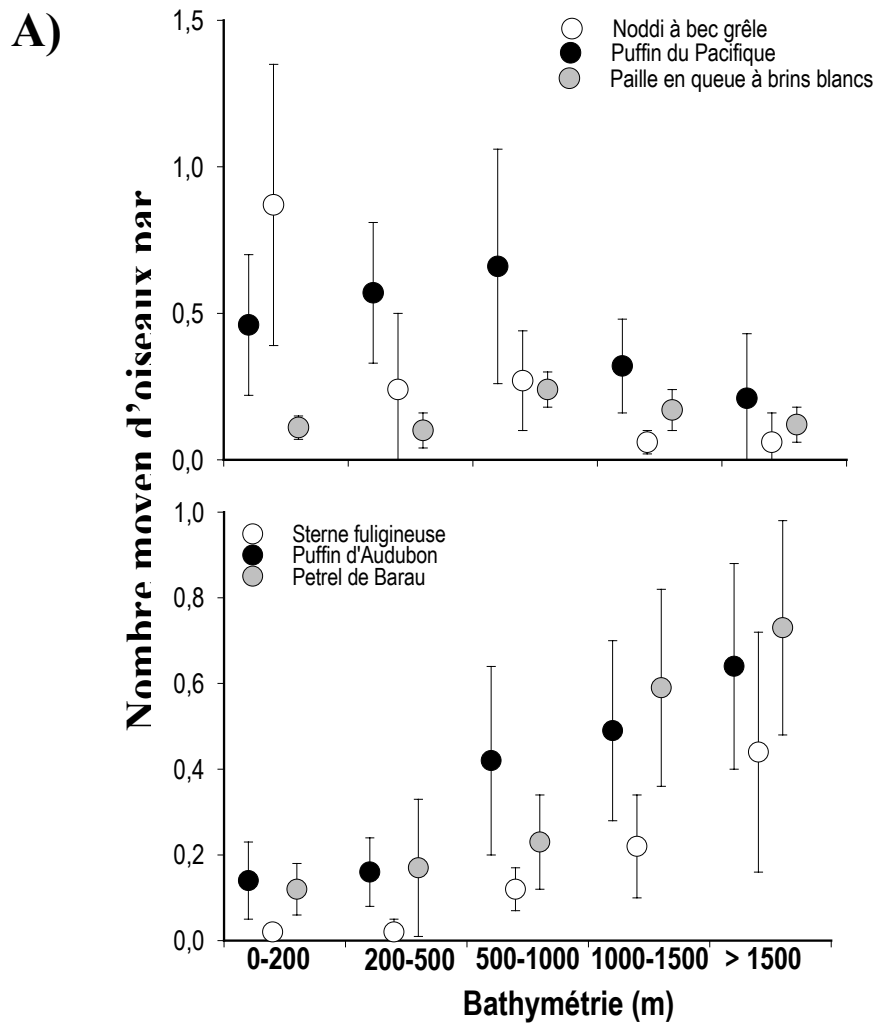


Figure 2.9- Répartition des oiseaux marins, autour de la Réunion, en fonction de la bathymétrie (A) et, autour d'Europa, en fonction de la distance à la côte (B)

*Distribution of the seabirds in the vicinity of Réunion Island according to the depth (A) and around Europa according to the distance to the shore (B)*

d'après (From) : Jaquemet *et al* 2004 (**Annexe 3**) & Jaquemet *et al* sous presse (**Annexe 4**)

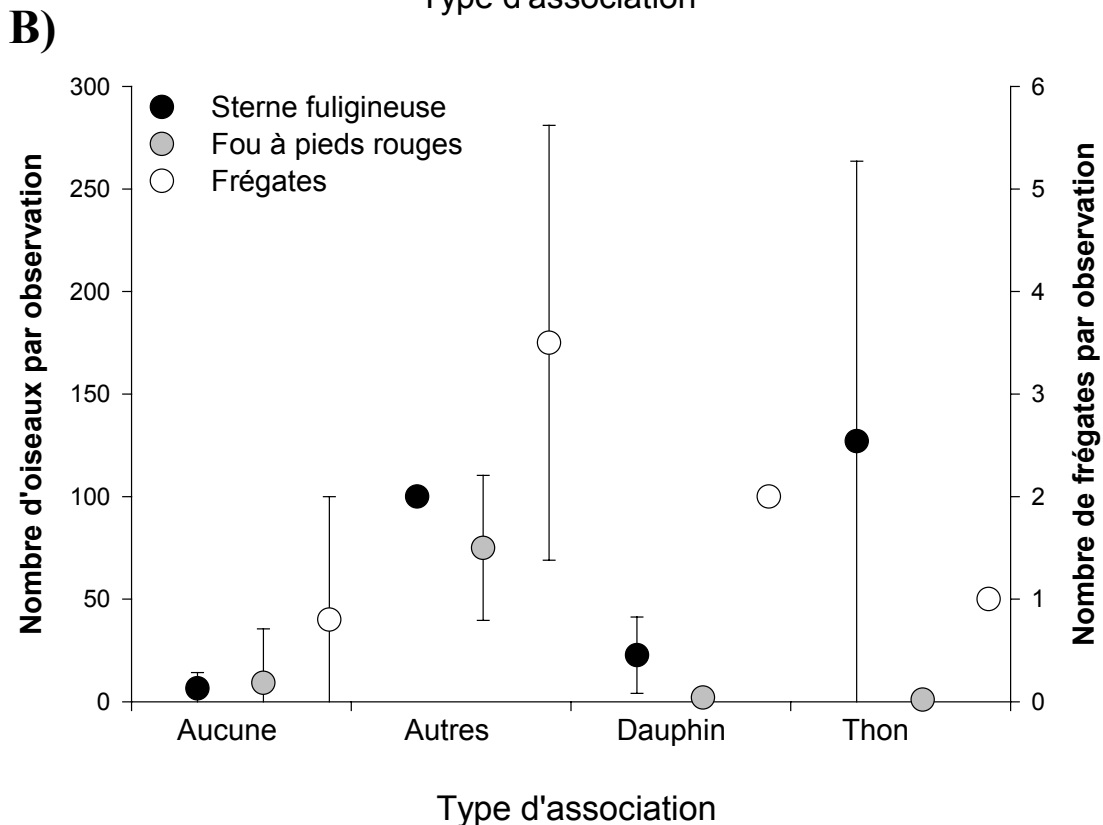
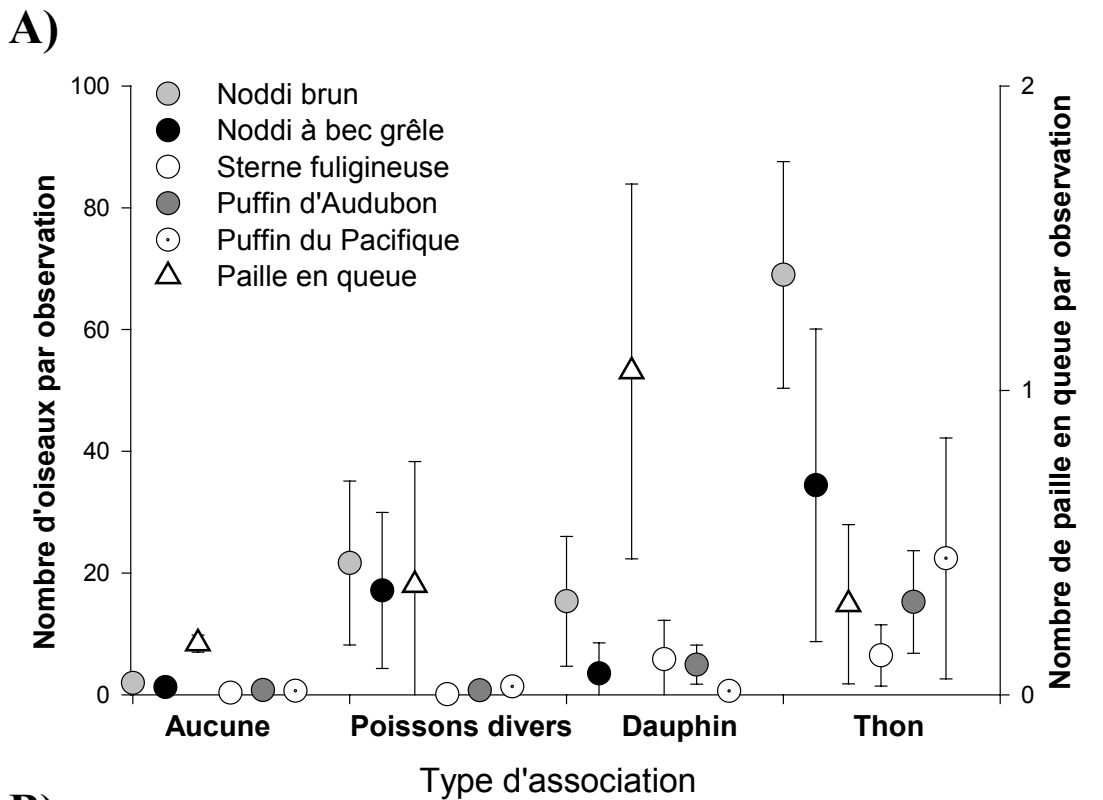


Figure 2.10- Evolution du nombre d'oiseaux par observation, en fonction du type d'association, autour de la Réunion (A) et d'Europa (B)

*Evolution of the number of birds per observation according to the type of association around Réunion Island (A) and Europa Island (B)*

d'après (from): Jaquemet et al 2004 (**Annexe 3**) & Jaquemet et al sous presse (**Annexe 4**)



conséquent souvent catalytiques des événements de pêche. Dès qu'un individu, ou un petit groupe d'individus, trouve une source de nourriture, les autres oiseaux de la même espèce et des autres espèces, présents à proximité, profitent du stimuli visuel que représentent les premiers en pêche. A l'inverse dans les deux communautés, les pailles en queue sont des espèces solitaires dans leur recherche alimentaire et le plus souvent lorsqu'ils sont en pêche. Les espèces visiteuses, finalement, vont souvent profiter des bancs en pêche des espèces résidentes pour venir s'alimenter.

**L'effet sur la distribution et l'abondance des oiseaux marins des Dispositifs de Concentration de Poissons (DCP)** fixes, qui sont mouillés autour de la Réunion, n'a pu être démontré que sur deux espèces, le puffin du Pacifique et le puffin d'Audubon. Autour d'Europa, à plus grande échelle, la majeure partie des espèces était attirée préférentiellement par les zones où la production primaire était la plus élevée et où les poissons volants étaient les plus abondants.

### 2.4.3 Discussion

La comparaison de deux communautés d'oiseaux marins tropicaux (Réunion et Europa) a permis de mettre en évidence certaines particularités communes concernant leur structure et leur fonctionnement, bien que les espèces communes entre les communautés soient peu nombreuses. Sur les 22 espèces recensées au total, trois seulement étaient communes aux deux îles, dont deux nicheuses (*Puffinus lherminieri* et *Phaethon lepturus*). Les espèces résidentes présentent donc des assemblages spécifiques majoritairement différents, entre les communautés. Il est intéressant de noter que les espèces visiteuses diffèrent également entre le sud du canal du Mozambique et le sud du bassin des Mascareignes, alors que les conditions de température et de salinité de surface ne présentent pas de différences marquées (Tomczak & Godfrey 1994).

**La distribution des oiseaux** est un facteur qui structure fortement les communautés au sein de leur habitat marin. La répartition des espèces selon un gradient côte large, à plusieurs échelles, a déjà été souvent démontrée pour d'autres communautés (Hunt & Schneider 1987, Hulsman 1988, Yen *et al* 2004, Ainley *et al* 2005). Cependant les similitudes de répartition observées entre les deux communautés n'ont pas la même origine. Autour de la Réunion, les oiseaux ne sont pas limités par la distance et la ségrégation spatiale traduit un choix de pêcher dans des secteurs différents en fonction du type de proies recherché. Autour d'Europa, le gradient observé dans la distribution spatiale traduit des différences dans les capacités de

recherche alimentaire. La distance par rapport à la colonie évoque donc à la fois les différences de capacités de mouvements des différentes espèces et les différences de répartition des proies dans le milieu (Ballance *et al* 1997). En effet, le coût énergétique du vol, chez certaines espèces, limite leur capacité de déplacement (Spear & Ainley 1997) et par conséquent leur rayon de prospection alimentaire, surtout en période de reproduction. Par ailleurs, la distance à la colonie et la bathymétrie sont corrélées. Or la répartition des proies est souvent liée à la bathymétrie (Hunt & Schneider 1987, Hunt *et al* 1999, Yen *et al* 2004). Il en résulte des associations particulières entre certaines espèces d'oiseaux et les eaux peu profondes, situées à distance modérée de la côte. Les noddis à bec grêle sont ainsi associés au plateau autour de la Réunion, mais également aux Seychelles, comme dans d'autres écosystèmes (Harrison *et al* 1983, Hulsman 1988). A petite échelle, il est possible de distinguer des espèces côtières et des espèces océaniques, au sein des communautés. Au sein des espèces océaniques, les contraintes énergétiques propres à chaque espèce vont également provoquer une ségrégation dans la distribution des individus, à moyenne échelle.

**La plus forte abondance** en oiseaux observée dans les zones où la production primaire était la plus élevée autour d'Europa et l'influence réduite des DCP autour de la Réunion, suggèrent que les individus cherchent à se concentrer dans les zones où la probabilité de rencontrer des bancs de prédateurs en chasse à la surface est élevée. En effet, le rôle trophique des DCP pour les poissons pélagiques n'est pas l'hypothèse qui est la plus retenue actuellement pour expliquer l'agrégation de ces poissons autour de ces objets (Fréon & Dagorn 2000, Castro *et al* 2002). Chez les grands pélagiques, les DCP favoriseraient essentiellement la rencontre des individus,. Par conséquent, il est certainement préférable pour les oiseaux de chercher activement des sources potentielles de nourriture, qui sont le plus souvent éphémères, plutôt que de rester sur un lieu où les thons sont susceptibles de passer, sans forcément favoriser les remontées de proies, en surface. Cette stratégie de recherche active joue également un rôle important sur la structure spatiale à moyenne échelle de la communauté dans l'habitat marin. Il existe dans l'écosystème des taches de concentration en oiseaux qui sont liées à la distribution des sources potentielles de proies (Schneider 1993). La structuration des communautés d'oiseaux marins tropicaux selon un gradient de productivité observée dans le Pacifique (Ballance *et al* 1997) est donc confirmée dans l'océan Indien. D'une manière générale, les oiseaux cherchent les zones les plus productives pour accroître leur succès de nourrissage. Cependant, en fonction des contraintes énergétiques liées au métabolisme basal, au vol, à la reproduction et à la morphologie des espèces, les individus se distribuent plus ou moins largement dans l'écosystème.

**La recherche alimentaire** collective, fondée sur des comportements individuels, en tissant un réseau de prospecteurs est une stratégie développée par les espèces les plus abondantes pour accroître leur taux de rencontre avec les sources de nourriture. Ce phénomène de « coopération indirecte » est une adaptation de la vie en colonie (Wittenberger & Hunt 1985). Cependant, cette stratégie est avant tout fondée sur le comportement individuel des oiseaux qui cherchent leurs propres informations sur la présence de proies, directement en surveillant la surface de la mer, et indirectement en surveillant les autres individus (Nevitt & Veit 1999). Ainsi, la découverte de source de nourriture s'effectue à la fois directement si un individu ou un groupe d'individus trouve une autre source potentielle de nourriture et indirectement pour les oiseaux qui se trouvent à proximité. En effet, la découverte de proies provoque des comportements de pêche caractéristiques chez les oiseaux, qui changent fréquemment de direction, d'altitude et de vitesse (Kareiva & Odell 1987). Ces comportements informent les autres oiseaux de la présence de proies. Ce phénomène est connu chez les oiseaux à différentes latitudes et se nomme « accroissement local » (*local enhancement*) (Wittenberger & Hunt 1985, Nevitt & Veit 1999, Davoren *et al* 2003).

Dans les habitats marins, la structuration des communautés d'oiseaux tropicaux se ferait donc en fonction de l'habitat dans lesquels les différentes espèces se nourrissent et selon les stratégies de recherche alimentaire et d'exploitation des ressources, développées par les différentes espèces. La taille des populations reproductrices en particulier joue un rôle important dans ces stratégies. Ces stratégies ont été sélectionnées au cours de l'évolution et les espèces, au sein des communautés, présentent des adaptations morphologiques, physiologiques et comportementales caractéristiques qui sont en relation avec leurs techniques de recherche alimentaire. La suite de ce travail s'intéresse donc à ces stratégies individuelles de recherche alimentaire en fonction des contraintes spécifiques des différentes espèces.

## **2.5 Stratégies individuelles de recherche alimentaire de deux espèces d'oiseaux marins tropicaux**

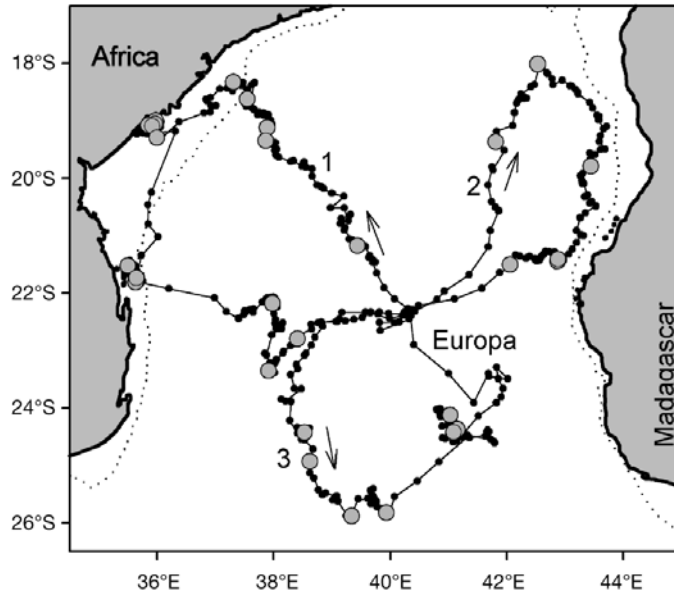
### **2.5.1 Introduction**

Les patterns de distribution des animaux reflètent généralement les moyens déployés par les individus pour faire face à leurs besoins énergétiques pour survivre (Horn & Schneider 1994). Les « conditions en proies », qui incluent leur disponibilité, leur densité et leur comportement

et leur composition spécifique, sont parmi les facteurs influençant le plus la distribution des prédateurs dans leurs habitats (Davoren *et al* 2003). En milieu tropical, les prédateurs présentent généralement des adaptations morphologiques qui leur permettent de parcourir de grandes distances entre les patchs de proies, à un coût énergétique limité (Ashmole 1971, Ainley & Boekelheide 1983). Les oiseaux marins tropicaux ont ainsi développé au cours de l'évolution des morphologies (Hertel & Ballance 1999), des techniques de vol (Pennycuick 1987) et des comportements (Shealer 2002) qui leur permettent de rechercher leurs proies efficacement dans le milieu. Les espèces tropicales ont généralement des besoins énergétiques relativement faibles en comparaison des espèces des hautes latitudes de même taille (Flint & Nagy 1984, Ballance 1995). Les individus sont généralement de meilleurs voiliers que leurs congénères des hautes latitudes (Ballance & Pitman 1999), à l'exception des albatros qui présentent de remarquables adaptations au vol (e.g. Weimerskirch 1998). De même, la majeure partie des espèces se nourrissent exclusivement à la surface ou dans les premiers mètres de la colonne d'eau, contrairement aux espèces des régions sub-antarctiques et polaires (Ainley 1977). Ceci s'explique d'une part par le fait que la répartition spatiale des proies est très hétérogène et peu prévisible et d'autre part que leur disponibilité est généralement éphémère. Par conséquent, cette situation nécessite que les oiseaux aient d'importantes capacités de vol, qui ne sont pas compatibles avec un comportement de plongée prolongée (Spear & Ainley 1997). De plus, les proies sont principalement rendues accessibles à la surface par les bancs de prédateurs marins en chasse (Au & Pitman 1986, 1988, Ballance *et al* 1997, Jaquemet *et al* 2004, **Annexe 3**).

L'étude de la distribution en mer des animaux marins s'est d'abord faite par des observations directes depuis des bateaux. Puis grâce à l'énergétique, en utilisant de l'eau doublement marquée (isotopes) en particulier (Flint & Nagy 1984, Flint 1991), il a été possible d'estimer des distances de prospection en mer, depuis les colonies. Cependant, ces études des mouvements des oiseaux en mer sont restées très difficiles jusqu'au développement des instruments électroniques miniaturisés qui permettent l'étude à distance de la distribution, des mouvements et du comportement (Boyd *et al* 2004). Le déploiement de balises Argos sur des oiseaux des hautes latitudes dans un premier temps (Jouventin & Weimerskirch 1990), puis sur des oiseaux tropicaux (Weimerskirch *et al* 2003) a permis de mieux connaître le déplacement individuel des oiseaux et de mieux comprendre leurs stratégies de recherche alimentaire en relation avec leur environnement. En particulier, il a été possible d'étudier la façon dont les différentes espèces exploitent la colonne d'eau (Grémillet *et al* 2000, Tremblay

A)



B)

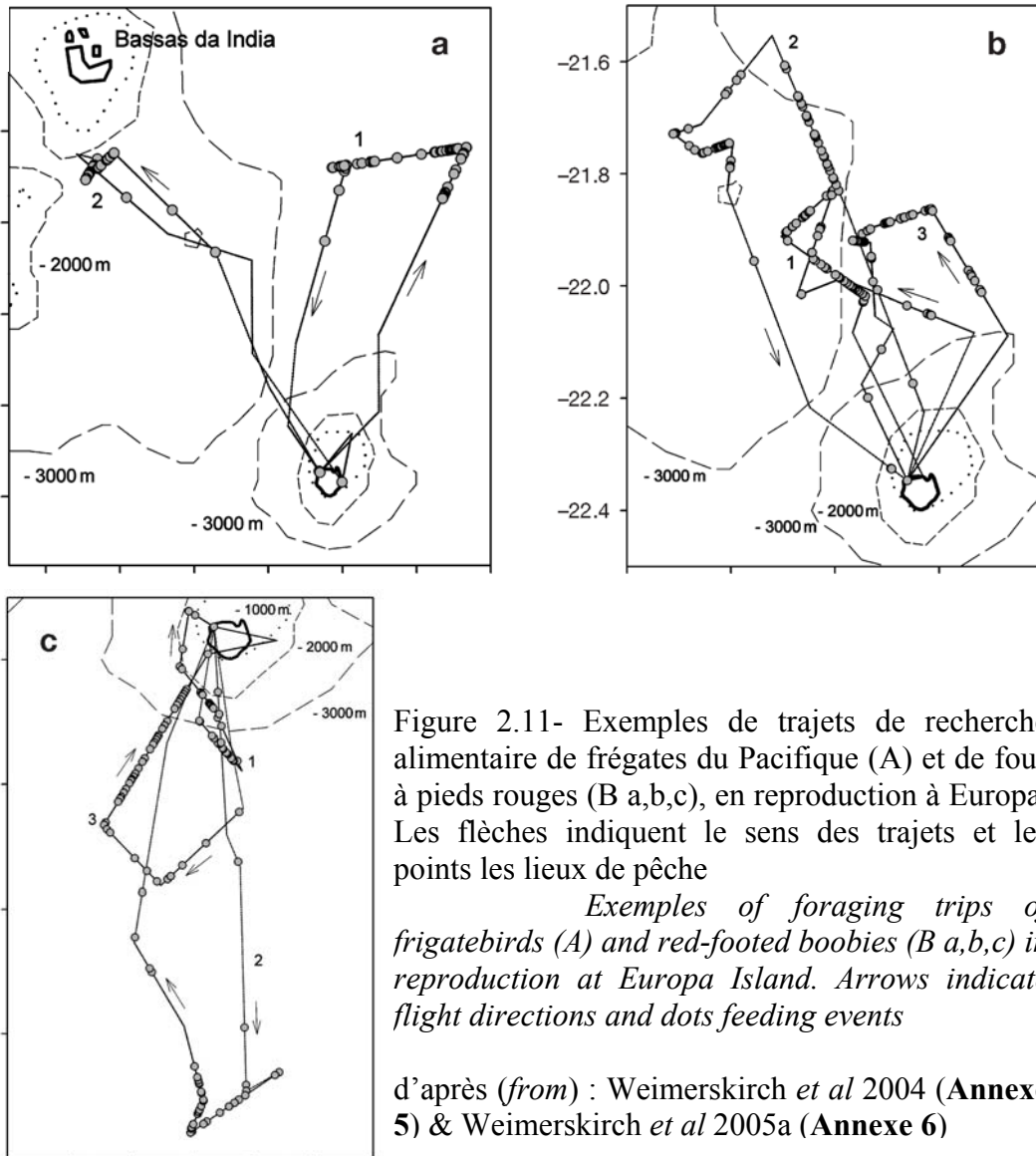


Figure 2.11- Exemples de trajets de recherche alimentaire de frégates du Pacifique (A) et de fous à pieds rouges (B a,b,c), en reproduction à Europa. Les flèches indiquent le sens des trajets et les points les lieux de pêche

*Exemples of foraging trips of frigatebirds (A) and red-footed boobies (B a,b,c) in reproduction at Europa Island. Arrows indicate flight directions and dots feeding events*

d'après (from) : Weimerskirch *et al* 2004 (Annexe 5) & Weimerskirch *et al* 2005a (Annexe 6)

& Cherel 2000), mais également les masses atmosphériques pour optimiser leur déplacement (Weimerskirch *et al* 2000, Weimerskirch *et al* 2003).

Dans cette partie, le comportement individuel de recherche alimentaire des frégates du Pacifique (*Fregata minor*) et des fous à pieds rouges (*Sula sula*) de l'île d'Europa est étudié, pendant leur période de reproduction, en relation avec leur habitat marin. Le but est de comprendre quelles sont les stratégies développées par ces deux prédateurs pour faire face aux contraintes liées à la fois à leur reproduction et à la faible productivité des eaux tropicales de surface. Cette étude s'appuie en grande partie sur deux articles publiés, dont le travail de terrain a été réalisé pendant la campagne à Europa en 2003 (Weimerskirch *et al* 2004, 2005, **Annexes 5 et 6**).

### 2.5.2 Principaux résultats

La synthèse des résultats issus des deux publications a pour but de mettre en évidence les principaux résultats obtenus sur deux espèces qui se reproduisent à la même saison, mais ne présentent pas les mêmes contraintes liées à leur reproduction.

**Le suivi à distance** de frégates du Pacifique femelles et de fous à pieds rouges, des deux sexes, a permis de mettre en évidence des différences significatives dans la répartition spatiale et le comportement des deux espèces en mer (**Figure 2.11**). Des similitudes dans la distribution des individus ont également été décelées (**Tableau 2.10**). Ceci est la conséquence de la distribution des proies dans le milieu.

**La distance à la colonie** dans la prospection alimentaire est l'une des différences majeures entre les deux espèces. Cette différence est liée directement au temps passé en mer, qui est limité à la journée pour les fous et qui peut dépasser la semaine pour les frégates. Il en résulte une distance maximale d'environ 150km pour les fous et de plus de 600km pour les frégates. En effet, d'après l'ensemble des résultats sur l'activité des fous, enregistrés par les instruments déployés sur les individus, il semble que ces derniers ne puissent pas passer la nuit en mer, peut être à cause des risques de prédation lorsqu'ils sont posés à la surface pendant la nuit. A l'inverse, les frégates qui ne se posent jamais et qui sont capables de voler à plus de 2500m d'altitude, peuvent passer plusieurs nuits en mer. De ce fait, elles semblent moins contraintes que les fous dans leur prospection alimentaire.

Dans tous les cas, **la faible production des eaux de surface** contraint les deux espèces à rechercher les zones de plus forte production primaire pour accroître leur succès de nourrissage. Ainsi les fous, qui sont limités dans leur rayon de prospection, ont développé une

Tableau 2.10- Comparaison de quelques caractéristiques de la reproduction et de la recherche en mer, de deux oiseaux océaniques tropicaux nichant à Europa

*Comparison of some characteristics of the reproduction and the foraging activity between two tropical oceanic seabirds breeding at Europa*

Espèces	Incubation	Distance maximale à la colonie (km)	Nature des proies	Vitesse de vol (km.h <sup>-1</sup> )	Durée de prospection (jours)
Fou à pieds rouges	Août à Novembre	150	Calmars (55%) Poissons (45%)	16,4	1-12
Frégate du Pacifique	Août à Novembre	650	Poissons (80%) Calmar (20%)	38	1

stratégie de recherche alimentaire différente de celle des frégates. Les individus quittent la colonie tôt le matin, en groupe, et volent activement (vol battu) en ligne droite jusqu'aux zones favorables pour l'alimentation. Une fois ces zones atteintes, ils recherchent les concentrations de proies qui sont souvent rendues accessibles par les bancs de prédateurs marins (poissons, mammifères), eux même en chasse dans ces zones plus productives. Les indices de présence de proies, révélés par les groupes d'oiseaux en pêche, doivent être largement utilisés par les individus.

A l'inverse, les frégates parcourent de vastes étendues océaniques, le plus souvent solitaires, à haute altitude. Elles descendent près de la surface uniquement pour s'alimenter. Comme pour les fous, la présence de prédateurs en chasse à la surface ou de groupes d'oiseaux en pêche constituent des indices importants pour détecter les proies. Du fait de leur plus grand rayon de prospection, les frégates ont la possibilité de se nourrir dans des zones productives plus prévisibles et moins éphémères que celles utilisées par les fous. En effet, sur les côtes du Mozambique, en particulier dans la baie de Delagoa, il existe des remontées d'eaux profondes semi-permanentes qui favorisent la production primaire. C'est dans cette baie que de nombreuses frégates en incubation vont se nourrir. Néanmoins, les possibilités de nourrissages restent, à petite échelle, irrégulières et imprévisibles pour chacune des espèces. Par conséquent, les trajets successifs en mer, même s'ils prennent les directions générales proches, ne sont jamais identiques pour les deux espèces. Ceci est particulièrement vrai pour les frégates en élevage, qui sont beaucoup plus limitées alors dans leur rayon de prospection. Ce rayon devient proche de celui des fous, pour les frégates en élevage.

**Ces deux prédateurs se nourrissent sur des proies** de même nature et de taille proche qui sont présentes dans les eaux superficielles. Il s'agit essentiellement de calmars de la famille des Ommastrephidés et de poissons volants. L'étude plus précise des zones de pêche des deux espèces, en relation avec les structures physiques de l'environnement marin, a permis de mettre en évidence que les individus pêchent préférentiellement dans les zones où les anomalies de hauteurs d'eau sont faibles. Ces zones sont le siège de courants géostrophiques forts qui ont tendance à agréger les proies.

### 2.5.3 Discussion

Cette étude des stratégies de recherche alimentaire des deux espèces d'oiseaux marins tropicaux a permis de mettre en évidence des différences de réponses adaptatives des espèces aux conditions océaniques. Les individus des deux espèces tentent, à méso-échelle, de se



diriger vers les zones les plus productives, afin d'accroître leur succès de nourrissage, comme cela a déjà été observé dans le Pacifique (Ballance *et al* 1997). La découverte de ces zones de plus forte production par les fous, qui sont limités dans leur prospection alimentaire, est principalement liée à leur vitesse de vol qui leur permet de parcourir des distances importantes, en peu de temps, et peut être à une forme de « coopération » entre individus dans la recherche alimentaire, comme chez d'autres espèces (Wittenberger & Hunt 1985). Les frégates profitent pour leur part de leur plus grande autonomie de vol, qui leur permet également de parcourir d'importantes distances, mais sur plusieurs jours, comme cela a déjà été démontré ailleurs (Weimerskirch *et al* 2003). Elles peuvent donc atteindre des zones productives plus prévisibles que les fous et font donc appel, à méso-échelle, à « l'accroissement mémorisé » (*memory enhancement*) (Davoren *et al* 2003). Les individus, de part leur capacité de déplacement sur de grandes distances, ont la possibilité d'atteindre des zones où la production des eaux est plus prévisible dans le temps et l'espace. Il y aurait donc un phénomène d'apprentissage lié à la mémorisation de ces lieux, comme cela a été observé chez les guillemots de Troïl dans l'Atlantique nord-ouest (Davoren *et al* 2003). A micro-échelle, pour les deux espèces, « l'accroissement local » (*local enhancement*) joue un rôle prépondérant dans la découverte des taches éphémères de nourritures. Finalement, les deux espèces ont une période de reproduction en partie hivernale lorsque les conditions de l'environnement sont les plus favorables à la présence de thons en surface, autour d'Europa (Le Corre 2001).

Pour s'adapter à la faible production des eaux de surface, les deux espèces ont développé des adaptations morphologiques et des techniques de pêche particulières. Ainsi, les fous à pieds rouges ont une forme d'aile fuselée qui présente des similitudes avec celle des albatros (Weimerskirch *et al* 2005). Cette voilure confère aux individus une efficacité de vol à un coût énergétique relativement faible, par rapport aux espèces similaires des hautes latitudes (Ballance 1995, Hertel & Ballance 1999). De plus, leur morphologie générale (Hertel & Ballance 1999) et leur mode de pêche en plongeon de surface (Ashmole 1971, Nelson 1978) sont adaptés à la compétition interspécifique et intraspécifique, au sein des bancs d'oiseaux en pêche (Ballance *et al* 1997). Ainsi, il n'est pas rare que des espèces plus petites, telles que les sternes fuligineuses, ne prennent pas part à la pêche dans les bancs où les fous sont abondants (Au & Pitman 1986). Finalement, leur technique de pêche permet aux fous d'atteindre des proies situées à quelques mètres sous la surface (Weimerskirch *et al* 2005b), contrairement aux frégates qui se nourrissent exclusivement à la surface (Ashmole 1971). Cette capacité à capturer des proies sous la surface accroît certainement leur efficacité de nourrissage et

compense peut être, en partie, leur limitation spatiales dans la prospection alimentaire. Les frégates ont une morphologie particulièrement adaptée à la recherche alimentaire à faible coût énergétique (Weimerskirch *et al* 2003). Leur capacité à profiter des mouvements de masses d'air pour se déplacer leur confère une aptitude supérieure aux déplacements sur de grandes distances, à très faible coût énergétique. Leur grande taille, leur virtuosité dans les airs, liée en particulier à leur capacité à kléptoparasiter les autres espèces (Le Corre & Jouventin 1997b) et leur technique de capture des proies (Ashmole 1971) permettent aux individus de pêcher dans la plupart des bancs d'oiseaux en pêche. Les frégates sont donc particulièrement bien adaptées pour s'alimenter dans les eaux tropicales peu productives.

## 2.6 Discussion

Cette approche multi-échelles de la distribution et l'abondance des oiseaux marins dans le sud-ouest de l'océan Indien a permis d'identifier certains facteurs biotiques et abiotiques de l'environnement marin qui influencent les patterns de répartition spatiale et temporelle.

**A macro-échelle (1000km)**, les importantes structures physiques de l'environnement influencent la distribution des espèces d'oiseaux (Hunt & Schneider 1987, Schneider 1993, Fauchald 1999), mais la distance aux colonies (Hunt *et al* 1999), en particulier lors de la reproduction, joue également un rôle important. Ces grandes structures déterminent la distribution et l'abondance de l'ensemble des organismes du milieu marin et leurs limites d'habitats (Tomczak & Godfrey 1994). Ainsi, le bassin des Mascareignes, le canal du Mozambique, la région des Seychelles et le sud de Madagascar ont, d'une part, des espèces d'oiseaux marins communes et d'autre part, des espèces caractéristiques de chaque zone. Ces espèces peuvent être visiteuses ou résidentes, parfois temporairement. Ceci reflète les sélections d'habitats des différentes espèces. La répartition de ces espèces se fait par sélection de préférendums écologiques qui vont constituer les limites de l'habitat de chaque espèce (Frontier & Pichod-Viale 1998). Ces facteurs de l'environnement peuvent varier en fonction des saisons et expliquent la présence ou l'absence de certaines espèces, comme cela a été démontré dans le sud-ouest de l'océan Indien pour le pétrel de Barau (*Pterodroma barau*) et le pétrel de Jouanin (*Bulweria fallax*) (Van den Berg *et al* 1990, Stahl & Bartle 1991). C'est également ces limites thermiques dans la partie sud du canal du Mozambique et du bassin des Mascareignes, qui dictent la répartition des espèces sub-antarctiques.

**A méso-échelle (100km)**, il existe des patchs de concentrations en oiseaux marins qui sont liés aux structures physiques de l'environnement et qui traduisent également la distribution

hétérogène des proies dans le milieu (Hunt & Schneider 1987). Les abondances plus élevées près des côtes qu'au large, proches de la zone de divergence entre les courants sud équatorial et contre courant équatorial et à proximité de l'upwelling du sud de Madagascar reflètent une disponibilité en proies plus importante dans ces zones. Ceci est logique, puisque dans toutes ces situations, de nombreux processus physiques favorisent la production primaire et l'agrégation d'organismes marins (Hunt 1991, Olson *et al* 1994, Hunt *et al* 1999). Ces affinités particulières entre les oiseaux marins et la présence de discontinuités physiques de l'environnement marin ont également été mises en évidence dans le Pacifique tropical (Hayes & Baker 1989, Spear *et al* 2001). Les patchs de proies, en milieu tropical en particulier, présentent des corrélations spatiales avec les étendues de plancton, mais avec une hétérogénéité plus grande (Piontkovski & Williams 1995). Les oiseaux en concentrant leurs efforts de recherche alimentaire sur des zones, où la production primaire est plus forte sur de grandes étendues, et plus prévisibles, ont donc une probabilité plus élevée de rencontrer des patchs de proies. Ainsi les patterns de distribution des oiseaux dans le milieu révèlent également les patterns de proies, comme cela a déjà été démontré dans d'autres écosystèmes (Schneider & Piatt 1986, Fauchald *et al* 2000, Fauchald & Erikstad 2002, Davoren *et al* 2003). Dans le canal du Mozambique, les oiseaux d'Europa sont par conséquent plus abondants à l'ouest de l'île, à la périphérie des structures tourbillonnaires qui se déplacent le long des côtes africaines, en générant de plus fortes concentrations en chlorophylle qu'à l'est de Europa (Quartly & Srokosz 2004). En effet, à la périphérie de ces structures, il y a souvent des concentrations en organismes marins, qui sont à la fois passives pour les organismes dérivants et actives pour les organismes plus grands qui viennent se nourrir (Mc Gillicuddy *et al* 1998). De même, les oiseaux sont plus abondants au sud-est de Madagascar près de l'upwelling proche de Fort-Dauphin (Lujterharms & Machu 2000) et au nord-est de Madagascar dans une zone où il existe un front physico-chimique marqué (Piton & Magnier 1976). Dans le sud de Madagascar, les oiseaux profitent de la présence des côtes malgaches et de la faible profondeur du banc de l'Etoile, comme cela a été démontré avec le plateau continental (Hunt *et al* 1999, Yen *et al* 2004, Hunt *et al* 2005). La forte abondance en baleines à bosse (*Megaptera novaeangliae*), observée en hiver austral tend à confirmer la plus forte production des eaux, dans la zone. Fait intéressant, les oiseaux étaient plus abondants à l'ouest du cap sud de Madagascar qu'à l'est, dans une zone où des tourbillons côtiers, générés par les courants puissants de l'upwelling (Di Marco *et al* 2000), peuvent prendre place le long du sud-ouest de Madagascar. Ces structures seraient donc plus favorables aux oiseaux que l'upwelling lui-même. Ceci peut se comprendre relativement aisément, puisque les espèces

rencontrées ne se nourrissent pas sur le plancton, mais sur les organismes, qui eux-mêmes, se nourrissent du phytoplancton et zooplancton.

**A micro-échelle (< 10km)**, les oiseaux sont à la fois surdispersés et agrégés, selon leur activité. A cette échelle, leur distribution ne reflète pas durablement celle des proies (Fauchald *et al* 2000). En effet, lors de leur recherche alimentaire, les oiseaux sont solitaires ou en groupes de taille réduite. Leur comportement est fondé sur la recherche active de proies et sur la surveillance attentive du comportement des autres oiseaux proches (Nevitt & Veit 1999, Silverman *et al* 2004). Lors des événements de pêche, en revanche, les concentrations en oiseaux peuvent être élevées. Elles résultent de la convergence de l'ensemble des individus qui prospectaient à proximité, vers ceux qui ont trouvé une source de nourriture. Les mécanismes de détection des proies par les oiseaux en recherche alimentaire se font essentiellement selon deux stratégies qui sont les zones de recherches restreintes (Kareiva & Odell 1987) et « l'accroissement local » (Wittenberger & Hunt 1985, Nevitt & Veit 1999). Ces deux techniques de détection sont fondées sur les modifications du comportement de vol direct, par les oiseaux qui ont trouvé de la nourriture.

Les écosystèmes hauturiers présentent donc une structure hiérarchique dans laquelle, selon l'échelle considérée, il existe ou non des interactions spatiales entre les proies et les prédateurs tels que les oiseaux (Schneider & Piatt 1986, Fauchald *et al* 2000). Il en résulte que les oiseaux cherchent leur nourriture selon des stratégies qui sont également hiérarchisées. Au sein de leur habitat, à moyenne échelle, les oiseaux convergent autant que possible vers les zones qui sont susceptibles de fournir le plus de possibilités de nourrissage. A l'intérieur de ces taches de plus fortes concentrations en proies, les oiseaux se distribuent plus largement, en tentant de ne pas être en interaction directe avec les autres individus, sans pour autant les perdre de vue. Il existe une corrélation négative entre la taille des patchs de proies et la densité moyenne en oiseaux (Davoren *et al* 2003). Lorsque les patchs de proies sont réduits et éphémères, la corrélation spatiale entre les oiseaux et ces proies est forte, et inversement. Cette hiérarchisation des individus est d'autant plus marquée au sein de l'écosystème que l'espèce est abondante. A Europa et à la Réunion, le réseau de prospecteurs respectivement tissé par les sternes fuligineuses (*S. fuscata*) et les noddis bruns (*A. stolidus*), est plus dense que celui tissé par les espèces moins abondantes, telles que les fous à pieds rouges (*Sula sula*) ou les frégates (*Fregata sp.*) d'une part, et les pétrels de Barau (*Pterodroma barau*) ou les puffins du Pacifique (*Puffinus pacificus*) d'autre part.

Cette hiérarchisation joue un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes marins. La distribution non homogène au sein de l'écosystème influence les transferts de biomasse

entre les différents niveaux trophiques. A l'échelle des saisons et des périodes de reproduction, le nombre d'individus présents dans une zone particulière détermine la biomasse prélevée. En particulier, lors des périodes de reproduction, les individus nombreux, sont souvent limités dans leur rayon de prospection (Flint 1991, Weimerskirch *et al* 2005, Jaquemet *et al* in press, **Annexe 4**) et ont des besoins énergétiques plus importants (Ricklefs 1983). Au sein d'une communauté, il y a donc des différences de transfert de biomasse, en fonction de la présence des espèces reproductrices (Diamond 1978). Au niveau spatial, en fonction du stade reproductif, les prélèvements de biomasse sont distribués différemment en fonction de la distance à la colonie, comme cela a été observé dans les eaux polaires (Karnovski & Hunt 2002). Au cours de la saison de reproduction, il peut y avoir une déplétion des ressources proches de la colonie (Murphy 1995) qui oblige les individus à fournir des efforts de prospection plus importants. Les espèces visiteuses participent aussi aux prélèvements de biomasse au sein des écosystèmes et aux transferts de biomasse entre les écosystèmes.

## 2.7 Conclusion

La distribution et l'abondance des oiseaux en mer, dans le sud-ouest de l'océan Indien, montrent les mêmes tendances que dans les autres régions déjà étudiées. Les répartitions spatiales des individus se font selon une hiérarchisation en fonction de l'échelle d'étude considérée, comme l'ont déjà démontré différents auteurs (Hunt & Schneider 1987, Schneider 1993, Fauchald *et al* 2000, Fauchald & Erikstad 2002). Cette distribution hiérarchique reflète la structure physique de l'environnement marin dans lequel les oiseaux évoluent et qui influence la distribution de la biomasse des niveaux trophiques inférieurs. La faible production des eaux tropicales exacerbe les tendances générales observées dans les autres écosystèmes. Ainsi, les ressources sont distribuées de façon plus hétérogène (Piontkovski & Williams 1995). Les espèces ont dû s'adapter à ces conditions particulières, en développant des stratégies de recherche alimentaire fondées sur les déplacements à faible coût énergétique (Flint & Nagy 1984, Ballance 1995, Weimerskirch *et al* 2003, Weimerskirch *et al* 2004, **Annexe 5**, Weimerskirch *et al* 2005a, **Annexe 6**) et sur des techniques de pêche en association avec les bancs de prédateurs marins (Au & Pitman 1986, 1988). Cette distribution éphémère des ressources induit un fonctionnement particulier des écosystèmes hauturiers tropicaux, avec des transferts de biomasse aux échelons supérieurs peu prévisibles à micro-échelle. En revanche, en considérant une échelle spatiale et temporelle plus importante, il est

possible d'estimer les flux d'énergie qui transitent par le compartiment oiseaux marins. De plus, la grande interaction qui peut exister entre les oiseaux marins et les thons de surface en milieu tropical laisse supposer que ces deux prédateurs ont des aires de répartition qui se chevauchent largement. Par conséquent, les oiseaux pourraient être utilisés comme des indicateurs de la distribution des thons, dans les écosystèmes hauturiers du sud-ouest de l'océan Indien, comme d'autres espèces (*Uria aalge*) ont déjà été utilisées dans d'autres écosystèmes (Furness & Camphuysen 1997, Barrett 2002). En effet, ces deux prédateurs supérieurs pourraient présenter des proies communes qui se concentreraient dans des secteurs connus par les espèces d'oiseaux marins et de poissons pélagiques.



# CHAPITRE 3

## REPRODUCTION ET ECOLOGIE TROPHIQUE DE LA STERNE FULIGINEUSE (*STERNA FUSCATA*) EN RELATION AVEC L'ENVIRONNEMENT MARIN

### *REPRODUCTION AND TROPHIC ECOLOGY OF THE SOOTY TERN (*STERNA FUSCATA*) IN RELATION TO THE MARINE ENVIRONMENT*





**Légendes des photos de la page précédente- *Captions of the photos from the previous page***

1-Adulte de sterne fuligineuse (*Sterna fuscata*) protégeant son oeuf – *Adult of sooty tern (Sterna fuscata) protecting its egg*

Photo: S. Jaquemet / Ecomar

2- Proies de sterne fuligineuse à différents stades de digestion – *Prey of sooty tern at various stages of digestion*

Photo : M. Le Corre/ Ecomar

3- Nourrissage d'un poussin de sterne par un de ses parents – *Sooty tern chick feed by one of its parents*

Photo : S. Jaquemet / Ecomar

### 3.1 Introduction

Près de 98% des oiseaux marins sont coloniaux et présentent un synchronisme de la reproduction (Hamer *et al* 2002). Ceci suggère que la vie en colonie confère à ces animaux des avantages, en terme d'adaptation à leur environnement. La vie en groupe dense permet, en mer, d'accroître l'effort et le succès de recherche alimentaire, en tissant un réseau de prospecteurs (Wittenberger & Hunt 1985) telles que les noddis bruns (*Anous stolidus*) Jaquemet *et al* 2004, **Annexe 3**) ou les sternes fuligineuses (Jaquemet *et al* sous presse, **Annexe 4**). Un autre avantage est l'ajustement possible de la période de reproduction, pas uniquement en se fondant individuellement sur les facteurs physiques de l'environnement, mais également sur le comportement des congénères (Coulson 2002). La vie en colonie faciliterait également la découverte de source de nourriture, en agissant comme un centre d'informations (Ward & Zahavi 1973). La condition corporelle des voisins renseignerait sur leur capacité à trouver de la nourriture et par la suite, ces individus serviraient de « guide » en mer pour trouver les concentrations de proies.

Il existe des inconvénients à la reproduction saisonnière en colonie liés à la compétition intraspécifique (Lewis *et al* 2001). En effet, le rayon de prospection alimentaire est limité lors de la reproduction chez beaucoup d'espèces (Flint 1991, Grémillet *et al* 2004, Weimerskirch *et al* 2005b) et la pression de pêche autour des colonies est forte (Diamond 1978, Grémillet *et al* 2004). Cette situation induit alors une déplétion des ressources autour des sites de reproduction et agirait sur le succès reproducteur des oiseaux (Lewis *et al* 2001). Ainsi, il existerait des mécanismes de densité-dépendance qui affecteraient la dynamique des populations d'oiseaux de mer. Ces mécanismes seraient les principaux facteurs de régulation des populations chez les espèces océaniques selon Ashmole (1968). Diamond (1978) suggère, au contraire, que la taille importante des populations d'oiseaux océaniques traduit une bonne adaptation à l'environnement marin. Les espèces qui nichent en grande colonie présenteraient des capacités supérieures de recherche alimentaire, liées en particulier au rayon de prospection. Ainsi les espèces les plus océaniques et migratrices seraient les moins soumises aux effets négatifs de la densité-dépendance. La sterne fuligineuse est une espèce très océanique (Flint 1991), qui se reproduit en colonies denses (Schreiber *et al* 2002) et qui présente par conséquent un modèle d'étude intéressant pour comprendre le lien entre l'environnement marin et l'écologie de la reproduction en milieu tropical.

Dans ce chapitre, la reproduction et l'écologie alimentaire de la sterne fuligineuse seront étudiées dans le sud-ouest de l'océan Indien, en se focalisant particulièrement sur les trois

Tableau 3.1-Synthèse du travail réalisé sur les sternes fuligineuses (*Sterna fuscata*) lors des missions de terrain

*Synthesis of the field work performed on sooty terns (Sterna fuscata) during the field sessions*

Missions	Dates	Durée (jours)	Principales manipulations	Principaux investigateurs
Europa 2002	24 juillet-07 septembre	45	Taille des populations, croissance des poussins, rythmes de nourrissage, régime alimentaire, condition corporelle	S. Jaquemet
Europa 2003	21 juillet-28 septembre	69	Taille des populations, croissance des poussins, rythmes de nourrissage, régime alimentaire, condition corporelle	S. Jaquemet, M. Le Corre, H. Weimerskirch
Juan de Nova 2002	18 décembre	1	Taille des populations	M. Le Corre
Juan de Nova 2003	23 janvier-13 février	21	Taille des populations, croissance des poussins, rythmes de nourrissage, régime alimentaire, condition corporelle	S. Jaquemet
Juan de Nova 2004	5-6 février	2	Régime alimentaire, condition corporelle	S. Jaquemet, H. Weimerskirch
Glorieuses 2003	15-25 mai	10	Taille des populations, régime alimentaire, condition corporelle	M. Le Corre
Glorieuses 2004	14-23 mai	9	Régime alimentaire, condition corporelle	M. Le Corre
Europa 2004*	3 août-14 septembre	42	Croissance des poussins, rythmes de nourrissage, régime alimentaire, condition corporelle	S. Jaquemet

\*: Les résultats de cette mission de terrain sont en cours d'analyse et ne sont pas inclus dans ce travail de thèse

grandes colonies du canal du Mozambique : Europa, Juan de Nova & Glorieuses. Un total de 199 jours de terrain a été réalisé, au cours de 8 missions de durée différente (**Tableau 3.1**). Pour chaque colonie, les missions ont eu lieu durant des saisons de reproduction consécutives, principalement pendant l'élevage des poussins. Les manipulations de terrain se sont focalisées principalement sur la sterne fuligineuse. Des manipulations sur les prédateurs introduits (piégeages de rats, comptage de corbeaux et de chèvres) ont aussi eu lieu. En 2003 et 2004, à Europa, les manipulations sur les fous à pieds rouges et les frégates du Pacifique ont permis d'étudier leur écologie en mer et leur régime alimentaire, comme présenté dans le chapitre 2. Dans ce chapitre, la phénologie de la reproduction des sternes du sud-ouest de l'océan Indien sera, tout d'abord, étudiée et mise en relation avec les changements de l'environnement marin. Cette étude de la phénologie se fonde sur un article réalisé dans le cadre de la thèse (Jaquemet *et al*, soumis, **Annexe 7**). La seconde partie du chapitre concerne l'écologie alimentaire des sternes du canal du Mozambique, pendant la période de reproduction des trois colonies d'étude. Elle donnera lieu à un article le régime alimentaire et l'écologie trophique de la sterne en reproduction (Jaquemet *et al*, en preparation, **Annexe 8**).

## **3.2 Variations géographiques de la phénologie de la reproduction**

### **3.2.1 Introduction**

Une question centrale de la théorie des traits d'histoire de vie est de savoir comment les animaux gèrent leur balance énergétique pour la production de jeunes, sans compromettre leur propre survie et leur reproduction future (Stearns 1992). Chez les oiseaux marins, les espèces les plus océaniques sont généralement les plus longévives, du fait de la distribution très hétérogène de leur proies (Hamer *et al* 2002). En effet, ces espèces doivent déployer des efforts importants pour leur recherche alimentaire, qui ne sont pas forcément compatibles avec les contraintes de la reproduction. La production de peu de jeunes par saison de reproduction, sur plusieurs années, a donc été la solution retenue par ces organismes pour maximiser leur succès reproducteur ultime (au cours de leur vie d'adulte reproducteur) (e.g. Weimerskirch 2002). Chez ces espèces longévives, le régime de reproduction est généralement saisonnier et lié à la variation saisonnière de disponibilité en proies dans leur habitat (Schreiber 1980, Ainley & Boekelheide 1990, Hamer *et al* 2002). Le facteur ultime dictant la reproduction est donc la disponibilité en nourriture (Schreiber 1980), les facteurs

proximaux étant souvent d'origine environnementale (Schreiber 2002). La photopériode va avoir un rôle prépondérant dans le déclenchement de la « machinerie » hormonale nécessaire à la reproduction (Groscolas *et al* 1986). Chez les oiseaux marins tropicaux, le lien entre l'initiation de la reproduction, la sécrétion hormonale et la photopériode semble assez lâche (Lormée *et al* 2000) et d'autres facteurs d'origine environnementale, tels que la température des eaux de surface pourraient jouer le rôle de déclencheur (Le Corre 2001).

Ainsi, chez les espèces tropicales, les saisons de reproduction sont moins contraintes par la saisonnalité climatique (Lormée *et al* 2000, Hamer *et al* 2002). Le régime dominant est saisonnier, mais des reproductions sub-annuelle ou bi-annuelle sont plus communes qu'en milieu tempéré ou polaire (e.g. Ashmole 1963, Diamond 1976, Nelson 1978, Hamer *et al* 2002). La sterne fuligineuse a une reproduction le plus souvent annuelle et saisonnière (Schreiber *et al* 2002), mais peut parfois présenter un régime sub-annuel (Ashmole 1963).

Aux Seychelles, la reproduction des sternes sur les différentes îles est saisonnière, elle a lieu dans la plupart des colonies pendant l'hiver austral (Feare 1976a, Feare 1981, Rocamora *et al* 2003). Dans le canal du Mozambique, la phénologie de la reproduction des sternes n'a été que peu étudiée. Le régime de reproduction est saisonnier dans certaines îles ; il a lieu en hiver austral à Europa et en été austral à Juan de Nova (Le Corre 2001). Aux Glorieuses, le régime n'est pas bien connu, mais il est probablement non saisonnier (Diamond & Prys-Jones 1986, Le Corre 2001). La présence de l'isotherme 23°C, qui est la limite entre les eaux tropicales et sub-tropicales (Ashmole 1971), et la plus forte abondance en thons, proche des sites de reproduction, ont été évoquées comme favorable à la communauté d'oiseaux marins d'Europa, qui se reproduisent en hiver austral (Le Corre 2001). En revanche, bien que connue, la reproduction estivale et saisonnière des sternes de Juan de Nova n'est pas comprise (Le Corre 2001). Enfin, les mécanismes sous-jacents à la décision de s'engager dans la reproduction ne sont clairement identifiés. Ce travail est donc une étude plus approfondie de la phénologie de la reproduction des sternes, dans le canal du Mozambique et Bird Island, aux Seychelles. L'analyse en parallèle de l'environnement marin, autour des sites de reproduction, est réalisée. Cette analyse permet de mieux comprendre les facteurs environnementaux sous-jacents aux contrastes de reproduction entre les différents sites. Elle s'appuie sur l'article qui présente le rôle potentiel des facteurs proximaux de l'environnement sur la reproduction des sternes, dans le sud-ouest de l'océan Indien (Jaquemet *et al*, soumis, **Annexe 7**).

### 3.2.2 Matériels et méthodes

La reproduction de la sterne fuligineuse a été étudiée en relation avec l'environnement marin à Europa, Juan de Nova, l'île du Lys (archipel des Glorieuses) et Bird Island (archipel des Seychelles). Lors des différentes missions de terrain, au cours de l'élevage, des mesures d'ailes pliées ont été réalisées sur des poussins de différents âges. Ces missions se sont déroulées (1) en hiver austral à Europa en 1995 (M. Le Corre), 2002 et 2003, 2004 (2) à Juan de Nova pendant l'été austral en 2002 et 2003 et (3) à l'île du Lys durant les mois de mai 2003 et 2004 (**Tableau 3.1**). La taille de l'aile pliée a été utilisée pour déterminer l'âge des poussins et par la suite calculer la date des pontes. Les données utilisées pour Bird Island sont celles publiées par Feare (1976). Une relation entre la taille de l'aile pliée et l'âge du poussin est déterminée pour les sternes des Seychelles par Feare (1976). La date de ponte est évaluée à partir de la date d'éclosion, en considérant une durée moyenne d'incubation de 28 jours (Schreiber *et al* 2002). La distribution des dates de ponte a permis dans un premier temps d'estimer les pics de ponte pour Europa, Juan de Nova & Glorieuses. La distribution des dates de pontes des sternes de Bird Island a été déterminée, *in situ* (Feare 1976a). Dans un deuxième temps, la saisonnalité de la reproduction est étudiée en comparant le décalage temporel entre les pics de ponte des différentes années, pour les trois îles du canal du Mozambique. A Bird Island, la reproduction des sternes est saisonnière (Feare 1976a, 1981). Parallèlement aux saisons de reproduction, l'évolution mensuelle de l'environnement marin, autour des colonies, a été suivie. L'analyse des températures de surface (SST) sur la période 1997-2003 et de la production primaire, estimée par la concentration en chlorophylle *a* de surface (CC) entre 1997 et mars 2004, a été réalisée, dans un rayon de 500 km autour des colonies. Il s'agit du rayon maximal théorique de prospection alimentaire, estimé pour les adultes en reproduction dans le Pacifique (Flint 1991). Les données satellites, issues des bases de données SeaWiFS (NASA/GSFC, projet 'Mission to Planet Earth' du Southampton Oceanographic Centre, UK) et IGOSS (<http://ingrid.ldgo.columbia.edu>) ont été utilisées pour le suivi des SST et des CC. Les changements locaux de tendances dans les séries temporelles de SST et CC ont été déterminés par la méthode des sommes cumulées (Ibanez *et al* 1993). Cette méthode permet de reconnaître les changements de tendance d'une série et de déterminer la date de ces changements. Enfin, les statistiques de pêche thonière (palangre + senne) autour des différents sites étudiés ont été analysées, pour avoir un indice de l'abondance relative en thon, pendant les périodes de reproduction des sternes. En effet, les sternes fuligineuses sont fortement liées à la présence de thons de surface pour se nourrir (Au

& Pitman 1986, Jaquemet *et al* 2004, **Annexe 3**). Ceci pourrait être une pression de sélection suffisante pour synchroniser leur reproduction avec la présence, en plus forte abondance, de ces grands poissons pélagiques dans les parages des sites de reproduction (Le Corre 2001).

### 3.2.3 Principaux résultats

Comme dans le chapitre 2, les résultats de cette partie sont présentés dans un article (Jaquemet *et al*, soumis, **Annexe 7**) décrivant les relations entre les changements de l'environnement marin autour des sites de pontes et les périodes de reproduction des sternes. Une synthèse des principaux résultats mis en évidence suit.

**La reproduction des sternes** à Europa, Juan de Nova et Bird Island est annuelle et saisonnière (12 mois entre deux pontes). A l'île du Lys, cette reproduction présente un décalage temporel d'environ 11 mois, entre deux pontes successives. En effet, la date moyenne de pontes, calculée à partir des dates de pontes de deux années consécutives (2003 et 2004), est moins bien marquée qu'aux autres sites, suggérant ainsi un décalage entre les pics de pontes des deux années (**Figure 3.1**).

**L'environnement marin** présente, lui, des rythmes saisonniers marqués autour de l'ensemble des sites étudiés, aussi bien pour la température de surface que pour la chlorophylle *a*. Les températures de surface sont les plus basses en hiver austral, les plus chaudes en été et présentent de courtes périodes de transition aux intersaisons. La production des eaux de surface est également saisonnière et suit les tendances des températures de surface. La concentration en chlorophylle *a* est la plus élevée en hiver austral autour d'Europa et de Bird Island. Elle est la plus élevée, à la fin de l'été austral, autour de Juan de Nova. Les plus fortes valeurs de production primaire sont atteintes à la fin de l'hiver austral (septembre) autour des Glorieuses. Les eaux les plus productives sont celles qui se situent autour de Juan de Nova et les moins productives autour d'Europa (**Figure 3.1**).

**Les prises de thon**, issues des bases de données de la Commission Thonière de l'Océan Indien (CTOI, A. Fonteneau et F. Marsac, pers. comm.) sont très différentes selon les sites de pêche. Elles présentent également des variations qui ne sont pas clairement liées aux périodes de reproduction des sternes, ni directement reliées aux rythmes saisonniers de l'environnement. Les prises à la palangre, qui ciblent principalement les thons de profondeur, et les prises à la senne, qui ciblent principalement les thons de surface, ne sont pas corrélées entre elles, ni directement avec les variations de SST et de CC. Cependant l'échelle d'étude considérée n'est peut être pas la meilleure compte tenu de la grande mobilité de ces

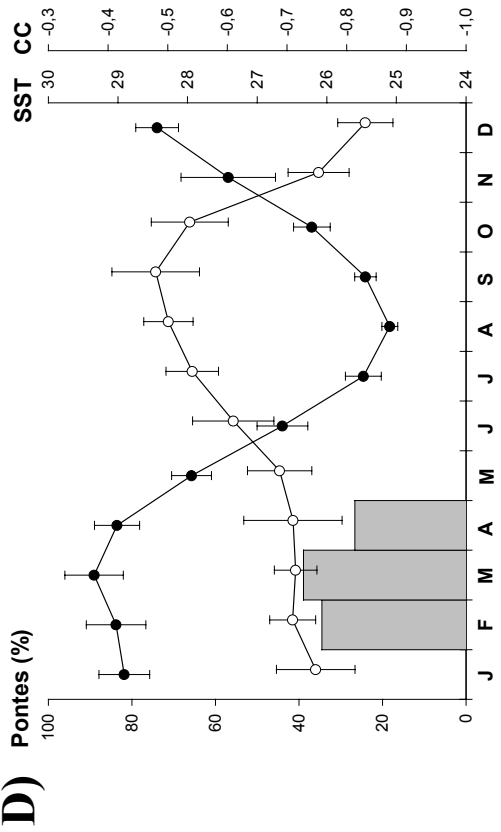
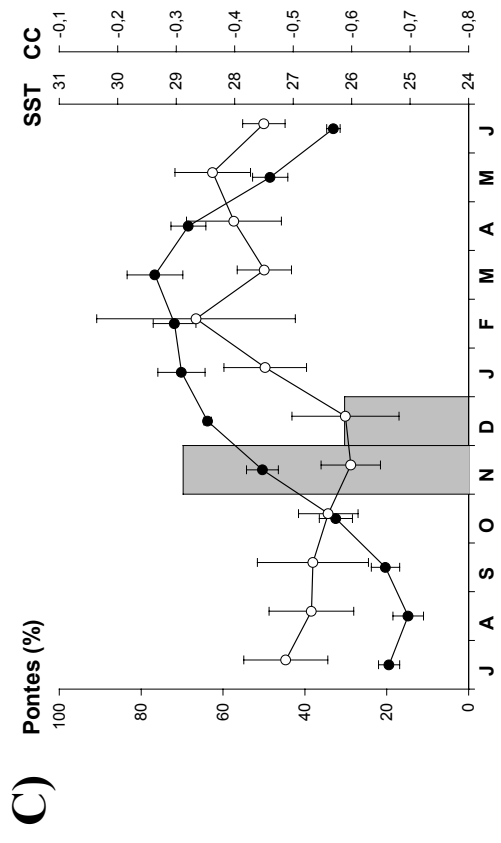
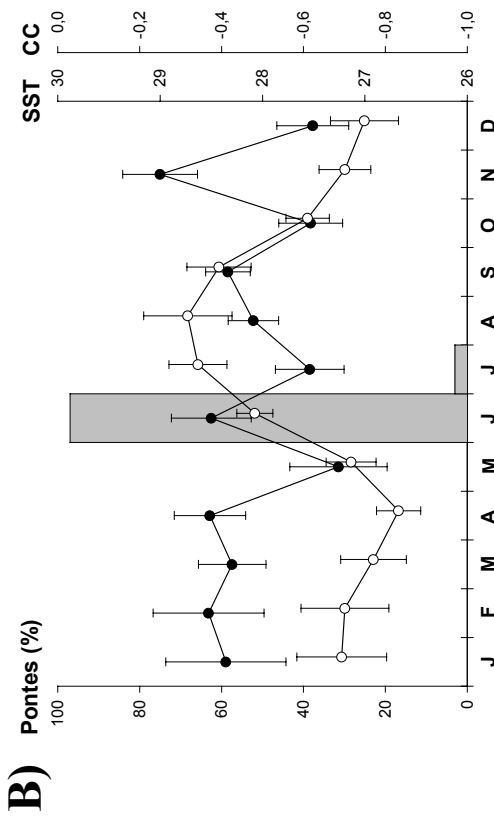
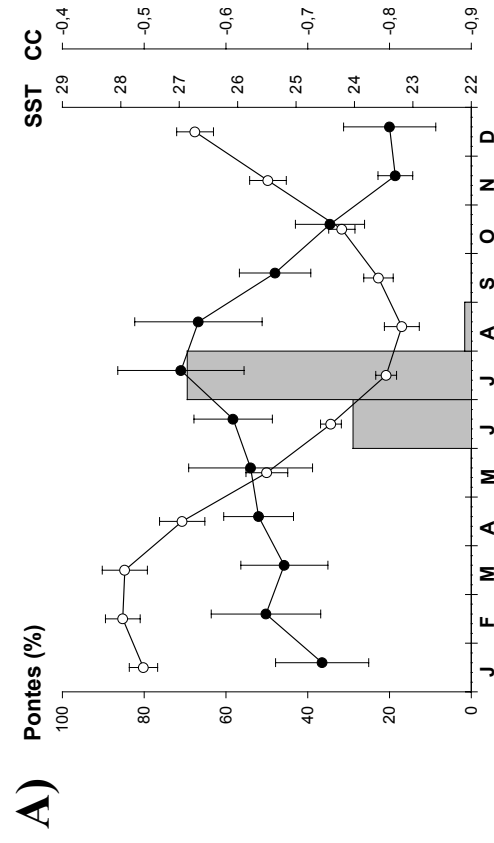


Figure 3.1- Distribution des pontes de sternes fuligineuses à Europa (A), Bird Island (B), Juan de Nova (C) et Glorieuses (D) et évolution mensuelle de la température de surface (SST en °C) et de la concentration en chlorophylle (CC en  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ), dans un rayon de 500 km autour des îles

*Distribution of the laying of sooty terns at Europa (A), Bird Island (B), Juan de Nova (C), and Glorieuses (D) and monthly evolution of the sea surface temperatures (SST in °C) and chlorophyll concentration (CC in  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ), in a circle of 500 km around the islands*



organismes et les tendances observées autour des sites de reproduction ne reflètent peut être pas la réalité.

**Les sternes se reproduisent** à Europa et Bird Island de façon saisonnière, en hiver austral, lorsque les SST sont les plus basses et que les CC sont les plus fortes (**Figure 3.1A,B**). La ponte et l'incubation ont lieu pendant le pic annuel de production primaire. La reproduction des sternes de Juan de Nova est également saisonnière, le pic de ponte et l'incubation se déroulent lorsque les SST et la production primaire s'accroissent pour atteindre leur maximum annuel (**Figure 3.1C**). La reproduction à l'île du Lys semble indépendante des rythmes saisonniers de l'environnement (**Figure 3.1D**), puisque qu'elle a lieu tous les 11 mois, ce qui décale d'un mois le pic de ponte d'une reproduction à l'autre.

La simple mise en relation des pics moyens de pontes et des évolutions mensuelles de la température de surface, sur la période 1997-2003, et de la concentration en chlorophylle, sur la période 1997-Mars 2004, ne présente pas toujours de concordance évidente (i.e. Juan de Nova). A l'inverse, l'étude des changements mensuels de la tendance des deux séries temporelles (SST et CC) indique que ces paramètres présentent un changement de tendance marqué, qui concordent avec la période de ponte des sternes, sur les 3 sites où la reproduction est saisonnière (**Figure 3.2**). Il semble donc qu'il existe un lien entre les changements saisonniers d'environnement autour des sites et la reproduction des sternes d'Europa, Juan de Nova et Bird Island.

#### 3.2.4 Discussion

L'étude conjointe de la saisonnalité de la reproduction des sternes et de la saisonnalité de l'environnement marin suggère qu'il existe une corrélation entre les deux. Lorsque les changements d'environnement s'accompagnent de modifications physiques du milieu marin, les sternes se reproduisent de façon saisonnière. Autour d'Europa, Juan de Nova et Bird Island, l'augmentation de la CC se fait de pair avec la mise en place de structures physiques favorisant les remontées d'eaux profondes et l'agrégation des organismes proies. Les températures de surface auraient un rôle proximal dans la décision de s'engager dans la reproduction, le facteur ultime étant la disponibilité en nourriture dans le milieu. D'autres facteurs, telle que la photopériode (Schreiber 1980, Groscolas *et al* 1986), peuvent jouer un rôle dans cette décision. La nourriture dans le milieu marin exercerait un contrôle évolutif sur la phénologie de la reproduction (Immelmann 1973, Schreiber 1980).

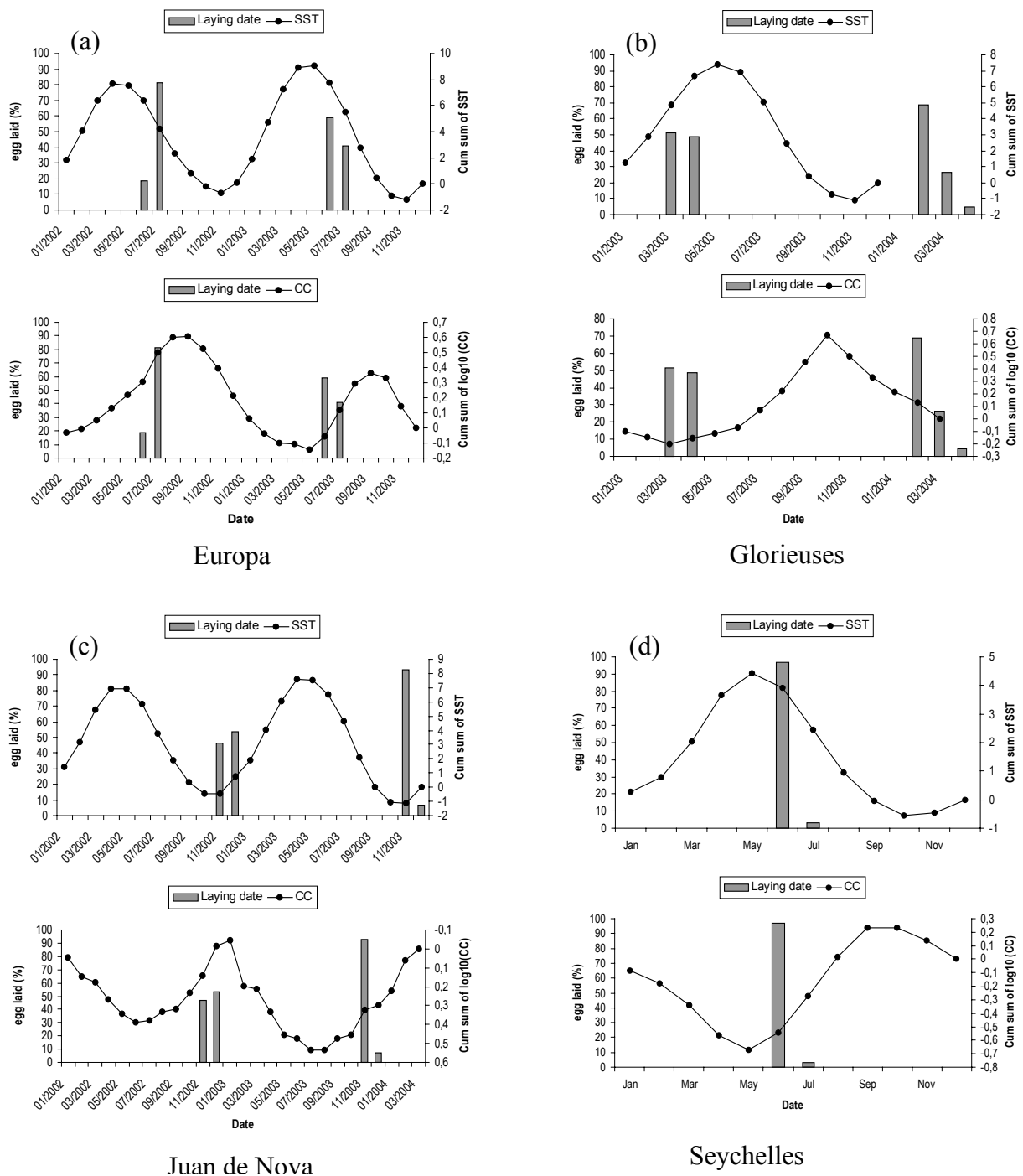


Figure 3.2-Corrélation entre les pontes mensuelles par îles et les valeurs de sommes cumulées des températures de surface (SST) et de concentration en chlorophylle (CC). Les données de pontes des Seychelles sont de 1974, mais les SST et CC sur la période 1997-2003

*Correlation between the monthly percentage of eggs laid per island and the cum-sum of the monthly deviation of Sea Surface Temperature (SST) and Chlorophyll Concentration (CC) to the mean of the respective series. For the Seychelles, laying dates are from 1974 and mean SST and CC over the 1997-2003 period*  
 d'après (from) : Jaquemet *et al* soumis, (**Annexe 7**)

A l'inverse, le changement saisonnier de l'environnement marin autour des Glorieuses ne s'accompagne pas de modifications physiques majeures de la colonne d'eau. En effet, l'île est continuellement sur la trajectoire de la branche nord du courant sud-équatorial (Swallow *et al* 1988, cf chapitre 1). De ce fait, la distribution des proies autour de la colonie ne présenterait pas de changements marqués et prévisibles, au cours de l'année. En particulier, les agrégations d'organismes marins ne seraient pas aussi importantes qu'autour des autres sites. Lorsque l'environnement ne confère pas de conditions qui vont permettre d'optimiser le succès reproducteur, les oiseaux ont plus d'intérêts à s'engager dans la reproduction aussi souvent que possible, afin de maximiser leur descendance (Ashmole 1963). Le décalage de 11 mois, observé entre deux pontes successives implique nécessairement une reproduction potentielle à tous les mois de l'année. Cette situation suppose une disponibilité en proies dans le milieu, toute l'année, supérieure à un seuil au-dessous duquel les oiseaux n'ont pas intérêt à se reproduire. Il a été suggéré depuis longtemps que le facteur externe ultime qui exerce un contrôle de la reproduction est la possibilité de se nourrir dans le milieu (Lack 1966, Schreiber 1980). Ainsi, l'ajustement de la production d'hormones intervenant dans la reproduction aux conditions environnementales permet de faire coïncider la période de d'élevage des jeunes avec la période de disponibilité maximale en nourriture (Wingfield 1980, Lormée *et al* 2000). Les facteurs externes sont donc des indices proximaux de l'environnement, qui renseignent les oiseaux sur la période la plus favorable pour la reproduction (Schreiber 1980). La photopériode est un facteur proximal qui joue un rôle important au niveau des hautes latitudes dans l'engagement des oiseaux à se reproduire. En milieu tropical, cette photopériode est moins variable et d'autres facteurs, d'ordre énergétique (Ashmole 1971), sociologique (Schreiber & Ashmole 1972) et environnementaux (Le Corre 2001) peuvent intervenir chez les oiseaux. Les individus des Glorieuses sont capables de s'engager dans une reproduction moins d'un an après la précédente, ce qui signifie qu'ils seraient capables de reconstituer leurs réserves énergétiques et de boucler le cycle de mue plus rapidement que ceux des autres îles. Cependant, il n'est pas exclu que la reproduction commence alors que le cycle annuel de reproduction et de mue n'a pas encore été entièrement réalisé. En effet, à Ascension dans le Pacifique, où la reproduction a lieu à des intervalles de 9-11mois, Ashmole (1963) a constaté que certains oiseaux n'avaient pas entièrement mué, avant de s'engager dans une autre reproduction. Les oiseaux, dont la reproduction a échoué la saison précédente possèdent un plumage mieux reconstitué que ceux qui ont élevé un poussin. Cette variation géographique de la phénologie de la reproduction des sternes traduit indirectement un certain fonctionnement des écosystèmes de la zone sud-ouest de l'océan

Indien (chapitre 1). En effet, à l'exception des Glorieuses, les périodes de reproduction suivent les variations climatiques saisonnières, induites par la mousson dans le nord et la convergence sub-tropicale dans le sud. A Juan de Nova, la reproduction coïnciderait avec la présence d'une structure tourbillonnaire à méso-échelle (< 500 km) qui prendrait place au niveau de la partie étroite du centre du canal (Saetre 1985, Schouten *et al* 2003). Des saisons de reproduction dictées par les variations de l'environnement sont communes chez de nombreuses espèces d'oiseaux vivant en milieu tempéré et polaire et plusieurs études l'ont mis en évidence (e.g. Martin 1987, Forchhammer *et al* 1998, Frederiksen *et al* 2004). En milieu tropical, le phénomène a été moins étudié (Schreiber 2002) et des rythmes saisonniers ou non saisonniers de reproduction peuvent exister (Schreiber 1980, Schreiber 2002). En milieu tropical, lorsque l'environnement marin est influencé par un forçage climatique saisonnier marqué, un rythme de reproduction saisonnier semble prédominer (Harrison *et al* 1983, Le Corre 2001). En effet, ce forçage de l'océan va s'accompagner souvent d'une plus grande disponibilité en proies, comme cela a été observé au niveau de l'upwelling du courant de Californie, en été (Ainley & Boekelheide 1990). Cette reproduction synchronisée, saisonnière induit des prélèvements de biomasse importants, nécessaires au maintien des adultes en reproduction et à l'élevage des poussins. De plus, ces prélèvements se font sur des étendues océaniques relativement proches des colonies, compte-tenu du rayon de prospection restreint des sternes en reproduction (Flint 1991). Il existe donc, au cours de l'année, une forte variabilité des transferts de biomasse au sein des écosystèmes pélagiques hauturiers, des niveaux trophiques inférieurs vers le niveau trophique supérieur constitué par les oiseaux marins. Les sternes, en particulier, qui ont une reproduction synchrone, pourraient avoir un impact non négligeable sur leur habitat marin. Ces prélèvements sont limités dans le temps et l'espace autour des sites où la reproduction est saisonnière. Ils sont limités dans l'espace et le temps aux Glorieuses, mais ces transferts peuvent se produire à tous les mois de l'année.

L'estimation de ces transferts entre niveaux trophiques, par l'analyse comparée du régime alimentaire des sternes des différentes îles, peut apporter des informations importantes sur les différences de fonctionnement de ces écosystèmes marins. En effet, la compréhension du fonctionnement des écosystèmes passe souvent par l'étude de leur structure (Frontier & Pichod-Viale 1998). Les relations prédateurs-proies qui existent entre les organismes marins et les sternes vont donc permettre d'avoir une première approche de la structuration des chaînes trophiques au sein des écosystèmes hauturiers de la zone d'étude. La suite de ce travail s'intéresse au régime alimentaire des sternes du canal du Mozambique et plus largement à leur écologie trophique.

### **3.3 Ecologie alimentaire de la sterne fuligineuse (*Sterna fuscata*) dans le canal du Mozambique**

#### **3.3.1 Introduction**

Les études sur l'écologie alimentaire de la sterne fuligineuse sont peu nombreuses. De plus, à l'exception d'une étude récente menée en Australie (Surman & Wooller 2003), les autres sont relativement anciennes (Ashmole 1963, Feare 1976a, Harisson *et al* 1983). Ces premières études sur les sternes fuligineuses n'ont pas porté directement sur le régime alimentaire mais plus sur la biologie de la reproduction. Ainsi, les grands groupes de proies ont simplement été décrits, mais les études quantitatives sur la composition spécifique en proies restent rares (voir cependant Harisson *et al* 1983), ou uniquement focalisées sur certaines proies (e.g. Hensley & Hensley 1995). La sterne fuligineuse est l'oiseau tropical le plus abondant et qui présente une distribution large en région sub-tropicale (Schreiber *et al* 2002). Ses prélèvements de biomasse à l'échelle mondiale s'élèvent à plus de 3 millions de tonnes par an (Brooke 2004). Elle fait partie de la guildes des oiseaux associés aux prédateurs marins de surface (Harisson *et al* 1983), dont l'impact sur le milieu marin, à Hawaii, est très important puisque les prélèvements ont été estimés à 117400 tonnes par an, soit plus de 28% de la consommation totale des oiseaux d'Hawaï (Harisson & Seki 1987).

Dans le canal du Mozambique, les populations de sternes des îles d'Europa, Juan de Nova et Glorieuses, malgré leur importance (Le Corre & Jaquemet 2005, **Annexe 1**), n'ont pas fait jusqu'à maintenant l'objet d'étude écologique, contrairement à d'autres espèces de la zone (Le Corre *et al* 2003). Dans cette partie est présentée le régime alimentaire des sternes des trois colonies principales du canal du Mozambique, ainsi qu'une estimation des prélèvements de biomasse, par population, en saison de reproduction. Cette étude s'appuie sur un article préparé dans le cadre de cette thèse (Jaquemet *et al*, en préparation, **Annexe XX**).

#### **3.3.2 Matériels et méthodes**

L'analyse du régime alimentaire, des fréquences de nourrissage des poussins et de la condition corporelle des poussins a été réalisée au cours de saisons de reproduction consécutives. Les échantillons ont été récoltés et les mesures biométriques effectuées lors des campagnes de terrain à Europa, Juan de Nova et l'île du Lys (**Tableau 3.1**). L'ensemble des traitements et des analyses a été conduit au laboratoire.

Sur le terrain, la taille des différentes colonies reproductrices a d'abord été estimée, par un échantillonnage aléatoire simple (Frontier 1983). Le comptage des œufs et le relevé des caractéristiques de recouvrement de la végétation ont été réalisés aléatoirement et de façon indépendante, dans toutes les colonies, dans des cercles de 10m<sup>2</sup>. L'échantillonnage a été effectué en différents endroits des colonies, afin de déterminer des densités moyennes en œufs, par type de végétation dominant. La surface des colonies et le pourcentage de recouvrement, par la végétation dominante, ont également été estimés, en faisant le tour de chacune d'entre elles avec un GPS. La densité moyenne en œufs par type de végétation dominante et la surface occupée par chaque ensemble végétal ont été utilisées pour estimer la taille de la population reproductrice. Le nombre d'œufs par unité de surface en fonction de la végétation, rapporté à la surface totale de la colonie a permis d'évaluer le nombre d'œufs et par conséquent, le nombre de couples reproducteurs par colonies.

Des régurgitats de poussins de différents âges et parfois d'adultes ont été récoltés, au cours de toute la durée des missions. Ces régurgitats ont été obtenus lors du nourrissage des poussins par les adultes, principalement en fin de journée. L'ensemble des individus capturés pour l'étude du régime alimentaire, a été mesuré, pesé et bagué, afin de n'être manipulé qu'une seule fois au cours d'une saison de reproduction. Parallèlement, d'autres individus ont été capturés, mesurés, pesés et bagués, durant toute la durée du terrain afin d'étudier leur condition corporelle en fonction de l'âge, du site et de l'année. Le nourrissage des poussins par les adultes a également été étudié. A Europa et Juan de Nova, des poussins d'âge connu et supérieur à une semaine, ont été enfermés à l'intérieur d'un enclos dissimulé dans la végétation, pour une durée allant d'une semaine à 10 jours. Ces poussins ont été mesurés, pesés et marqués à l'aide d'une bague métallique numérotée et de bagues couleurs, pour être reconnus individuellement, à distance. Quand cela était possible, les parents des poussins marqués ont été également capturés pour les individualiser avec des bagues de couleur. Depuis un affût, les rythmes de nourrissage des poussins ont été étudiés en continu, de l'aube au crépuscule. Les heures des repas par les adultes ont été consignées, ainsi que les parents qui nourrissaient lorsque ces derniers avaient un code couleur (bagues). En parallèle, les poussins ont été pesés toutes les six heures, y compris la nuit, pour suivre les variations de masse corporelle, en fonction des repas reçus. De plus, cette pesée a permis de déterminer, les nourrissages de nuit et d'éventuels repas non observés pendant la journée. Un gain de masse corporelle supérieur à deux grammes, entre deux pesées consécutives, est considéré comme la conséquence d'un nourrissage. Ce seuil de deux grammes permet de prendre en compte l'erreur de pesée due au matériel et aux conditions de terrain ( $\pm 1$  gramme). L'ensemble des

mesures réalisées sur les individus a permis de calculer un indice de condition corporelle (BCI) pour chacun d'eux, en fonction de la taille de l'aile pliée et de la masse corporelle (**Tableau 3.2**).

En laboratoire, les contenus stomacaux des oiseaux ont été analysés afin de déterminer la composition du régime alimentaire des sternes dans les différentes îles, selon le protocole utilisé en particulier par Cherel *et al* (2002) et sur les oiseaux d'Europa par Le Corre *et al* (2003). La composition spécifique du régime alimentaire a été déterminée à partir du tri et de l'identification des proies. De plus, des reconstitutions de biomasse ont été effectuées, pour estimer la masse réelle des repas. Les différences et les similitudes, intersites et interannuelles, dans l'alimentation des sternes ont été évaluées, en calculant l'indice de chevauchement alimentaire de Morisita-Horn (C<sub>mh</sub>, Magurran 1988) et un indice d'importance relative des proies (**Tableau 3.2**, IRI, Pinkas *et al* 1971).

La biométrie et les distributions de fréquence de tailles des principales proies ont également été étudiées. Enfin, la consommation de biomasse à l'échelle des populations des différentes îles a été estimée. Les biomasses des principaux groupes de proies consommées par les sternes ont été évaluées, par saison de reproduction. Pour les poussins, la consommation de biomasse a été calculée à partir des données de régime alimentaire et de fréquence de nourrissage, en particulier. L'estimation a été faite pour un succès reproductif théorique de 100%, puis pour un succès reproducteur de 60%, taux généralement admis pour les espèces d'oiseaux marins océaniques longévives (Brooke 2004) et proche de celui trouvé au Seychelles (Feare 1976a). Pour les adultes, les besoins en nourriture par saison de reproduction ont été déterminés à partir des besoins énergétiques quotidiens (*Field metabolic rates* (FMR) (Nagy *et al* 1999). Le nombre total d'adultes a également été estimé, par colonie, en considérant que le nombre total d'individus (adultes et poussins) sur une colonie est cinq fois celui du nombre de couples reproducteurs (Brooke 2004). Sachant, qu'il y a un poussin par couple, le nombre de couples reproducteurs a été multiplié par quatre pour obtenir le nombre d'adultes par colonie. Le régime alimentaire des adultes a été considéré comme identique à celui des poussins, concernant l'importance relative de chaque groupe. Une valeur moyenne de 5,5 kJ.g<sup>-1</sup> a été prise pour toutes les proies (Brooke 2004).

Tableau 3.2- Présentation des indices utilisés pour l'étude de l'écologie alimentaire des sternes fuligineuses

*Presentation of the index used for the study of the feeding ecology of the sooty terns*

---

**BCI** =  $1 - ((TM - OM) / TM)$ , d'après Le Corre *et al* 2003

TM : Masse corporelle théorique pour une longueur d'aile pliée donnée, d'après Feare 1976a

OM : Masse corporelle observée sur le terrain

**BCI (indice de condition corporelle)** : La valeur théorique du BCI est de 1, une valeur d'indice inférieure à 1 signifie que l'oiseau a une masse corporelle inférieure à celle qu'il devrait avoir par rapport à la taille de son aile et qu'il est en mauvaise condition corporelle. Inversement, un indice supérieur à 1 signifie que l'oiseau est en bonne condition corporelle

---

**Cmh** =  $(2 \sum (a_n_i * b_n_i)) / ((d_a + d_b) * a_N * b_N)$ , d'après Magurran 1988

- $a_n_i$  and  $b_n_i$  nombre (ou biomasse reconstituée) de proies  $i$  dans le régime alimentaire des sternes, pour les sites (ou années)  $a$  et  $b$
- $a_N$  et  $b_N$  : nombre total de proies (ou biomasse reconstituée totale) dans le régime alimentaire des sternes, pour les sites (ou années)  $a$  et  $b$
- $d_a = \sum a_n_i^2 / a_N^2$
- $d_b = \sum b_n_i^2 / b_N^2$

**Cmh (indice de chevauchement alimentaire de Morisita-Horn)** : Une valeur de l'indice égale à 1 signifie qu'il y a un chevauchement alimentaire totale entre les deux sites (ou années), alors qu'une indice de 0 signifie qu'il n'y a aucun recouvrement alimentaire entre les deux. Un chevauchement alimentaire est considéré comme significatif lorsque l'indice est supérieur à 0,6 (60% de proies communes)

---

**IRI** =  $(N (\%) + M (\%)) * O (\%)$ , d'après Pinkas *et al* 1971

- N : abondance
- M : masse reconstituée
- O : Occurrence

**IRI (Indice d'importance relative d'une proie)**: Cet indice est calculé pour chaque type de proies qui compose le régime alimentaire. Plus la valeur de l'indice est élevée et plus la proie a de l'importance dans l'alimentation de l'organisme étudié

---



Tableau 3.3- Nombre de colonies de sternes fuligineuses (*S. fuscata*), densité moyenne en nids et nombre de couples reproducteur estimé par sites d'études. Les lettres indiquent les différences significatives de densités à  $p < 0,01$

*Number of sooty tern (Sterna fuscata) colonies, mean nest density and estimation of the number of breeding pairs by studied locations. Values of density with different letters are significantly different at  $p < 0.01$*

Iles	Nombre de colonies	Densité moyenne ( $\pm$ écart type) en œufs.m <sup>-2</sup>	Nombre de couples reproducteurs ( $\pm$ intervalle de confiance)
Europa 2002	15	1,2 $\pm$ 0,5 <sup>a</sup>	735352 $\pm$ 218387
Juan de Nova 2003	2	4,6 $\pm$ 1,4 <sup>b</sup>	1987592 $\pm$ 436845
Glorieuses (Lys) 2003	2	4,1 $\pm$ 1,7 <sup>b</sup>	269250 $\pm$ 32196

Tableau 3.4- Chevauchement intersite et intrasite dans le régime alimentaire des sternes d'Europa, Juan de Nova et Glorieuses, en nombre de proies (A) et en biomasse reconstituée (B)

*Intersite and intrasite feeding overlap in the diet of the sooty terns from Europa, Juan de Nova and Glorieuses in number of prey (A) and reconstituted biomass (B)*

D'après (from): Jaquemet *et al*, en préparation, **Annexe 8**

<b>A)</b>	Glorieuses	Juan de Nova	Europa
Europa	0.229	0.188	0.436
Juan de Nova	0.927	0.949	
Glorieuses	0.573		

<b>B)</b>	Glorieuses	Juan de Nova	Europa
Europa			0.681
Juan de Nova		0.708	0.543
Glorieuses	0.709	0.667	0.889

### 3.3.3 Principaux résultats

**La taille moyenne des populations reproductrices** de sternes fuligineuses a été estimée pour les trois îles (**Tableau 3.3**). Juan de Nova accueille la plus grande population reproductrice, avec près de 2 millions de couples. La population d'Europa est également abondante, bien que 2,6 fois moins importante que celle de Juan de Nova. L'île du Lys accueille la plus petite population de sternes des trois sites, avec près de 270000 couples. Les densités moyennes en nids sont de plus de 4 œufs.m<sup>-1</sup> à Juan de Nova et aux Glorieuses et ne diffèrent pas significativement. Elles sont par contre significativement supérieures à celles d'Europa (**Tableau 3.3**).

**La composition du régime alimentaire** des sternes est différente selon les sites (**Figure 3.3**). La masse moyenne des repas est la plus élevée à Europa et la moins élevée à l'île du Lys. Le nombre moyen de proies par contenu est le plus faible à Europa et le plus élevé à Juan de Nova, mais ce dernier ne diffère pas significativement de celui de l'île du Lys. La diversité spécifique en proies est la plus élevée pour Europa et la plus faible pour les Glorieuses.

Les sternes d'Europa consomment principalement des calmars et des poissons (**Figure 3.3**), qui sont de grande taille par rapport aux proies consommées dans les autres îles. Les poissons sont essentiellement des juvéniles d'espèces pélagiques, telles que les Carangidés, les Exocoetidés et les Noméidés ; les calmars sont quasi-exclusivement de la famille des Ommastrephidés (**Figure 3.4**). Les crustacés sont peu abondants en général. Il est cependant intéressant de noter la forte abondance en stomatopodes *Natosquilla investigatoris*, dans certains contenus stomacaux de sternes d'Europa, en 2002. Le chevauchement alimentaire interannuel à Europa est de 40% en nombre de proies et de 69% en biomasse (**Tableau 3.4**). Ainsi, la biomasse en organismes par contenu est peu différente entre les années, alors que la nature des proies diffère plus largement. En 2003, la part des Carangidés a diminué au profit des Noméidés par rapport à 2002. Le régime alimentaire des sternes de Juan de Nova est essentiellement fondé sur les poissons et plus précisément sur les larves de poissons épipélagiques (Engraulidés) et les poissons de récifs (Mullidés et Holocentridés) (**Figure 3.3**). Les calmars de la famille des Ommastréphidés et les Exocoetidés complètent pour l'essentiel le régime alimentaire. Le chevauchement alimentaire interannuel est élevé, aussi bien en biomasse qu'en nombre de proies, ce qui signifie que les repas sont quasiment identiques entre les années. Ce résultat est très intéressant puisque, lors de la saison de reproduction 2003-2004, les contenus n'ont été récoltés que pendant deux jours, sur des poussins âgés de plus d'un mois. Le régime alimentaire des sternes des Glorieuses est le moins diversifié, mais

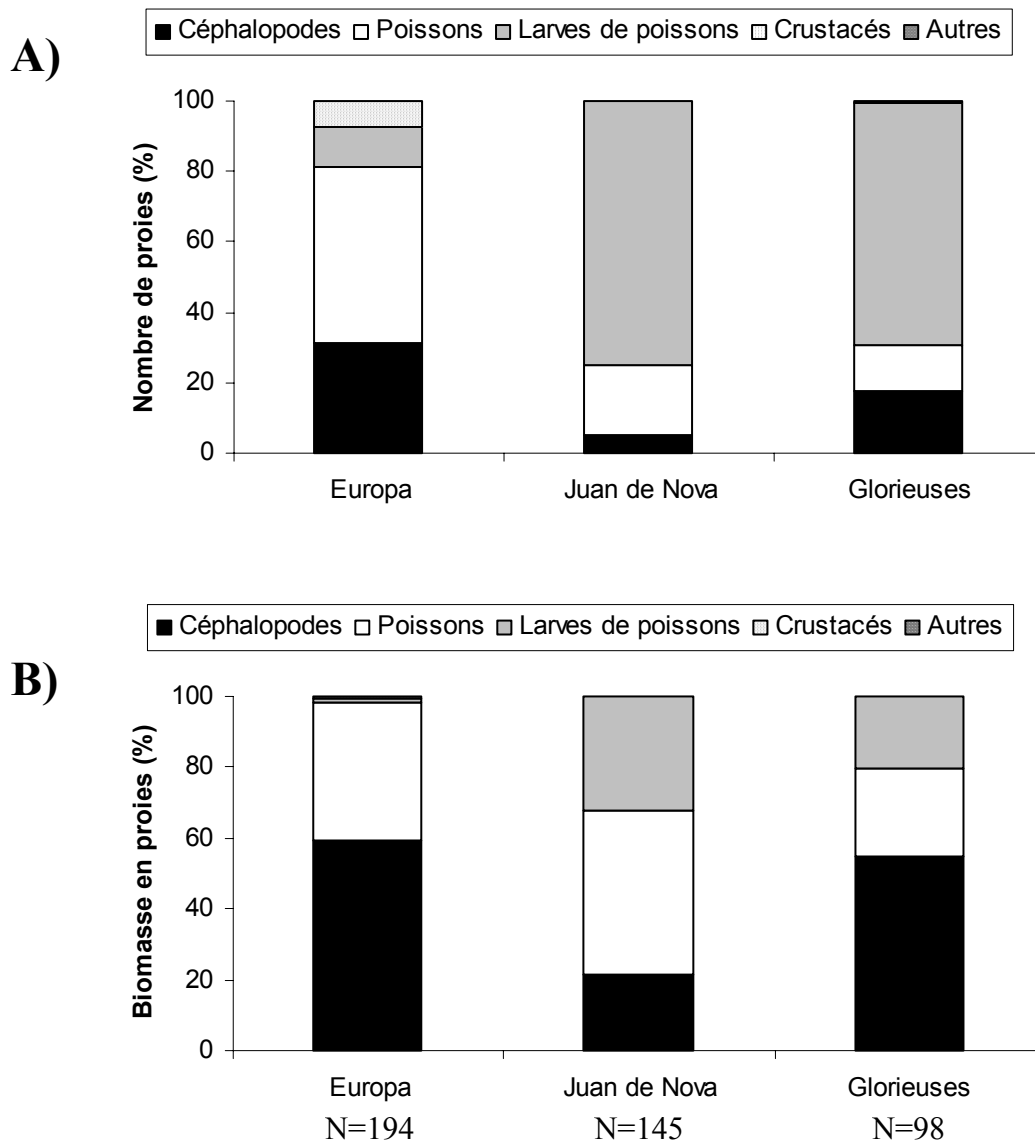


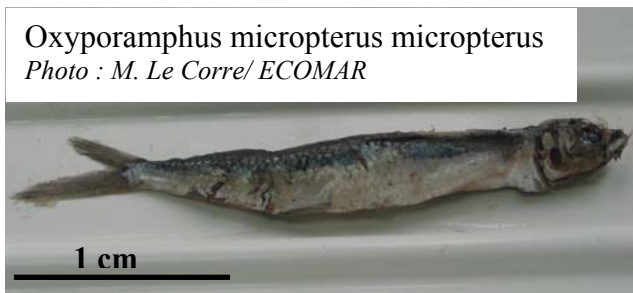
Figure 3.3- Distribution des principaux types de proies, en nombre d'individus (A) et en biomasse reconstituée (B), dans le régime alimentaire des sternes fuligineuses d'Europa, Juan de Nova et Glorieuses. N : nombre de contenus stomacaux

*Distribution of the main components, in number of individuals (A) and reconstituted biomass (B), in the diet of the sooty terns from Europa, Juan de Nova and Glorieuses. N: Number of stomach contents*



**Sthenoteuthis oualaniemis**

Photo : M. Le Corre/ ECOMAR



**Oxyporamphus micropterus micropterus**

Photo : M. Le Corre/ ECOMAR



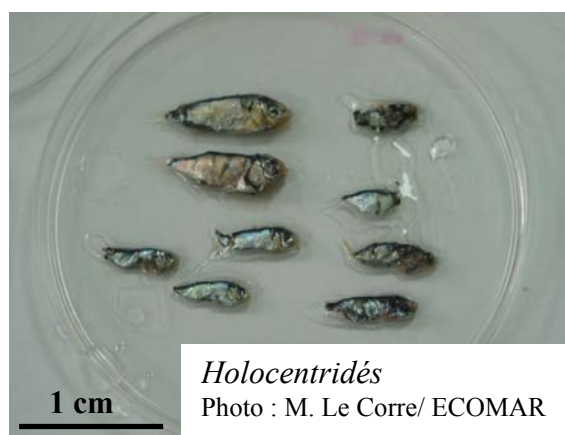
**Exocoetids**

Photo : M. Le Corre/ ECOMAR



**Larves Engraulidés**

Photo : M. Le Corre/ ECOMAR



**Holocentridés**

Photo : M. Le Corre/ ECOMAR

Figure 3.4- Exemples de proies consommées par les sternes du canal du Mozambique  
*Examples of prey consumed by sooty terns from the Mozambique Channel*

présente cependant des similitudes avec le régime alimentaire des deux autres îles, comme l'indiquent les indices de chevauchement alimentaire intersites (**Figure 3.3**). L'alimentation est fondée, pour une part sur les calmars de la famille des Ommastréphidés et les poissons volants (Exocoetidés) comme à Europa, pour l'autre part sur les larves d'Engraulidés, de Mullidés et d'Holocentridés, comme à Juan de Nova. Le chevauchement alimentaire interannuel est, comme à Europa, plus important en biomasse (70%) qu'en composition spécifique (57%). En 2003, en effet, la proportion de larves de poissons était plus importante dans le régime qu'en 2004, ce qui représente un nombre de proies plus important, mais des variations de biomasse moindres, compte tenu de la petite taille de ces larves.

**Les fréquences de nourrissages** obtenues, en 2003, sur des poussins de moins de 30 jours ne diffèrent pas significativement entre Europa et Juan de Nova. Ces fréquences de nourrissage sont légèrement supérieures à 1 repas par 24 heures. Ils ont lieu essentiellement en fin de journée et début de nuit, mais très peu le matin (**Figure 3.5**). A Juan de Nova, la proportion de repas dans l'après midi est supérieure à celle d'Europa.

**La biomasse consommée** par les poussins des trois îles, par saison de reproduction, serait comprise entre 3162 et 5269 tonnes, en fonction du succès reproducteur considéré (**Tableau 4.3**). Celle estimée pour les adultes reproducteurs et non-reproducteurs, en fonction de leurs besoins énergétiques, est de 50983 tonnes pour toute la période de reproduction (incubation, élevage et soins après l'envol) (**Tableau 4.3**). La consommation totale des trois colonies varie donc entre 54145 et 56252 tonnes de biomasse, pendant les périodes de reproduction. Les différences de prélèvements sont essentiellement expliquées par la taille des populations. Cette estimation met en évidence les tonnages importants de biomasse prélevés pour certains groupes de proies et suggère, par conséquent, leur forte disponibilité dans le milieu. La biomasse en larves de poissons, en particulier, implique des recrutements très abondants autour de Juan de Nova et des Glorieuses. En effet, les tonnages prélevés estimés indiquent un nombre très élevé d'individus, compte tenu de leur très faible masse corporelle individuelle. Les prélèvements estimés pour les céphalopodes mettent en évidence, également, leur forte abondance autour des sites de reproduction.

**La comparaison des indices de condition corporelle (BCI)** des poussins a permis de mettre en évidence des différences liées à l'âge, au site et à l'année (**Figure 3.6**). Ainsi, en considérant l'ensemble des individus échantillonnés, les jeunes poussins présentent une moins bonne condition corporelle que les poussins plus âgés, plus proches de l'envol (test de Mann-Whitney,  $U = 12$   $p < 0,01$ ). Les comparaisons entre les sites ne montrent pas de tendance marquée et la condition des poussins varie en fonction des années. Ainsi, à l'exception des

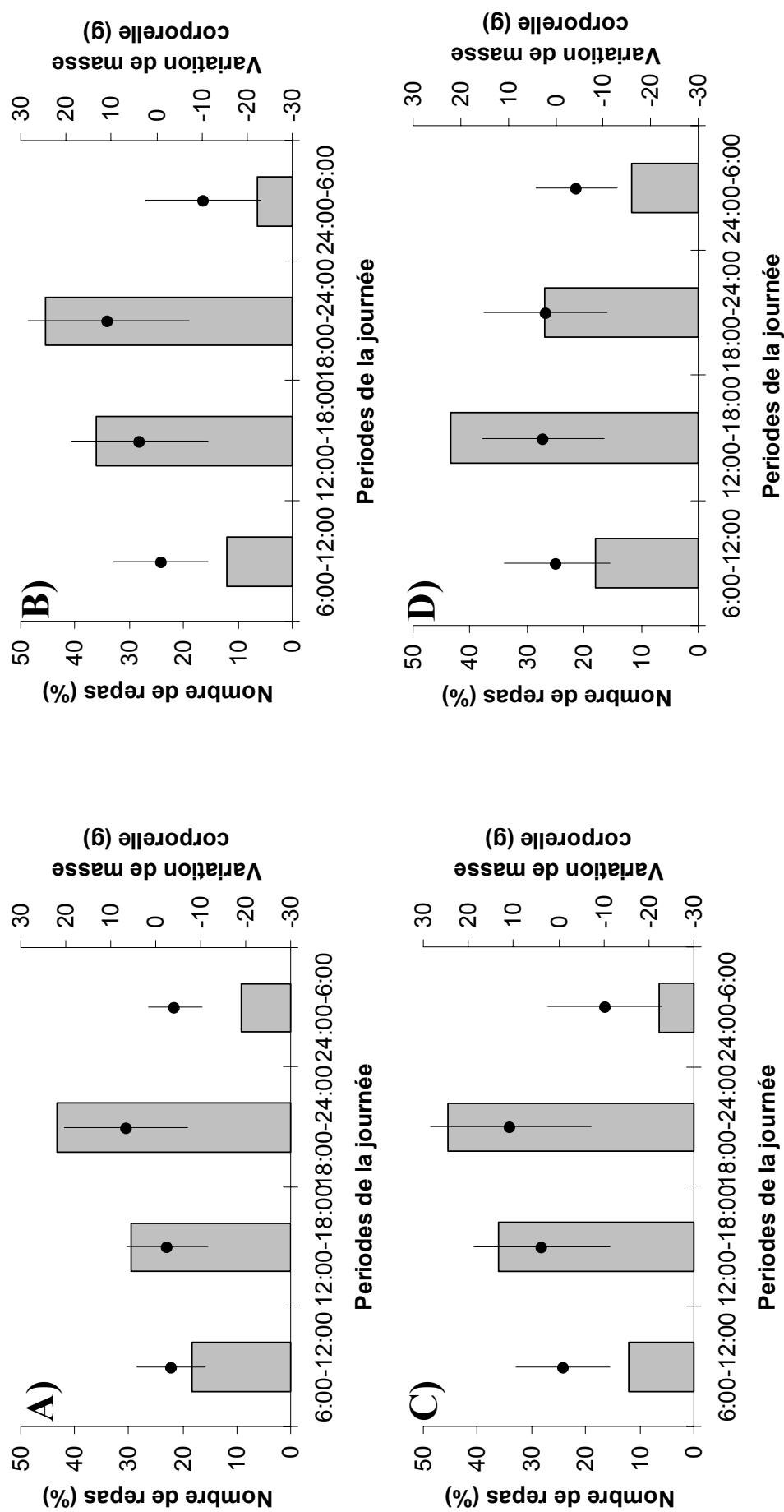


Figure 3.5-Distribution des repas (histogrammes) et variations de la masse corporelle des poussins ( $\pm$  écart type) en fonction des périodes de la journée à Europa en 2002 (A), 2003 (B), 2004 (C) et Juan de Nova en 2003 (D)  
*Distribution of the meals (histograms) and body mass variations of chicks ( $\pm$  standard deviation) according to the time of the day at Europa in 2002 (A), 2003 (B), 2004 (C) and Juan de Nova in 2003 (D)*

Tableau 3.5- Estimation de la consommation des populations de sternes du canal du Mozambique, en tonnes de biomasse, par saison de reproduction, en fonction du site de reproduction, de l'âge des individus et du succès reproductif ( $\tau$ )

*Estimation of the biomass consumption by the populations of sooty terns from the Mozambique Channel, in metric tons, for a breeding season, according to the breeding location, the age of the individuals, and a breeding success ( $\tau$ )*

	Poussins		Adultes	Biomasse totale prélevée
	$\tau = 1$	$\tau = 0,6$	Repro. + non-repro	
<b>EUROPA</b>				
Total (t)	1600	960	12788	13748 – 14388
Céphalopodes (t)	952	571	7609	8180 – 8561
Crustacés (t)	8	5	64	69 – 72
Poissons épipélagiques (t)	485	291	3875	4166 – 4360
Poissons mésopélagiques (t)	133	80	1061	1141 – 1194
Larves de poisson	22	13	179	192 – 201
<b>JUAN de NOVA</b>				
Total (t)	3426	2056	33652	35708 – 37078
Céphalopodes (t)	733	440	7202	7642 – 7935
Crustacés (t)	7	4	67	71 – 74
Poissons épipélagiques (t)	1545	927	15177	16104 – 16722
Poissons mésopélagiques (t)	41	25	404	429 – 445
Larves de poisson (t)	1100	660	10802	11462 – 11902
<b>GLORIEUSES</b>				
Total (t)	243	146	4543	4689 – 4786
Céphalopodes (t)	133	80	2480	2560 – 2613
Crustacés (t)	0	0	0	0
Poissons épipélagiques (t)	61	37	1140	1177 – 1201
Poissons mésopélagiques (t)	0	0	0	0
Larves de poisson (t)	49	29	918	947 - 967
<b>TOTAL (t)</b>	<b>5269</b>	<b>3162</b>	<b>50983</b>	<b>54145 - 56252</b>

poussins âgés (> 30 jours) d'Europa, la condition corporelle des poussins était meilleure en 2003, que les autres années.

### 3.3.4 Discussion

L'étude des populations reproductrices sur les trois îles a permis d'évaluer plus précisément le nombre de couples reproducteurs et de confirmer leur importance, déjà mise en évidence (Le Corre 2001). Le canal du Mozambique est la zone la plus peuplée en sternes de l'océan Indien (Le Corre & Jaquemet 2005, **Annexe 1** ; Feare *et al* sous presse, **Annexe 2**) et probablement l'une des plus importantes au monde. Il présente donc un intérêt majeur dans l'étude des populations de sternes en relation avec l'environnement marin et plus largement la place des oiseaux marins tropicaux dans les réseaux trophiques.

L'analyse du régime alimentaire a mis en évidence des différences marquées de composition, en fonction des sites. Cependant, les proies principales sont celles consommées classiquement par les sternes ailleurs dans le monde (Ashmole 1963, Feare 1976a, Harisson *et al* 1983, Hensley & Hensley 1995, Surman & Wooller 2003). Il s'agit principalement de petits poissons et de calmars (Schreiber *et al* 2002). Le régime alimentaire des sternes des trois îles est fondé sur un nombre réduit de proies clés, comme ailleurs (Surman & Wooller 2003). Cependant, la diversité spécifique totale est relativement élevée et le nombre réduit de certaines proies suggère que les sternes sont opportunistes et généralistes, comme l'ont observé Hensley & Hensley (1995) en Floride. La présence d'espèces clés dans le régime alimentaire nécessite une disponibilité importante de ces organismes dans le milieu. Par conséquent, le canal du Mozambique présenterait, de façon saisonnière au moins, des concentrations fortes en certains organismes, dans les premières couches de la colonne d'eau. Des concentrations importantes en dorades (*Coryphænae spp.*) ont déjà été notées autour d'Europa par Le Corre *et al* (2003), qui ont étudié le régime alimentaire des pailles en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*), qui se reproduisent en été austral. Une forte abondance en prédateurs marins (thons en particulier), dans les eaux de surface autour des colonies en hiver, est également envisageable puisque les sternes dépendent de ces prédateurs pour se nourrir (Au & Pitman 1986, Jaquemet *et al* 2004, **Annexe 3**). Cependant des études plus poussées restent nécessaires pour vérifier la corrélation potentielle entre l'abondance en poissons pélagiques et la reproduction des sternes. En effet, la relation entre les pêches (statistiques récentes) dans les zones adjacentes aux colonies (500 km) et la phénologie des sternes du canal du Mozambique et des Seychelles n'est pas démontrée (Jaquemet *et al*



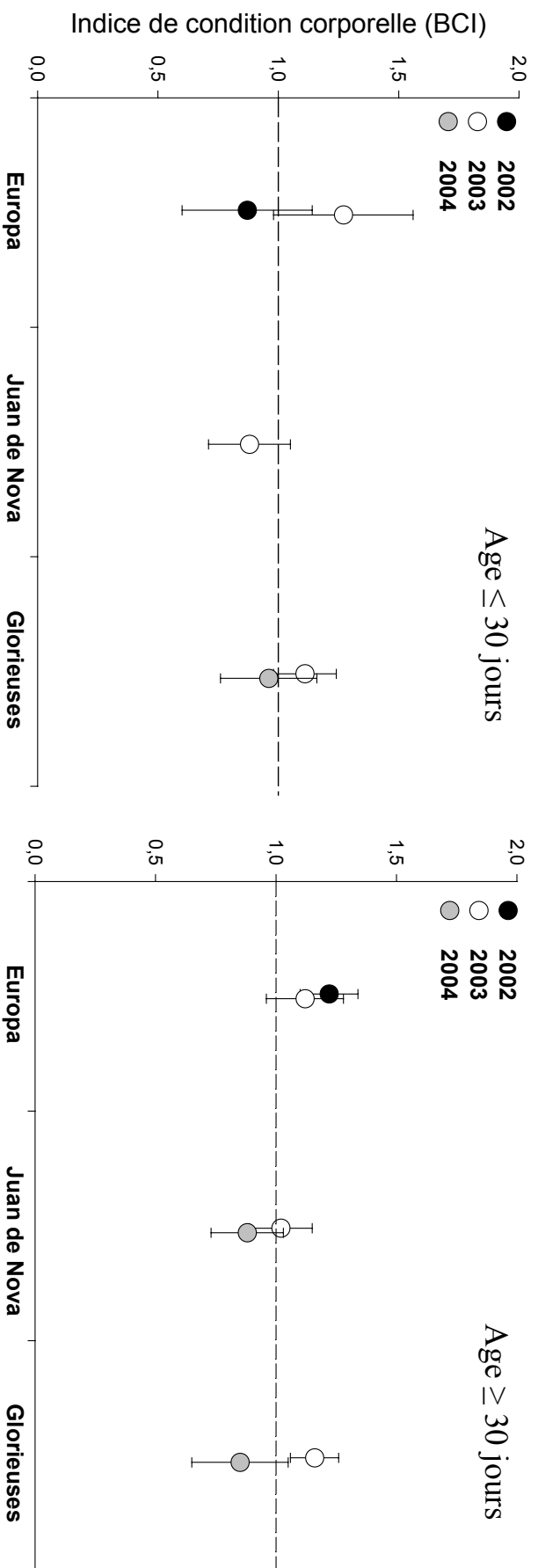


Figure 3.6- Condition corporelle des poussins en fonction de l'âge, du site et de l'année  
*Body condition of the chicks according to the age, the location and the year*

soumis, **Annexe 4**). A l'inverse, à l'échelle du sud du canal du Mozambique et du sud de Madagascar, une augmentation significative des captures par la pêche thonière a été observée lors de la reproduction des sternes à Europa, en hiver austral (Le Corre 2001).

Le nombre moyen de proies par repas est le moins élevé à Europa et ceci vient du fait que les proies y sont plus grandes. En effet, la masse des repas est la plus élevée à Europa. Par ailleurs, les mesures des principales proies indiquent qu'elles sont en moyenne plus grandes à Europa. Ces proies sont essentiellement des organismes, exclusivement pélagiques, consommés également par les frégates (*Fregata spp.*) et les fous à pieds rouges (*Sula sula*) se reproduisant en hiver, à Europa (Weimerskirch *et al* 2004, **Annexe 5** ; Weimerskirch *et al* 2005a, **Annexe 6**). La taille des proies pour ces deux espèces est généralement plus grande que pour les sternes. Le régime alimentaire des sternes de Juan de Nova et de l'île du Lys se caractérise par une forte abondance en larves de poissons. Deux familles de poissons de récifs constituent le gros de l'alimentation de ces sternes, il s'agit des Mullidés et des Holocentridés, auxquels s'ajoutent les larves d'Engraulidés. Ces dernières, de part leur très petite taille, ont une importance relative en biomasse assez faible. Leur nombre, en revanche, suggère leur très forte abondance dans le milieu, surtout autour de Juan de Nova. De plus, le chevauchement alimentaire supérieur à 90% entre le régime alimentaire des poussins, entre 2003 et 2004 à Juan de Nova, indique que les proies disponibles dans le milieu pour les sternes étaient les mêmes. Ce résultat traduirait la présence d'une biomasse prédictible en proies, sur laquelle les sternes peuvent se fonder pour s'engager dans la reproduction. Par ailleurs, les poussins âgés consomment les mêmes proies que les poussins plus jeunes, ce qui suppose une disponibilité de ces proies dans le milieu pendant la durée de l'élevage.

Le régime alimentaire des sternes des Glorieuses, bien que plus proche de celui de Juan de Nova, présente des calmars et des juvéniles de poissons volants comme à Europa. Le fait marquant est l'abondance des larves de poissons des mêmes familles (le plus souvent les mêmes genres et espèces) qu'à Juan de Nova. La plus faible diversité en proies et le plus faible chevauchement alimentaire qu'à Juan de Nova, entre les années, sont à souligner. En effet, l'échantillonnage a été réalisé, du fait de la non-saisonnalité de la reproduction, de façon similaire à celui de Juan de Nova ; c'est à dire, sur des poussins plus âgés d'environ un mois la deuxième année. Une plus grande variété dans le régime alimentaire qu'à Juan de Nova plaide en faveur d'un environnement marin moins prévisible d'une année sur l'autre. De plus, la masse moyenne des repas, inférieure aux deux autres sites, suggère une plus faible abondance en proies dans le milieu autour des Glorieuses.

Les différences de régime alimentaire entre les trois îles induisent certainement des différences de positions trophiques au sein des écosystèmes, pour les sternes du canal du Mozambique. En effet, les grosses proies consommées à Europa sont certainement, elles-mêmes, à un niveau trophique plus élevé que les larves de poissons consommées à Juan de Nova et aux Glorieuses. Les chaînes alimentaires aboutissant aux sternes seraient donc plus longues autour d'Europa. Les différences de niveaux trophiques dans les chaînes alimentaires, entre les sternes des différentes îles, impliqueraient des structures d'écosystèmes différentes et certainement des différences de fonctionnement.

**Les rythmes de nourrissage** déterminés pour Europa et Juan de Nova sont supérieurs à un repas par jour, pour des poussins de moins de 30 jours. Ces valeurs sont semblables à celles observées aux Seychelles pour des poussins de sternes du même âge (Feare 1976a). Ces rythmes indiquent que la quasi-totalité de la nourriture consommée par jour par les poussins, l'est en un seul repas. La majorité des nourrissages se fait en fin de journée et pendant la première partie de la nuit, comme souvent chez les sternes fuligineuses (Feare 1976a, Schreiber *et al* 2002). Les sternes adultes chercheraient donc leur nourriture essentiellement de jour, bien que des pêches de nuit puissent exister en nouvelle lune (Gould 1967) lorsque la luminosité à la surface est faible. La présence de poissons mésopélagiques dans le régime alimentaire des sternes d'Europa suggère que les juvéniles de ces espèces peuvent être présents en surface la journée, comme cela a été observé pour d'autres espèces dans le Pacifique tropical (Ballance & Pitman 1989) et dans le régime alimentaire des frégates (*Fregata spp.*) d'Europa (Lagarde 1997).

**L'estimation de la biomasse consommée** par les trois populations, lors des périodes de reproduction, indique des prélèvements de biomasse élevés sur le milieu marin. En effet, la valeur supérieure à 50 000 tonnes est légèrement supérieure à celle de la pêche thonière industrielle dans le canal du Mozambique (Le Corre & Jaquemet, 2005, **Annexe 1**). Il est intéressant de constater qu'une récente estimation de la consommation mondiale par les oiseaux marins met également en évidence une consommation équivalente aux tonnages de la pêche mondiale (Brooke 2004). Ce fait ne se vérifie cependant pas partout (i.e. Harisson & Seki 1987). Cette estimation de prélèvements de biomasse confirme néanmoins le fort impact de la sterne fuligineuse sur le milieu marin dans le canal du Mozambique, déjà observé à l'échelle mondiale (Brooke 2004). En effet, sa consommation estimée est la plus forte de toutes les espèces tropicales et la quatrième à l'échelle mondiale, avec environ 4% de la consommation aviaire mondiale (Brooke 2004). D'après le modèle proposé ici, la plus forte consommation est due aux adultes. En effet, le paramètre qui influe le plus sur le calcul est le

nombre d'individus. Ceci relativise donc les erreurs possible d'estimation, liées à la non prise en compte, d'une part, du succès d'éclosion (75%) et, d'autre part, de la mortalité des poussins qui varie de 50% à 95% en fonction des sites et des conditions climatiques (e.g. Schreiber *et al* 2002). Le succès reproducteur de 60% utilisé dans le modèle semble donc une bonne approximation. L'attribution de la valeur d'Europa pour le rythme de nourrissage des poussins des Glorieuses est une source potentielle d'erreur plus élevée que les paramètres évoqués précédemment. En effet, les valeurs de la condition corporelle des poussins qui, globalement, ne diffèrent pas significativement de celles observées à Europa et Juan de Nova, suggèrent que les plus petites masses des repas ne semblent pas affecter négativement la croissance des poussins. Il est donc vraisemblable que les rythmes de nourrissage soient plus élevés aux Glorieuses. Il n'est cependant pas exclu, bien que peu vraisemblable, que les poussins présentent des taux d'assimilation plus élevés que ceux des autres îles ou des besoins énergétiques plus faibles pour se développer. Dans les deux cas, il s'agirait d'adaptations en réponse à un environnement moins favorable, ce qui impliquerait des processus évolutifs complexes. Des études plus poussées sur l'énergétique des individus pourraient éclaircir le problème.

### **3.4 Conclusion**

L'étude conjointe de la phénologie de la reproduction et de l'écologie alimentaire de la sterne en reproduction a révélé des contrastes mais aussi des similitudes dans le fonctionnement des populations de sternes, en relation avec l'environnement marin du sud-ouest de l'océan Indien. La complémentarité des données spatiales à grande échelle, fournies par les satellites, et les données de terrain sur la biométrie des individus et le régime alimentaire, suggère un contrôle environnemental des régimes de reproduction des sternes dans le canal du Mozambique, lié en particulier à la disponibilité en proies dans le milieu. Les sternes d'Europa se reproduisent lorsque la dérive nord de la convergence sub-tropicale refroidit les eaux de surface, favorisant ainsi la production primaire et l'agrégation des proies pélagiques. Les sternes de Juan de Nova se reproduisent lorsque les eaux de surface sont également les plus riches et agrègent une biomasse élevée en larves et juvéniles de poissons. La présence d'eaux de surface surchauffées dans la partie centrale du canal du Mozambique, en été austral, suggère qu'il existe un processus de rétention de ces eaux. La formation des structures tourbillonnaires qui circulent dans la partie sud du canal et qui prennent naissance dans cette partie centrale pourrait être une explication. En effet, les structures tourbillonnaires sont

connues pour générer des remontées d'eaux profondes en périphérie et agréger en leur centre les organismes dérivant passivement dans la colonne d'eau. La non-saisonnalité de la reproduction des sternes des Glorieuses traduit un environnement marin qui ne s'accompagne pas de changements de structure du milieu, qui favoriserait la disponibilité en nourriture autour de la colonie.

L'étude du régime alimentaire des sternes d'Europa, Juan de Nova et Glorieuses a permis de mettre en évidence des différences dans la nature et la distribution des proies, entre le nord et le sud du canal. Dans le nord du canal, où le plateau continental malgache est plus développé, les larves de poissons sont abondantes. Dans le sud du canal, ces dernières sont moins abondantes dans la nourriture des sternes et certainement dans le milieu puisque la sterne est une espèce généraliste et opportuniste. Le chevauchement alimentaire élevé à Juan de Nova suggère que l'environnement présente une structure et un fonctionnement qui sont le plus marqués et le plus prévisibles. Le chevauchement alimentaire moins marqué aux Glorieuses confirmerait un fonctionnement de l'écosystème moins prévisible.

La taille des populations et les prélèvements de biomasse pendant les saisons de reproduction sont importants et impliquent donc que la sterne est l'espèce par laquelle transite la majeure partie de la biomasse qui est transférée au compartiment oiseaux marins. Les différences de prélèvements entre les trois populations traduisent les différences de structure et de fonctionnement des écosystèmes adjacents aux colonies, déjà évoqués précédemment. La forte dépendance de la sterne vis-à-vis des bancs de thons de surface pour se nourrir implique que ces deux prédateurs s'alimentent sur les mêmes concentrations de proies. La question est donc de savoir si les poissons et les oiseaux entrent en compétition pour les proies ou si, au contraire, il existe une ségrégation de ces proies qui pourrait provenir de leur taille ou de leur capacité de déplacement face aux prédateurs.



# **SYNTHESE & CONCLUSION GENERALE**

Dans ce dernier chapitre, les principaux résultats obtenus dans ce travail sont synthétisés. Les éléments de réponse à la problématique générale de l'étude, formulée sous forme de quatre questions dans le chapitre 1, sont présentés. Enfin, des perspectives de recherche à court et moyen termes sont proposées.

**Dans l'océan Indien occidental tropical**, le fonctionnement des écosystèmes marins est fortement influencé par le phénomène de la mousson. Cette influence se fait ressentir jusqu'à 10°S dans la partie orientale du bassin et 15°S dans sa partie occidentale, au niveau du canal du Mozambique. Les régions étudiées dans ce travail, qui sont les plus affectées par ce phénomène climatique, sont la région des Seychelles et le nord du canal du Mozambique. Le bassin des Mascareignes, le sud du canal du Mozambique et le sud de Madagascar sont sous l'influence des conditions climatiques et océaniques de l'hémisphère sud. Ces quatre régions suivent les rythmes saisonniers de l'hémisphère sud, tout en présentant les caractéristiques des zones intertropicales qui sont des variations saisonnières moins marquées qu'en milieu tempéré et polaire et des intersaisons de courte durée. Une des caractéristiques principales de l'océan Indien est d'avoir des upwellings majeurs qui se développent sur les bordures ouest du bassin, contrairement aux autres océans. C'est dans la partie occidentale du bassin que la production primaire s'accroît le plus au cours des saisons.

**Autour des Seychelles**, les plus fortes concentrations annuelles en chlorophylle sont observées au début de l'hiver austral, pendant la mousson de sud-ouest, lorsque les eaux de surface sont les plus froides. La production primaire dans les couches de surface et de biomasse aux autres niveaux trophiques suit le développement de l'upwelling de Somalie. La présence du gyre anticyclonique sud dans le bassin de Somalie, entre l'Afrique de l'est et les îles principales des Seychelles, contribue également à la distribution de la chlorophylle vers l'est du bassin.

**Dans le bassin des Mascareignes**, la production primaire est faible, comme dans tout le gyre tropical sud. Cette situation est similaire à celle observée dans l'Atlantique et le Pacifique sud. En hiver austral, la production primaire s'accroît dans le nord du bassin, le long de la divergence entre le courant sud-équatorial et le contre-courant équatorial, vers 10°S, et au niveau de la ride entre les Seychelles et de l'archipel des Chagos. Dans le sud du bassin, la production primaire est la plus élevée à la fin de l'été austral lorsque se développe une onde planctonique depuis le sud de Madagascar jusque vers le milieu de l'océan Indien, le long de la convergence subtropicale issue de la rétroflexion du courant est malgache. La présence de forts gradients de salinité et de température, le long de la côte nord-est de Madagascar,



favorise également la production primaire. Il existe donc dans le bassin, une alternance de zones plus ou moins productives, aux extensions spatiale et temporelle limitées, qui vont avoir une influence primordiale sur la distribution de la biomasse océanique à l'intérieur du bassin.

**Dans le nord du canal du Mozambique**, autour des Glorieuses (11°S), le pic annuel de chlorophylle est en hiver austral (septembre), lorsque les eaux de surface sont également les plus froides. Il est intéressant de noter que les Glorieuses se situent dans la zone d'extension maximale du phénomène de mousson. Ce pic de chlorophylle pourrait donc être sous influence de ce phénomène climatique saisonnier et des apports d'eau plus froides et plus riches qui se situent, dans le nord du bassin des Mascareignes, au niveau de la divergence, vers 10°S.

**Dans le centre du canal du Mozambique**, la production maximale des eaux de surface est atteinte en été austral, dans la zone la plus chaude du canal, lorsque les eaux de surface sont les plus chaudes de l'année. Cette situation semble paradoxale car il peut y avoir une incompatibilité entre une production primaire forte et des eaux chaudes. Ceci suggère qu'il existe des phénomènes qui favorisent le bloom phytoplanctonique observé à cette saison. La zone centrale du canal est le siège du développement des tourbillons anticycloniques qui se déplacent vers le sud le long des côtes africaines, dans la partie sud du canal. La formation de ces tourbillons, sous l'effet de l'instabilité des eaux de surface surchauffées, pourrait être un facteur favorisant la production primaire, soit permettant de concentrer la chlorophylle produite sur le plateau continental malgache dans le centre du canal. Des études plus poussées semblent cependant nécessaires pour mieux comprendre la situation. La richesse des eaux du centre du canal semble cependant réelle. Lors de la campagne océanographique Ecotem 5 en septembre 2002, (UR Tethys, données non publiées) des relevés *in situ* réalisés le long de l'axe méridien du canal du Mozambique, ont révélé des concentrations en chlorophylle plus fortes dans la partie centrale que dans le reste du canal du Mozambique, déjà été mises en évidence auparavant.

**Dans le sud du canal du Mozambique**, le pic annuel de production primaire correspond à la dérive des eaux subtropicales vers le nord et un intense brassage de la colonne d'eau dû au vent. Ces eaux plus froides et enrichies en sels nutritifs remontés vers la surface favorisent le développement du phytoplancton qui atteint ses concentrations maximales en hiver austral. Des panaches épisodiques de chlorophylle peuvent se développer toute l'année, le long de la côte sud-ouest de Madagascar, sous l'action de tourbillons issus de l'upwelling situé dans le sud de Madagascar.

**Dans le sud de Madagascar** cet upwelling, qui prend place au sud de Fort Dauphin, est une structure quasi-permanente. Il est dû essentiellement à l'effet combiné de l'enroulement du courant est malgache, au sud de la grande île, et à la présence d'un plateau continental qui prolonge l'île de Madagascar. Cet upwelling génère des panaches de chlorophylle dans une large partie du bassin de Madagascar et dans le sud-ouest du canal du Mozambique le long des côtes malgaches.

Dans le sud-ouest de l'océan Indien, à l'exception de la partie centrale du canal du Mozambique, la production primaire est essentiellement liée au refroidissement des eaux de surface, en hiver austral, associé à la turbulence sous l'effet des alizés renforcés. Les structures physiques remarquables de la zone sont donc (1) la zone de divergence, vers 10°S, qui sépare le bassin des Mascareignes de la zone Seychelles, (2) l'upwelling de Somalie et le gyre sud associé, dans le nord ouest des Seychelles, (3) la zone productive du centre du canal du Mozambique, aux environs de Juan de Nova (4) l'upwelling du sud de Madagascar et (5) la « langue » de plancton qui se développe dans le sud du bassin des Mascareignes, entre février et avril. Ces structures ont une importance capitale sur la distribution de la biomasse au sein des écosystèmes et influencent donc la distribution et l'abondance des oiseaux marins dans le milieu.

A la lumière de ces éléments, des réponses aux questions que ce travail se proposait d'aborder, sont présentées.

### **(1) Quelles sont les espèces d'oiseaux marins caractéristiques des écosystèmes marins du sud-ouest de l'océan Indien ?**

Les communautés d'oiseaux marins du sud-ouest de l'océan Indien se composent d'espèces résidentes, temporaires ou permanentes, et d'espèces visiteuses. Les résidentes sont essentiellement des espèces à distribution pantropicale et deux espèces endémiques de la Réunion, le pétrel de Barau (*Pterodroma barau*) et le pétrel noir de Bourbon (*Pseudobulweria atterima*). Les espèces visiteuses sont principalement des oiseaux qui ont pour origine les régions sub-antarctiques. Par conséquent, le plus grand nombre d'espèces visiteuses a été observé dans le sud du canal du Mozambique, de Madagascar et du bassin des Mascareignes. Ces espèces étaient peu abondantes dans le nord du canal du Mozambique, du bassin des Mascareignes et la région des Seychelles. La sterne fuligineuse est l'oiseau marin le plus abondant dans le sud-ouest de l'océan Indien, elle est rencontrée dans toutes les zones

prospectées, elle est aussi largement distribuée dans le Pacifique et l'Atlantique tropical. Cette large distribution dans le milieu marin tropical est en relation directe avec ses effectifs dans le sud-ouest de l'océan Indien et son mode de vie, très océanique, y compris lorsqu'elle se reproduit. La sterne de Dougall (*Sterna dougalli*) et le puffin d'Audubon (*Puffinus lherminieri*) ont également été rencontrés dans toute les zones prospectées. Cette large répartition dans le sud-ouest de l'océan Indien correspond à la distribution de leurs sites de reproduction. Les espèces communes entre le nord et le sud du canal du Mozambique sont celles qui ont un grand spectre de répartition dans le sud-ouest de l'océan Indien et de grandes capacités de déplacement. Les espèces uniquement rencontrées dans la partie nord sont en grande partie (> 63%) des Sternidés, qui sont également très communes dans la région des Seychelles.

**(2) Comment se répartissent ces espèces, en fonction des caractéristiques physiques et biologiques de l'environnement, de leur contraintes énergétiques et des échelles d'étude considérées ?**

L'étude de la distribution et de l'abondance des oiseaux marins dans le sud-ouest de l'océan Indien a confirmé les tendances mises en évidence dans d'autres écosystèmes. Il existe une hiérarchisation de la répartition spatiale des oiseaux, au sein des écosystèmes marins, en fonction de l'échelle d'étude considérée et du statut des individus (reproducteur, migrant, ...). A macro-échelle, la composition spécifique traduit les limites d'habitat des différentes espèces. A méso-échelle, les variations de densités en oiseaux reflètent les structures physiques de l'environnement marin et les capacités de prospection des espèces par rapport à leur colonie. A micro-échelle, les variations locales d'abondance sont essentiellement le fait des événements de pêche, en association avec les bancs de prédateurs de surface, comme dans les autres océans tropicaux. Ces résultats impliquent des différences de structure et de fonctionnement des écosystèmes océaniques, en fonction des échelles spatiales considérées.

**A l'échelle des différentes zones étudiées (macro-échelle),** le fait le plus remarquable est la présence des espèces visiteuses qui se distribuent principalement au sud de 15°S, dans la région. Cette distribution, selon un gradient d'abondance nord-sud, suggère qu'il existe une barrière écologique dans les habitats des espèces sub-antarctiques. Cette barrière, vers 15°S-20°S, constitue la limite entre les eaux de surface de l'océan Indien équatorial et les eaux centrales du sud de l'océan Indien. La distribution très sud (jusqu'à 40°S), y compris en période de reproduction, des pétrels de Barau confirmerait l'existence d'un continuum

écologique entre les eaux du sud du bassin des Mascareignes et les eaux proches de la convergence sub-tropicale. Dans le bassin des Mascareignes, d'une manière plus générale, les espèces sont plus abondantes aux limites du bassin qu'au centre. Ceci reflète la faible production des eaux au centre du gyre sud-équatorial et l'existence de structures plus productives au sud et au nord du bassin, d'une part, et au sud et au nord le long de la côte est de Madagascar, d'autre part. Le couplage court, entre la production primaire et les niveaux trophiques suivants, induit nécessairement une corrélation spatiale forte entre la présence des zones productives et la répartition des patchs de consommateurs des niveaux trophiques supérieurs. En milieu tropical, plus généralement, les patchs de prédateurs marins sont distribués de façon plus hétérogène que les patchs de proies, bien que les deux soient proches dans l'espace. Cette corrélation se traduit dans la distribution des oiseaux, qui sont plus abondants au contact de ces structures productives.

**A méso-échelle (10<sup>2</sup>km)**, la distribution et l'abondance des oiseaux au sein des communautés reflètent d'une part les préférences alimentaires, d'autre part, les capacités de dispersion et de prospection alimentaire des différentes espèces. Ces capacités sont différentes en fonction du statut des individus. En reproduction, les contraintes énergétiques vont influencer la capacité de dispersion des adultes. Les sternes fuligineuses et les frégates sont typiquement des espèces dont la dispersion en mer est fonction du statut de l'oiseau. A méso-échelle, les communautés sont fortement structurées selon un gradient côte-large, les densités en individus étant plus élevées proche des côtes qu'au large. Ce principe de structuration en fonction de la distance à la colonie est mis en évidence au niveau des communautés d'oiseaux des Seychelles, de la Réunion et d'Europa. Cette structuration n'a pas toujours la même origine et reflète des différences dans le fonctionnement des écosystèmes marins. Certaines espèces côtières, tel que le noddie à bec grêle (*Anous tenuirostris*), chassent sur le plateau ou le tombant où les petits pélagiques sont abondants ; d'autres espèces plus océaniques, telle la sterne fuligineuse, préfèrent se disperser plus au large, pour se nourrir en association avec les bancs de prédateurs marins. Au sein, de la communauté d'oiseaux marins d'Europa, qui se reproduit en hiver, les espèces sont toutes océaniques. Cependant, un gradient de distance à la côte existe également dans leur distribution. Ce gradient est la conséquence des contraintes énergétiques, liées au vol et à la reproduction. Ainsi le fou à pieds rouges, qui est l'espèce la plus contrainte, a développé des stratégies de recherche alimentaire et de pêche qui lui permet de compenser ses « limitations ». L'espèce se concentre dans les zones productives, autour des colonies, où la compétition peut être plus élevée. Les grandes capacités de dispersion des

frégates et les sternes leur permettent de réduire partiellement cette compétition, en prospectant de plus grandes étendues océaniques.

A **micro-échelle (10<sup>1</sup>km)**, les comportements de recherche alimentaire vont avoir une importance primordiale sur la distribution des individus. Les différences locales d'abondance en oiseaux marins traduisent les variations locales d'abondance des proies. Ces variations locales d'abondance, que ce soit en milieu côtier ou au large, sont essentiellement dues à la présence de bancs de prédateurs marins, en chasse à la surface. A micro-échelle, il existe donc une alternance de phases de dispersion et d'agrégation. Pendant la phase de dispersion, les oiseaux recherchent activement les sources de nourriture, individuellement, mais en surveillant les individus proches quelle que soit l'espèce. L'espèce la plus abondante pourrait être celle qui est la plus indicatrice des sources de nourriture et cette question fait l'objet d'un débat très actuel. Pendant la phase d'agrégation, les individus convergent vers la source d'alimentation où la compétition devient alors intense. Les processus d'accroissement local (*local enhancement*) jouent un rôle essentiel. Plus la zone est productive à méso-échelle, plus la compétition à micro-échelle va être intense. Les capacités spécifiques de déplacement dans le milieu sont donc primordiales pour optimiser le succès de nourrissage, qui se situe sur un gradient défini par la compétition locale et la dispersion à méso-échelle.

Au sein des écosystèmes du sud-ouest de l'océan Indien, les transferts de biomasse vers le compartiment oiseaux marins sont régis essentiellement par les saisons de reproduction de la sterne fuligineuse. En effet, les individus sont plus abondants autour des colonies pendant leur reproduction et les prélèvements de biomasse sont concentrés autour des colonies. Les individus se reproduisent de façon synchrone sur les colonies et sont limités dans leur rayon de prospection alimentaire. En dehors de la reproduction, la sterne fuligineuse est une espèce résidente temporaire de son habitat marin en reproduction et les juvéniles se dispersent largement après l'envol. Ses prélèvements sur le milieu marin sont moins localisés. Ainsi la structure des écosystèmes est profondément modifiée par la distribution de cette espèce. Les variations géographiques de ses périodes de reproduction, dans le sud-ouest de l'océan Indien, traduisent donc les différences de fonctionnement des écosystèmes de la région.

### **(3) Pourquoi les sternes du sud-ouest de l'océan Indien présentent-elles des saisons de reproduction contrastées ?**

L'étude a confirmé deux modes de reproduction chez la sterne fuligineuse du canal du Mozambique, l'un déjà mis en évidence, l'autre suspecté. Une reproduction saisonnière, qui

est le cas classique chez la sterne fuligineuse existe à Europa et à Juan de Nova. Une reproduction sub-annuelle, tous les 11 mois environ, existe aux Glorieuses, comme cela a déjà été mis en évidence pour l'espèce, dans le Pacifique tropical et chez d'autres espèces, en milieu tropical.

Une relation existe entre les saisons de reproduction des sternes et les changements de l'environnement marin autour des colonies saisonnières. Lorsque la production primaire est la plus élevée autour des colonies, les sternes se reproduisent. Ainsi, des chaînes trophiques particulières, qui aboutissent aux sternes fuligineuses, se mettent en place de façon saisonnière dans le sud-ouest de l'océan Indien. La reproduction saisonnière chez les oiseaux marins n'est pas aussi marquée, en milieu tropical, qu'aux plus hautes latitudes. Ceci serait la conséquence d'un environnement marin moins prévisible et de saisons moins marquées, en région intertropicale. Cependant, cette notion largement admise ne se vérifie pas toujours. Les conditions climatiques et océaniques du sud-ouest de l'océan Indien, évoquées précédemment, indiquent une saisonnalité marquée de l'environnement marin, dans le sud-ouest de l'océan Indien. Ainsi, les sternes de la région se reproduisent essentiellement de façon saisonnière, en réponse aux fluctuations saisonnières et prévisibles de l'environnement marin autour des colonies. Une telle réponse à l'environnement a déjà été mise en évidence, à Europa, pour le paille en queue à brins rouges, qui se reproduit en été austral, lorsque les eaux sont chaudes et riches en dorades juvéniles (*Coryphænae spp.*) autour de l'île. Autour des Glorieuses, l'environnement marin présente des rythmes saisonniers de températures de surface et de production primaire. Cependant, les sternes ne suivent pas ces rythmes pour se reproduire. Elles ont un régime de reproduction sub-annuel, qui suggère que ce mode de reproduction présente plus d'avantages en terme de succès reproducteur (compte tenu de l'environnement marin), pour les individus de la colonie. Ceci signifie également que les individus reproducteurs s'engagent plus rapidement dans une nouvelle reproduction et qu'ils peuvent se reproduire quelles que soient les conditions océaniques environnantes. La variation de ces conditions environnementales n'affecterait donc pas de façon significative la disponibilité en proies dans le milieu. La colonie est constamment sur la trajectoire du courant sud-équatorial. Cette position particulière induirait des conditions de milieu qui ne sont, à la fois, pas assez favorables pour se reproduire de façon saisonnière et pas assez défavorables pour ne pas pouvoir se reproduire à tous les mois de l'année. L'absence de structures physiques de l'environnement qui agrègent les proies de façon localisée et temporaire semble être une explication. La couche de mélange est peut être plus dynamique et donc moins développée en profondeur, car soumise à plus de turbulence. Ceci induirait une disponibilité

en proies minimum relativement plus élevée toute l'année qu'autour des autres sites de reproduction.

**(4) Quel est, dans le canal du Mozambique, le régime alimentaire de la sterne fuligineuse en période de reproduction et quels sont les prélèvements de biomasse à l'échelle des différentes populations de sternes, par période de reproduction ?**

Le régime alimentaire des sternes d'Europa, Juan de Nova et Glorieuses diffère entre les sites, mais présente des chevauchements interannuels importants. Aux trois sites, l'alimentation de la sterne fuligineuse est composée d'une grande variété en proies, mais fondée sur un nombre réduit d'espèces clés. Le comportement alimentaire généraliste et opportuniste de la sterne fuligineuse indique la grande abondance des espèces clés, dans le milieu.

**A Europa**, le régime alimentaire est constitué essentiellement de calmars et de juvéniles de poissons pélagiques. La taille de ces organismes est importante pour des sternes fuligineuses et supérieure à celles des proies de Juan de Nova et des Glorieuses. Ces résultats mettent évidence la présence de proies de grande taille, ce qui indique que la production primaire est élevée et durable pour laisser la possibilité aux autres niveaux trophiques de se développer. C'est également à Europa que le régime alimentaire est le plus diversifié, ce qui suggère le développement d'un réseau trophique plus complexe, composé d'un nombre élevé d'espèces. La masse moyenne journalière des repas apportés aux poussins est supérieure à celle des deux autres sites et par conséquent la consommation moyenne journalière par poussin aussi, puisque les rythmes de nourrissage sont également supérieurs, à Europa par rapport à Juan de Nova. L'ensemble de ces facteurs traduit une disponibilité en biomasse importante autour d'Europa, due à la mise en place d'un réseau trophique long, composé d'un nombre élevé de niveaux trophiques et soutenu par une production primaire durable.

**A Juan de Nova**, les sternes se nourrissent essentiellement de juvéniles et de larves de poissons pélagiques, et de larves de poissons de récif. La dominance numérique de ces larves et le fort degré de recouvrement dans le régime alimentaire des sternes, lors des saisons de reproduction, indiquent de très fortes concentrations en larves, dans les parages de Juan de Nova, en été. Les juvéniles de poissons pélagiques sont également de taille inférieure à ceux d'Europa, ce qui suppose qu'ils sont à un niveau trophique inférieur. Ainsi, les sternes de Juan de Nova seraient au sommet de chaînes trophiques plus courtes qu'à Europa. Les conditions particulières (température des eaux de surface très élevées) autour de Juan de Nova sont peut-être favorables au développement de larves de poissons, y compris celles de thonidès, mais

pas à celui d'autres niveaux trophiques, à l'exception des sternes. La saison de pêche au thon dans le secteur est plus tardive et suggère que la maturation de l'écosystème n'en est qu'à son commencement.

**Aux Glorieuses**, le régime alimentaire est peu diversifié, mais présente la particularité d'être intermédiaire entre celui des deux autres îles. Les poissons sont plutôt similaires à ceux trouvés à Juan de Nova, c'est à dire beaucoup de larves de poissons pélagiques et de récifs et des juvéniles de poissons pélagiques, de petite taille. Des céphalopodes, de taille intermédiaire entre Europa et Juan de Nova, constituent une part importante du régime alimentaire. Le chevauchement alimentaire modéré entre les deux saisons de reproduction successives confirme le fait que l'environnement est moins prévisible qu'autour des deux autres sites. Les chaînes alimentaires qui aboutissent aux sternes sont relativement courtes et simples, comme à Juan de Nova.

**Les prélèvements de biomasse** à l'échelle du canal du Mozambique sont élevés, puisqu'ils sont équivalents aux tonnages débarqués par la pêche thonière, soit plus de 50 000 tonnes de biomasse. Cette estimation confirme l'importance de la sterne fuligineuse dans les écosystèmes hauturiers tropicaux, constatée à l'échelle mondiale. Les prélèvements sont directement fonction de la taille des populations reproductrices. A l'échelle des différentes colonies, ces prélèvements localisés dans l'espace et le temps indiquent des transferts de biomasse élevés, entre les étages inférieurs et l'étage apical, constitué ici par les sternes. La nature de ces transferts est très différente en fonction du régime alimentaire et, par conséquent, l'impact des sternes ne se situe pas sur les mêmes niveaux trophiques, selon les colonies. Les prélèvements différents déterminés sur les mêmes groupes taxonomiques de proies, entre les colonies, impliquent une disponibilité différente de ces proies dans le milieu, qui est liée au fonctionnement des écosystèmes, adjacents aux colonies. Autour d'Europa, l'influence du climat sub-tropical favorise le développement rapide d'un réseau trophique qui rappelle ceux liés au bloom planctonique de printemps dans les plus hautes latitudes. Dans le centre du canal, autour de Juan de Nova, le double pic de chlorophylle en été austral (début et fin) et la saison de pêche au thon à l'intersaison (avril-mai) suggère que la maturation finale de l'écosystème met plus de temps à être atteinte qu'autour d'Europa.

Le nombre de couples reproducteurs dans la région des Seychelles est proche de celui du canal du Mozambique. Il est donc réaliste d'estimer que les transferts de biomasse sont du même ordre de grandeur. De la même manière que dans le canal du Mozambique, ces prélèvements vont être localisés dans l'espace et le temps. La nature des proies et la structure des chaînes trophiques restent à estimer. Dans le bassin des Mascareignes, les prélèvements



de l'espèce sont nettement moins importants que dans les deux autres régions et ceci confirmerait la production relativement faible de cet ensemble océanique. Finalement, dans le sud de Madagascar, les sternes sont abondantes en hiver austral. Ces sternes viennent d'une petite colonie située dans le sud-ouest de Madagascar et peut être pour une part, d'individus non reproducteur d'Europa. Leur reproduction hivernale confirme l'accroissement général de la concentration en chlorophylle à la surface dans le sud du canal. L'étude du régime alimentaire des sternes de cette colonie permettrait dans un premier temps d'évaluer à plus grande échelle la distribution des proies dans le sud du canal du Mozambique et le sud de Madagascar. Par la suite, une estimation de la consommation de biomasse de la colonie affinerait l'estimation des transferts de biomasse, au sein de l'écosystème hauturier du sud du canal du Mozambique.

**En conclusion**, l'étude a permis d'évaluer, pour la première fois, la place des oiseaux marins tropicaux dans les réseaux trophiques hauturiers du sud-ouest de l'océan Indien. Cette première analyse de l'écologie alimentaire des sternes, en reproduction, dans le canal du Mozambique ne représente, cependant, qu'une étape dans l'étude des réseaux trophiques de cette région. En particulier, l'aspect fonctionnel du réseau trophique reste largement sous-évalué. Ce travail fait suite à une première étude, focalisée sur le paille en queue à brins rouges d'Europa (Le Corre *et al* 2003). Les prélèvements élevés de biomasse sur des surfaces limitées, dans le canal du Mozambique, et ceux suspectés, dans la région des Seychelles, mettent en évidence une production élevée des écosystèmes de l'océan Indien occidental. La présence des courants de bordure, dans cette partie occidentale du bassin, couplée au phénomène de la mousson, induisent une production océanique globale plus élevée que dans la partie orientale, qui se traduit par une plus forte abondance en prédateurs supérieurs (poissons pélagiques et oiseaux marins).

A la lumière des éléments apportés par ce travail, un certain nombre de questions restent posées et de nouvelles pistes de recherche apparaissent. Certaines d'entre elles vont être abordées sous forme de **perspectives** :

Ce travail est un premier pas dans l'étude du rôle des oiseaux marins dans les écosystèmes hauturiers du sud-ouest de l'océan Indien. Le jeu de données est limité dans le temps et nécessite d'être complété par **un suivi à long terme** des différents paramètres étudiés, aussi bien en mer que sur les colonies.

L'étude plus approfondie de la distribution des oiseaux en mer en relation avec les structures physiques de l'environnement, en utilisant les méthodes de statistiques spatiales, permettrait de mieux définir les corrélations spatiales qui existent entre les oiseaux et leur habitat marin à différentes échelles. De même, l'étude des corrélations spatiales entre la distribution des proies, obtenue par **écho-intégration** lors des campagnes en mer ECOTEM (IRD), et celle des oiseaux en mer apportera des éléments nouveaux sur les relations entre la distribution des prédateurs en fonction de celle des proies. Cette analyse fait partie des objectifs à court terme, qui vont faire suite de cette thèse, dans le cadre d'une mise en commun des données de distribution des oiseaux dans le canal du Mozambique et de celles des concentrations d'organismes marins obtenues à partir des suivis acoustiques réalisés en parallèle. La réplication des transects en mer, à différentes saisons paraît indispensable pour intégrer de façon plus explicite **la saisonnalité**, dans l'analyse de la distribution et l'abondance des oiseaux. Le suivi simultané des trajets individuels des oiseaux permettrait d'étudier les stratégies de recherche alimentaire à méso-échelle et micro-échelle, en se fondant sur l'analyse du comportement de recherche alimentaire en zone restreinte (*Area Restricted Search*) (e.g. Pinaud & Weimerskirch sous presse).

La mise en évidence d'une corrélation entre la reproduction saisonnière des sternes et la saisonnalité de l'environnement suggère l'utilisation des sternes comme **indicateur biologique** du milieu marin, dans le suivi à long terme des variations environnementales et des événements climatiques exceptionnels (e.g. Ramos *et al* 2002). En particulier, la condition corporelle des poussins proches de l'envol permet d'estimer la qualité de la nourriture qui était disponible autour des colonies pendant la période d'élevage des poussins et ainsi d'avoir un indice indirect de la productivité du milieu marin, au cours de la saison de reproduction, comme cela a été réalisé sur les pailles en queue à brins rouges d'Europa (e.g. Le Corre *et al* 2003).

L'étude du régime alimentaire des sternes permet également d'**échantillonner la faune de surface** (Ashmole & Ashmole 1968, Chérel & Duhamel 2004). Les différences, ou similitudes, interannuelles permettent de mettre en évidence la stabilité, ou les changements, de l'environnement marin, ou le remplacement d'espèces des niveaux trophiques inférieurs. Ainsi, la présence de *Natosquilla investigatoris* dans le régime des sternes en 2002 est remarquable. L'étude de sa distribution spatiale et temporelle dans l'océan Indien occidental,

évaluée par l'analyse du régime alimentaire de divers prédateurs marins, apportera peut être des éléments de réponse sur les pullulations observées de cet organisme, qui pourrait avoir remplacé les petits pélagiques marins de la région (étude en cours, collaboration IRD-ECOMAR). La composition spécifique et la distribution des classes de tailles des proies, trouvées dans le régime alimentaire des oiseaux et des thons permettent d'apporter des éléments sur la biologie et l'écologie de proies, généralement peu connues, parce que difficile à étudier. La comparaison du régime alimentaire d'espèces d'oiseaux marins se reproduisant à un même site mais à des saisons différentes permet d'étudier les différences, et les similitudes, des variations saisonnières de la composition de la faune de surface. Les différences observées peuvent expliquer les stratégies de reproduction développées par les différentes espèces. De même, la comparaison du régime alimentaire des oiseaux marins et des thons, de surface en particulier, permet d'estimer le chevauchement alimentaire entre ces prédateurs et d'évaluer s'ils sont en compétition, ou uniquement commensaux. Cette comparaison de l'alimentation, des sternes du canal des Glorieuses en mai 2004, et des thons de surface pêchés à la même période, dans les parages des Glorieuses est également en cours de réalisation (M. Potier IRD et S. Jaquemet ECOMAR).

De manière générale, l'étude plus approfondie des **relations entre les oiseaux marins et la pêche thonière** de surface est nécessaire. Elle passe par l'analyse du régime alimentaire des oiseaux et des poissons, mais également par l'analyse des données des radars à oiseaux et des observations par les équipages des senneurs. Des données obtenues par des observateurs embarqués sur des senneurs français qui pêchent dans la zone, devraient être traitées prochainement, pour mieux comprendre les relations entre les oiseaux et les bancs de thons de surface (projet IRD-ECOMAR).

Ce travail a porté sur l'écologie des oiseaux marins, pendant leur période de reproduction, mais les informations sur leur écologie en mer, hors reproduction, restent inexistantes. L'utilisation de traceurs chimiques, tels que les isotopes stables du carbone et de l'azote et les éléments traces, tels que les métaux lourds, qui intègrent l'environnement marin des oiseaux sur des échelles de temps plus longues, devraient apporter des informations sur le régime alimentaire et les habitats des adultes, lorsqu'ils ne se reproduisent pas. Cet aspect de l'écologie trophique des oiseaux fait actuellement l'objet d'une thèse (J. Kojadinovic ECOMAR-Université de La Rochelle) qui apportera des informations complémentaires dans l'étude de la place des oiseaux au sein des réseaux trophiques océaniques.

L'utilisation de l'eau doublement marquée (Nagy *et al* 1999) permettrait d'avoir des informations supplémentaire sur **l'énergétique des oiseaux marins** et d'envisager une modélisation bio-énergétique plus développée qui pourrait être un outil d'aide à la décision dans la gestion des activités humaines sur le milieu naturel (Grémillet *et al* 2003). L'approche modélisatrice nécessite aussi l'évaluation des valeurs énergétiques des principales proies.

L'objectif ultime de l'ensemble des ces perspectives est d'arriver à une compréhension plus globale des différents composants de l'écosystème et des interactions qui les régissent, afin de pouvoir modéliser le réseau trophique, dans le but de prévoir les réponses des prédateurs aux changements, qu'ils soient d'origine naturelle ou anthropique.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AINLEY, D. G. 1977 Feeding methods in seabirds: a comparison of polar and tropical nesting communities in the eastern Pacific ocean. In *Adaptations within Antarctic ecosystems. Proceedings of the Third SCAR Symposium on Antarctic Biology*. Washington, D.C., USA: Smithsonian Institution G.A. Llano ed.
- AINLEY, D. G. & BOEKELHEIDE, R. J. 1983 An ecological comparison of oceanic seabird communities of the South Pacific Ocean. *Stud. Avian Biol.* **8**, 2-23.
- AINLEY, D. G. & BOEKELHEIDE, R. J. 1990 *Seabirds of the Farallon Islands*. Stanford, CA: Stanford University Press.
- AINLEY, D. G., SPEAR, L. B., TYNAN, C. T., BARTH, J. A., PIERCE, S. D., FORD, G. & COWLES, T. J. 2005 Physical and biological variables affecting seabird distributions during the upwelling season of the northern California Current. *Deep Sea Res. II* **52** (1-2), 123-143.
- AMIR, O. A., BERGGREN, P., NDARO, S. G. M. & JIDDAWI, N. S. 2005 Feeding ecology of the Indo-Pacific bottlenose dolphin (*Tursiops aduncus*) incidentally caught in the gillnet fisheries off Zanzibar, Tanzania. *Est. Coast. Shelf Sci.* **63**, 429-437.
- ARDILL, J. D. & SANDERS, M. J. 1991 *Proceedings of the Seminar to Identify Priorities for Fisheries Management and Development in the Southwest Indian Ocean*. Albion, Mauritius.
- ASHMOLE, M. J. & ASHMOLE, N. P. 1968 The use of food samples from seabirds in the study of the seasonal variation in the surface fauna of the tropical oceanic areas. *Pacific Sci.* **22**, 1-10.
- ASHMOLE, N. P. 1963 The biology of the wideawake or sooty tern *Sterna fuscata* on Ascension Island. *Ibis* **103b**, 297-364.
- ASHMOLE, N. P. 1971 Seabird ecology and the marine environment. In *Avian Biol.*, vol. 1 (ed. D. S. Farner & J. R. Kink), pp. 223-286. New-York.
- ATKINSON, I. A. E. 1985 The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands, and their effects on island avifaunas. In *Conservation of island birds. ICBP Tech. Pub. N°3* (ed. P. J. Moors). Cambridge, Angleterre.
- AU, D. W. K. & PITMAN, R. L. 1986 Seabird interactions with dolphins and tuna in the eastern tropical Pacific. *The Condor* **88**, 304-317.
- AU, D. W. K. & PITMAN, R. L. 1988 Seabird relationships with tropical tuna and dolphins. In *Seabirds & other marine vertebrates - Competition, predation and other interactions* (ed. J. Burger), pp. 339. New York: Columbia University Press.
- BAILEY, R. S. 1967 The pelagic distribution of sea-birds in the western Indian Ocean. *Ibis* **110**, 493-519.
- BAKUN, A., ROY, C. & LLUCH-COTA, S. 1998 Coastal upwelling and other processes regulating ecosystem productivity in the western Indian Ocean. In *Large marine ecosystems of the Indian Ocean: Assessment, Sustainability and Management* (ed. K. Sherman, E. Okemwa & M. Ntiba), pp. 394. Cambridge: Blackwell Sciences.
- BALLANCE, L. T. 1995 Flight energetics of free-ranging red-footed boobies (*Sula sula*). *Physiol. Zool.* **68**, 887-914.
- BALLANCE, L. T. & PITMAN, R. L. 1998 Cetaceans of the western tropical Indian Ocean: distribution, relative abundance, and comparisons with cetacean communities of two other tropical ecosystems. *Mar. Mamm. Sci.* **14**, 429-459.
- BALLANCE, L. T. & PITMAN, R. L. 1999 Foraging ecology of tropical seabirds. In *Proc. 22 Int. Cong.* (ed. N. J. Adams & R. H. Slotow), pp. 2057-2071. Durban.

- BALLANCE, L. T., PITMAN, R. L. & REILLY, S. B. 1997 Seabird community structure along a productivity gradient: Importance of competition and energetic constraint. *Ecology* **78**, 1502-1518.
- BARBAULT, R. 2000 *Ecologie générale - Structure et fonctionnement de la biosphère*. Paris: Dunod.
- BARRE, N., BARAU, A. & JOUANIN, C. 1996 *Oiseaux de La Réunion*. Paris: Les éditions du Pacifique.
- BARRETT, R. T. 2002 Atlantic puffin *Fratercula artica* and common guillemot *Uria aalge* chick diet and growth as indicators of fish stocks in the Barents Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **230**, 275-287.
- BARRETT, R. T., ANKER-NILSSEN, T., GABRIELSEN, T. & CHAPDELAIN, G. 2002 Food consumption by seabirds in Norwegian waters. *ICES J. Mar. Sci.* **59**, 43-57.
- BOYD, I. L., KATO, A. & ROPERT-COUDERT, Y. 2004 Bio-logging science: sensitive beyond the boundaries. *Mem. Nat. Inst. Polar Res. (Special Issue)* **58**, 1-14.
- BRIGGS, K. T., TYLER, W. B., LEWIS, D. B. & CARLSON, D. R. 1987 Birds communities at sea off California: 1975 to 1983. *Stud. Avian Biol.* **11**, 1-74.
- BROOKE, M. D. L. 2004 The food consumption of the world's seabirds. *Proc. R. Soc. Lond. B (Suppl.)* **271**, 246-248.
- BROWEN, W. D. 1997 Role of marine mammals in aquatic ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **158**, 267-274.
- BROWN, R. G. B. 1980 Seabirds as marine animals. In *Behavior of marine animals* (ed. J. Burger, Olla, B.L., & Winn, H.E.). New-York: Plenum Press.
- CASTRO, J. J., SANTIAGO, J. A. & SANTANA-ORTEGA, A. T. 2002 A general theory on fish aggregation to floating objects: an alternative to the meeting point hypothesis. *Rev. Fish Biol. Fisheries* **11**, 255-277.
- CHAPIN, F. S., ZAVALA, E. S., EVINER, V. T., NAYLOR, R. L., VITOUSEK, P. M., REYNOLDS, H. L., HOOPER, D. U., LAVOREL, S., SALA, O. E., HOBBIE, S. E., MACK, M. C. & DIAZ, S. 2000 Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**, 234-242.
- CHEREL, Y., BOCHER, P., TROUVE C. & WEIMERSKIRCH, H. 2002 Diet and feeding ecology of blue petrel *Halobaena caerulea* at Iles Kerguelen, Southern Indian Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **228**, 283-299.
- CHEREL, Y. & DUHAMEL, G. 2004 Antractic jaws: cephalopod prey of sharks in Kerguelen waters. *Deep Sea Res I* **51**, 17-31.
- CLUA, E. & GROSVALET, F. 2001 Mixed-species feeding aggregation of dolphins, large tunas and seabirds in the Azores. *Aquat. Living Resour.* **14**, 11-18.
- CONAND, C. 2002 Marine ecology of La Réunion: an overview of recent research. *Ambio* **31**, 602-605.
- CONAND, F. & RICHARDS, W. J. 1982 Distribution of tuna larvae between Madagascar and the Equator, Indian Ocean. *Biol. Oceanogr.* **1**, 321-336.
- COULSON, J. C. 2002 Colonial breeding in seabirds. In *Biology of Marine Birds* (ed. E. A. Schreiber, & Burger, J.), pp. 722. Boca Raton: CRC Press.
- CRAWFORD, R. J. M., RYAN, P. G. & WILLIAMS, A. J. 1991 Seabird concentration and production in the Benguela and West-Agulhas ecosystems. *S. Afr. J. Mar. Sci.* **11**.
- CROXALL, J. P. & PRINCE, P. A. 1980 Food, feeding ecology and ecological segregation of seabirds at South Georgia. *Biol. J. Lin. Soc.* **14**, 103-131.
- CURY, P. M., SHANNON, L. & SHIN, J.J. 2001 The functioning of marine ecosystems
- CURY, P. M. & CHRISTENSEN, V. 2005 Quantitative ecosystem indicators for fisheries management. *ICES J. Mar. Sci.* **62**, 307-310.

- DAVOREN, G. K., MONTEVECCHI, W. A. & ANDERSON, J. T. 2003 Distributional patterns of a marine bird and its prey: habitat selection based on prey and conspecific behaviour. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **256**, 229-242.
- de RUIJTER, W. P. M., RIDDERINKHOF, H., LUTJHARMS, J. R. E., SCHOUTEN, M. W. & VETH, C. 2002 Observations of the flow in the Mozambique Channel. *Geophys. Res. Lett.* **29**, 1-4 doi. 10.1029/2001GL013714.
- del HOYO, J., ELLIOT, A. & SARGATAL, J. 1996 *Handbook of the birds of the world*. Barcelona: Lynx Edicions.
- DELEPINE, R., MAUGE, L. A. & PADOVANI, A. 1976 Observations écologiques et climatologiques dans les îles Europa, Glorieuses et Tromelin. *Trav. Doc. ORSTOM* **47**, 81-112.
- DI MARCO, S. F., CHAPMAN, P. & NOWLIN, W. D. J. 2000 Satellite observations of upwelling on the continental shelf south of Madagascar. *Geophys. Res. Lett.* **27**, 3965-3968.
- DI MARCO, S. F., CHAPMAN, P., NOWLIN, W. D. J., HACKER, P., DONOHUE, K., LUTHER, M., JOHNSON, G. C. & TOLLE, J. 2002 Volume transport and property distributions of the Mozambique Channel. *Deep Sea Res. II* **49**, 1481-1511.
- DIAMOND, A. W. 1971 The ecology of the sea birds of Aldabra. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B* **260**, 561-571.
- DIAMOND, A. W. 1974 The red-footed booby on Aldabra Atoll, Indian Ocean. *Ardea* **62**, 196-218.
- DIAMOND, A. W. 1975 The biology of tropicbirds at Aldabra Atoll, Indian Ocean. *Auk* **92**, 16-39.
- DIAMOND, A. W. 1976 Subannual breeding and moult in the Bridled Tern *Sterna anaethetus* in the Seychelles. *Ibis* **118**, 414-419.
- DIAMOND, A. W. 1978 Feeding strategies and population size in tropical seabirds. *Am. Nat.* **112**, 215-223.
- DIAMOND, A. W. 1979 Dynamic ecology of Aldabran seabird communities. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B* **286**, 231-240.
- DIAMOND, A. W. 1983 Feeding overlap in some tropical and temperate seabird community. *Stud. Avian Biol.* **8**, 24-46.
- DIAMOND, A. W. & PRYS-JONES, R. P. 1986 The biology of terns nesting at Aldabra Atoll, Indian Ocean, with particular reference to breeding seasonality. *J. Zool.* **210**, 527-549.
- DONGUY, J. R. & MEYERS, G. 1996 Seasonal variations of sea-surface salinity and temperature in the tropical Indian Ocean. *Deep Sea Res. I* **43**, 117-138.
- DONGUY, J. R. & PITON, B. 1991 The Mozambique Channel revisited. *Oceanol. Acta* **14**, 549-557.
- FAO. 2004 *Yearbook . Fishery statistics. Capture production/Annuaire FAO. 94/1*. Rome: FAO.
- FAUCHALD, P. 1999 Foraging in a hierarchical patch system. *Am. Nat.* **153**, 603-613.
- FAUCHALD, P. & ERIKSTAD, K. E. 2002 Scale-dependent predator-prey interactions: the aggregative response of seabirds to prey under variable prey abundance and patchiness. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **231**, 279-291.
- FAUCHALD, P., ERIKSTAD, K. E. & SKARSFJORD, H. 2000 Scale-dependant predator-prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. *Ecology* **81**, 773-783.
- FEARE, C. J. 1976a The breeding of the Sooty Tern *Sterna fuscata* in the Seychelles and the effects of experimental removal of its eggs. *J. Zool.* **179**, 317-360.

- FEARE, C. J. 1976b The exploitation of Sooty Tern eggs in the Seychelles. *Biol. Conserv.*, 169-181.
- FEARE, C. J. 1978 The decline of booby (*Sulidae*) populations in the western Indian Ocean. *Biol. Cons.* **14**, 295-305
- FEARE, C. J. 1981 Breeding schedules and feeding strategies of Seychelles seabirds. *Ostrich* **52**, 179-185.
- FEARE, C. J. 1984 Seabird status and conservation in the tropical Indian ocean. *ICBP Tech. Pub.* **2**, 457-471.
- FEARE, C. J., GILL, E. L., CARTY, P., CARTY, H. E. & AYRTON, V. 1997 Habitat use by Seychelles Sooty Terns *Sterna fuscata* and implications for colony management. *Biol. Conserv.* **81**, 69-76.
- FEARE, C. J., GILL, E. L. & MASANOBU, F. 1995 Behavioural defence by Sooty Terns *Sterna fuscata* against tick infestation? *Ibis* **137**, 116.
- FEARE, C. J., JAQUEMET, S. & LE CORRE, M. sous presse An inventory of Sooty Terns *Sterna fuscata* in the Western Indian Ocean with special references to threats and trends. *Ostrich*.
- FLINT, E. N. 1991 Time and energy limits to the foraging radius of Sooty Terns *Sterna fuscata*. *Ibis* **133**, 43-46.
- FLINT, E. N. & NAGY, K. A. 1984 Flight energetics of free-living Sooty Terns. *Auk* **101**, 288-294.
- FONTENEAU, A. 1997 *Atlas des pêcheries thonières tropicales - Captures mondiales et environnement*. Paris: ORSTOM.
- FONTENEAU, A. 1998 Panorama de l'exploitation des thonidés de l'océan Indien. In *Actes de la conférence thonière internationale 1996* (ed. P. CAYRE & J.-Y. LE GALL), pp. 49-74. Maurice: Orstom.
- FORCHHAMMER, M. C., POST, E. & STENSETH, N. C. 1998 Breeding phenology and climate. *Nature* **391**, 29-30.
- FREDERIKSEN, M., HARRIS, M. P., DAUNT, F., ROTHERY, P. & WANLESS, S. 2004 Scale-dependent climate signals drive breeding phenology of three seabirds species. *Global Change Biol* **10**, 1214-1221.
- FREON, P. & DAGORN, L. 2000 Review of fish association behaviour: toward a generalisation of the meeting point hypothesis. *Rev. Fish Biol. Fisheries* **10**, 183-207.
- FRONTIER, S. 1983 *Stratégies d'échantillonnage en écologie*. Paris: Masson.
- FRONTIER, S. & PICHOD-VIALE, D. 1998 *Ecosystèmes: Structure, fonctionnement, évolution (2ème Edition)*. Paris: Dunod.
- FURNESS, R. W. & CAMPHUYSEN, C. J. 1997 Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES J. Mar. Sci.* **54**, 726-737.
- FURNESS, R. W. & GREENWOOD, J. J. D. 1993 *Birds as monitor of environmental changes*: Chapman & Hall, London.
- FURNESS, R. W. & TASKER, M. L. 2000 Seabird-fishery interactions: quantifying the sensitive of seabirds to reductions in sandeel abundance, and identification of key areas for sensitive seabirds in the North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **202**, 253-264.
- GERRODETTE, T. & FORCADA, J. 2005 Non-recovery of two spotted and spinner dolphin populations in the eastern tropical Pacific Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **291**, 1-21.
- GILL, F. B. 1967 Observations on the pelagic distribution of seabirds in the western Indian Ocean. *Proc. Unit. Stat. Nat. Mus.* **123**, 1-33.
- GOULD, P. J. 1967 Nocturnal feeding of *Sterna fuscata* and *Puffinus pacificus*. *The Condor* **69**, 529.
- GREMILLET, D., DELL'OMO, G., RYAN, P. G., PETERS, G., ROPERT-COUDERT, Y. & WEEKS, S. J. 2004 Offshore diplomacy, or how seabirds mitigate intra-specific



- competition: a case study based on GPS tracking of cape gannets from neighbouring colonies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **268**, 265-279.
- GREMILLET, D., STORCH, S. & PETERS, G. 2000 Determining food requirements in marine top predators: a comparison of three independent techniques in Great Cormorants, *Phalacrocorax carbo carbo*. *Can. J. Zool.* **78**, 1567-1579.
- GREMILLET, D., WILSON, R. P., GARY, Y. & STORCH, S. 1999 Three-dimensional space utilization by a marine predator. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **183**, 263-273.
- GREMILLET, D., WRIGHT, G. A., LAUDER, A., CARSS, D. N. & WANLESS, S. 2003 Modelling the daily food requirement of wintering great cormorant: a bioenergetic tool for wildlife management. *J. Appl. Ecol.* **40**, 266-277.
- GROSCOLAS, R. 1986 Changes in body mass, body temperature and plasma fuel levels during the natural breeding fast in male and female emperor penguins *Aptenodytes forsteri*. *J. Comp. Physiol. B* **156**, 521-527.
- HAMER, K. C., SCHREIBER, E. A. & BURGER, J. 2002 Breeding biology, life histories, and life history-environment interactions in seabirds. In *Biology of Marine Birds* (ed. E. A. Schreiber, & Burger, J.), pp. 722. Boca Raton: CRC Press.
- HANEY, J. C. 1986 Seabird patchiness in tropical oceanic waters: the influence of *Sargassum* "reefs". *Auk* **103**, 141-151.
- HARRIS, M. P. 1977 Comparative feeding ecology of seabirds in the Galapagos Archipelago. In *Evolutionary ecology* (ed. B. Stonehouse & C. Perrins). London: Mc Millan.
- HARRISON, C. S., HIDA, T. S. & SEKI, M. P. 1983 Hawaiian seabird feeding ecology. *Wildl. Monogr.* **85**, 1-71.
- HARRISON, C. S. & SEKI, M. P. 1987 Trophic relationship among tropical seabirds at Hawaiian Islands. In *In Seabird feeding ecology and role in marine ecosystems* (ed. Croxall J. P. Ed), pp. 305-326: Cambridge University Press.
- HAURY, J. C., MCGOWAN, J. S. & WIEBE, P. 1978 Patterns and processes in the time-space scales of plankton patchiness. In *Spatial patterns in plankton communities* (ed. J. Steel). New-York: Plenum Press.
- HAYES, F. E. & BAKER, W. S. 1989 Seabird distribution at sea in the Galapagos Islands: environmental correlations and associations with upwelled water. *Col. Waterbirds* **12**, 60-66.
- HEINEMANN, D. 1981 A range finder for pelagic censusing. *J. Wildl. Manage.* **45**, 489-493.
- HENSLEY, V. I. & HENSLEY, D. A. 1995 Fishes eaten by sooty terns and brown noddies in the Dry Tortugas, Florida. *Bull. Mar. Sci.* **56**, 813-821.
- HERTEL, F. & BALLANCE, L. T. 1999 Wing ecomorphology of sea-birds from Johnston Atoll. *Condor* **101**, 549-556.
- HO, C. R., ZHEUNG, Q. & KUO, N. J. 2004 SeaWIFs observations of upwelling south of Madagascar: long-term variability and interaction with East Madagascar Current. *Deep Sea Res II* **51 (1-3)**, 59-67.
- HOEFER, C. J. 2000 Marine birds attraction to thermal fronts in the California Current system. *The Condor* **102**.
- HORN, J. K. & SCHNEIDER, D. C. 1994 Lack of spatial coherence of predators and prey: a bioenergetic explanation for Atlantic cod feeding on capelin. *J. Fish. Biol.* **45 (Suppl A)**, 191-207.
- HULSMAN, K. 1988 The structure of seabird communities: an example from Australian waters. In *Seabirds & other marine vertebrates - Competition, predation and other interactions* (ed. J. Burger), pp. 339. New York: Columbia University Press.
- HUNT, G. L. 1990 The pelagic distribution of marine birds in a heterogeneous environment. *Polar Res.* **8**, 43-54.

- HUNT, G. L. 1991 Occurrence of polar seabirds at sea in relation to prey concentrations and oceanographic factors. In *Proc. Pro. Mare Symp. on Polar Marine Ecol.*, vol. 10 (2) (ed. E. Sakshaug, C. C. E. Hopkins & N. A. Oritsland). Trondheim: Polar Res.
- HUNT, G. L., DREW, G. S., JAHNCKE, J. & PIATT, J. F. 2005 Prey consumption and energy transfer by marine birds in the Gulf of Alaska. *Deep Sea Res II* **52(5-6)**, 781-797.
- HUNT, G. L., MEHLUM, F., RUSSELL, R. W., IRONS, D., DECKER, M. B. & BECKER, P. H. 1999 Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. In *Proc. 22 int. Ornithol. Congr.* (ed. N. J. ADAMS & R. H. SLODOW), pp. 2040-2056. Durban.
- HUNT, G. L. & SCHNEIDER, D. C. 1987 Scale-dependent processes in the physical and biological environment of marine birds. In *Seabird feeding ecology and role in marine ecosystems* (ed. J. P. Croxall). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- HYRENBACH, K. D., FERNANDEZ, P. & ANDERSON, D. J. 2002 Oceanographic habitats of two sympatric North Pacific albatrosses during breeding season. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **233**, 283-301.
- HYRENBACH, K. D. & VEIT, R. 2003 Ocean warming and seabird communities of the southern California Current System (1987-98): response at multiple temporal scales. *Deep Sea Res. II* **50**, 2537-2565.
- IBANEZ, F., FROMENTIN, J. M. & CASTEL, J. 1993 Application de la méthode des sommes cumulées à l'analyse de séries chronologiques océanographiques. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Vie/Life Sciences* **316**.
- IMMELMANN, K. 1973 Role of environment in reproduction as source of "predictive" information. In *Breeding biology of birds* (ed. D. S. Farner). Washington, D.C.: Natl. Acad. Sci.
- JAQUEMET, S., LE CORRE, M., MARSAC, F., POTIER, M. & WEIMERSKIRCH, H. sous presse Foraging habitats of the seabird community of Europa Island (Mozambique Channel). *Mar. Biol.*
- JAQUEMET, S., LE CORRE, M. & WEIMERSKIRCH, H. 2004 Seabird community structure in a coastal tropical environment: importance of natural factors and fish aggregating devices (FADs). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **268**, 281-292.
- JOUVENTIN, P. & WEIMERSKIRCH, H. 1990 Satellite tracking of Wandering Albatrosses. *Nature* **343**, 746-748.
- KAREIVA, P. & ODELL, G. 1987 Swarms of predators exhibit 'prey taxis' if individuals predators use restricted-area search. *Am. Nat.* **130**, 233-270.
- KARNOVSKY, N. J. & HUNT, G. L. 2002 Estimation of carbon flux to doves (*Alle alle*) in the North Water. *Deep Sea Res. II* **49**, 5117-5130.
- KING, J. E. & PYLE, R. L. 1957 Observation on sea birds in the tropical Pacific. *The Condor* **59**, 27-39.
- KOLTIAR, N. B. & WIENS, J. A. 1990 Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* **59**, 253-260.
- LACK, D. 1968 *Ecological adaptations for breeding in birds*. London: Methuen.
- LAGARDE, F. 1997 Pourquoi les frégates présentent-elles un dimorphisme de taille inverse? *DEA Adaptations aux milieux extrêmes*, Université Jena Monnet, Saint-Etienne
- LAGARDE, F., LE CORRE, M. & LORMEE, H. 2001 Species and sex-biased predation on hatchling green turtles by frigatebirds on Europa Island, western Indian Ocean. *The Condor* **103**, 405-408.
- LE BLANC, J. L. & BOULANGER, J. P. 2001 Propagation and reflection of Long Equatorial Waves in the Indian Ocean from TOPEX/POSEIDON data during the 1993-1998 period. *Clim. Dyn.* **17**, 547-557.

- LE CORRE, M. 1996 The breeding seabirds of Tromelin Island (western Indian Ocean): population size, trends and breeding phenology. *Ostrich* **67**, 155-159.
- LE CORRE, M. 2001 Breeding seasons of seabirds at Europa Island (southern Mozambique Channel) in relation to seasonal changes in the marine environment. *J. Zool.* **254**, 239-249.
- LE CORRE, M., CHEREL, Y., LAGARDE, F., LORMEE, H. & JOUVENTIN, P. 2003 Seasonal and inter-annual variation in the feeding ecology of a tropical oceanic seabird, the red-tailed tropicbird *Phaethon rubricauda*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **255**, 289-301.
- Le CORRE, M. & JAQUEMET, S. 2004 Rapport d'activité du programme de recherche "Fonctionnement, perturbations et restauration des populations d'oiseaux marins des Iles Eparses, îles coralliennes de l'océan Indien occidental, pp. 38. St Denis de la Réunion: Laboratoire ECOMAR.
- LE CORRE, M. & JAQUEMET, S. 2005 Assessment of seabird community of the Mozambique Channel and its potential use as indicator of tuna abundance. *Est. Coast. Shelf Sci.* **63**, 421-428.
- LE CORRE, M. & JOUVENTIN, P. 1997a Ecological significance and conservation priorities of Europa island (western Indian Ocean), with special reference to seabirds. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* **52**, 205-220.
- LE CORRE, M. & JOUVENTIN, P. 1997b Kleptoparasitism in tropical seabirds: vulnerability and avoidance responses of a host species, the red-footed booby. *The Condor* **99**, 162-168.
- LE CORRE, M. & PROBST, J. M. 1997 Migrant and vagrant birds of Europa Island (southern Mozambique Channel). *Ostrich* **68**, 13-18.
- LEVIN, S. A. 1992 The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* **73**, 1943-1967.
- LEWIS, S., SHERRATT, T. N., HAMER, K. C. & WANLESS, S. 2001 Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature* **412**, 816-819.
- LINK, J. 2002 Does food web theory work for marine ecosystems? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **230**, 1-9.
- LONGHURST, A. R. 1998 The Indian Ocean. In *Ecological geography of the sea* (ed. A. R. Longhurst), pp. 398. San Diego: Academic Press.
- LONGHURST, A. R. 2001 A major seasonal phytoplankton bloom in the Madagascar Basin. *Deep Sea Res. I* **48**, 2413-2422.
- LONGHURST, A. R. & PAULY, D. 1987 *Ecology of tropical ocean*. San Diego: Academic press.
- LORMEE, H., JOUVENTIN, P., LACROIX, A., LALLEMAND, J. & CHASTEL, O. 2000 Reproductive endocrinology of tropical seabirds: sex-specific pattern in LH, steroids, and prolactin secretion in relation to parental care. *Gen. Comp. Endocr.* **117**, 413-426.
- LORMEE, H., JOUVENTIN, P., TROUVE C. & CHASTEL, O. 2003 Sex-specific patterns in baseline corticosterone and body condition changes in breeding Red-footed Boobies *Sula sula*. *Ibis* **145**, 212-219.
- LUTJEHARMS, J. R. E. & MACHU, E. 2000 An upwelling cell inshore of the East Madagascar Current. *Deep Sea Res. I* **47**, 2405-2411.
- LUYTEN, J. R. & ROEMMICH, D. H. 1982 Equatorial currents at semi-annual period in the Indian Ocean. *J. Phys. Oceano.* **12**, 406-413.
- MAGNIER, Y. & PITON, B. 1973 Les masses d'eau de l'Océan Indien à l'ouest et au nord de Madagascar au début de l'été austral (nov.-dec.). *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, **11**, 97-113.
- MAGURRAN, A. E. 1988 *Ecological diversity and its measurement*: Princeton University.

- MARSAC, F. 1992a Etude des relations entre l'hydroclimat et la pêche thonière hauturière tropicale dans l'océan Indien occidental. In *Thèse de doctorat en Océanographie biologique*, pp. 353: Université de Bretagne occidentale, Brest, France.
- MARSAC, F. 1992b Les radars à oiseaux : quels effets en attendre sur l'amélioration des rendements des thoniers ? In *12<sup>a</sup> semana des pescas dos Açores, Hortas Faial, Portugal*, pp. 235-251.
- MARSAC, F. 1998 Environnement océanique et pêche thonière. In *Actes de la conférence thonière internationale 1996* (ed. P. Cayre & J. Y. Le Gall), pp. 140-176. Maurice: ORSTOM.
- MARTIN, T. E. 1987 Food as limit on breeding birds: a life-history perspective. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **18**, 453-487.
- McGILLICUDDY, D. J., ROBINSON, A. R., SIEGEL, D. A., JANNASCH, H. W., JOHNSON, R., DICKEY, T. D., McNEIL, J., MICHAELS, A. F. & KNAP, A. H. 1998 Influence of mesoscale eddies on new production in the Sargasso Sea. *Nature* **394**, 263-266.
- McPEEK, M. A. 1998 The consequences of changing the top predator in a food web: a comparative experimental approach. *Ecol. Monogr.* **68**, 1-23.
- MENACHE, M. 1963 Première campagne océanographique du "Commandant Robert Giraud" dans le canal du Mozambique, 11 octobre-28 novembre 1957. *Cahiers. Océano.* **15**, 224-249.
- MURPHY, E. J. 1995 Spatial structure of the Southern Ocean ecosystem: predator-prey linkages in Southern Ocean food webs. *J. Anim. Ecol.* **64**, 333-347.
- NAGY, K.A., GIRARD, I.A. & BROWN, T.K. 1999 Energetics of free-ranging mammals, reptiles, and birds. *Ann. Rev. Nut.* **19**, 247-277
- NELSON, J. B. 1978 *The Sullidae, Gannets and Boobies.*: Oxford: Oxford Univ. Press.
- NEVITT, G. & VEIT, R. 1999 Mechanisms of prey-patch detection by foraging seabird. In *Proc. 22 int. Ornithol. Congr.* (ed. N. J. Adams & R. H. Slotow), pp. 2072-2082. Durban.
- OLSON, D. B., HITCHCOCK, G. L., MARIANO, A. J., ASHJIAN, C. J., PENG, G., NERO, R. W. & PODESTA, G. P. 1994 Life on the edge: marine life and fronts. *Oceanogr.* **7**, 52-59.
- OVERHOLTZ, W. J., MURAWSKI, S. A. & FOSTER, K. L. 1991 Impact of predatory fish, marine mammals, and seabirds on the pelagic ecosystem of the northeastern USA. *ICES Mar. Sci. Symposium* **193**, 198-208.
- PARKER, I. S. C. 1970 Some ornithological observations from the western Indian Ocean. *Atoll Res. Bull.* **136**, 211-220.
- PAULY, D., CHRISTENSEN, V., GUENETTE, S., PITCHER, T. J., RASHID SUMAILU, U., WALTERS, C. J., WATSON, R. & ZELLER, D. 2002 Toward sustainability in world fisheries. *Nature* **418**, 689-695.
- PEARSON, T. H. 1968 The feeding biology of sea-bird species breeding on the Farne Islands, Northumberland. *J. Anim. Ecol.* **37**.
- PENNYCUICK, C. J. 1987 Flight of seabirds. In *Seabirds, feeding ecology and role in marine ecosystems*, pp. 43-62. New York: Academic.
- PINAUD, D. & WEIMERSKIRCH, H. sous presse Scale-dependent habitat use in a long-ranging central place predator. *J. Anim. Ecol.*
- PINKAS, L., OLIPHANT, M. S. & IVERSON, I. L. K. 1971 Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. *Dep. Fish Game St, Calif., Fish. Bull* **152**, 1-105.
- PIONTKOVSKI, S. A. & WILLIAMS, R. 1995 Multiscale variability of tropical ocean zooplankton biomass. *ICES J. Mar. Sci.* **52**, 643-656.

- PITMAN, R. L. & BALLANCE, L. T. 1990 Daytime feeding by Leach's Storm-Petrel on a midwater fish in the eastern tropical Pacific. *The Condor* **92**, 524-527
- PITMAN, R. L. & BALLANCE, L. T. 1992 Parkinson's petrel distribution and foraging ecology in the eastern Pacific: aspects of an exclusive feeding relationship with dolphins. *The Condor* **94**, 825-835.
- PITON, B. & LAROCHE, J. 1993 Quelques caractéristiques hydroclimatiques du sud de Madagascar. *Bull. Oceanogr. Pêches-Réunion* **37**, 46-54.
- PITON, B. & MAGNIER, Y. 1976 Les conditions favorables à la présence de thons de surface dans les parages de Madagascar. *Trav. Doc. ORSTOM* **47**, 293-309.
- PITON, B., POINTEAU, J. H. & NGOUMBI, J. S. 1981 Atlas hydrologique du canal du Mozambique (Océan Indien). *Trav. Doc. ORSTOM* **132**, 41.
- POCKLINGTON, R. 1979 An oceanographic interpretation of seabird distributions in the Indian Ocean. *Mar. Biol.* **51**, 9-21.
- POTIER, M., MARSAC, F., LUCAS, V., SABATIE, R., HALLIER, J. P. & MENARD, F. 2004 Feeding partitioning among tuna taken in surface and mid-water layers: the case of yellowfin (*Thunnus albacares*) and bigeye (*T. obesus*) in the western tropical Indian Ocean. *Western Indian Ocean J. Mar. Sci.* **3**, 51-62.
- POWER, M.E. 1992 Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology* **73**, 733-746
- QUARTLY, G. D. & SROKOSZ, M. A. 2004 Eddies in the Mozambique Channel. *Deep Sea Res. II* **51**, 69-83.
- RAMAGE, C. S. 1969 Indian Ocean surface meteorology. *Oceanogr. Mar. Biol.* **7**, 11-30.
- RAMOS, J. A., MAUL, A. M., AYRTON, V., BULLOCK, I., HUNTER, J., BOWLER, J., CASTLE, G., MILETO, R. & PACHECO, C. 2002 Influence of local and large-scale weather events and timing of breeding on tropical roseate tern reproductive parameters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **243**, 271-279.
- RAO, T. S. S. & GRIFFITHS, R. C. 1998 *Understanding the Indian Ocean*. Perspectives on Oceanography. Paris: UNESCO.
- REID, J. L. 2003 On the total geostrophic circulation of the Indian Ocean: flow patterns, tracers, and transports. *Prog. in Ocean.* **56**, 137-186.
- REID, K. & CROXALL, J. P. 2001 Environmental response of upper trophic-level predators reveals a system change in an Antarctic marine ecosystem. *Proc. R. Soc. Lond. B* **268**, 377-384.
- REVILLE, B. J. 1983 Numbers of nesting frigatebirds, *Fregata minor* and *F. ariel* on Aldabra Atoll nature reserve, Seychelles. *Biol. Conserv.* **27**, 59-76.
- RIBIC, C. A., DAVIS, R., HESS, N. & PEAKE, D. 1997 Distribution of seabirds in the northern Gulf of Mexico in relation to mesoscale features: initial observations. *ICES J. Mar. Sci.* **54**, 545-551.
- RICKLEFS, R. E. 1983 Some considerations on the reproductive energetics of pelagic seabirds. *Stud. Avian Biol.* **8**, 84-94.
- RIDDERINKHOF, H. & de RUIJTER, W. P. M. 2003 Moored current observations in the Mozambique Channel. *Deep Sea Res. II* **50**, 1933-1955.
- ROBERSTON, W. B. J. 1969 Transatlantic migration of juvenile sooty terns. *Nature* **222**, 632-634.
- ROCAMORA, G., FEARE, C. J., SKERRETT, A., ATHANASE, M. & GREIG, E. 2003 The breeding avifauna of Cosmoledo Atoll (Seychelles) with special reference to seabirds: conservation status and international importance. *Bird. Cons. Int.* **13**, 151-174.
- ROCAMORA, G. & SKERRETT, A. 2001 Seychelles. In *Important Bird Area in Africa and associated islands* (ed. L. Fishpool & M. I. Evans), pp. 751-768. Newbury and Cambridge. Pices Publication & Birdlife International

- ROGER, C. 1994a Relationship among yellowfin and skipjack tuna, their prey-fish and plankton in the tropical western Indian Ocean. *Fish. Oceano.* **3**, 133-141.
- ROGER, C. 1994b The plankton of the tropical western Indian Ocean as a biomass indirectly supporting surface tunas (yellowfin, *Thunnus albacares* and skipjack, *Katsuwonus pelamis*). *Envir. Biol. Fish* **39**, 161-172.
- ROSENFELD, J. 2003 Assessing the habitat requirements of stream fishes: an overview and evaluation of different approaches. *Trans. Am. Fish. Soc.* **132**, 953-968.
- SAETRE, R. 1985 Surface currents in the Mozambique Channel. *Deep Sea Res* **32**, 1457-1467.
- SAETRE, R. & JORDE DA SILVA, A. 1984 The circulation of the Mozambique Channel. *Deep Sea Res. II* **31**, 508-585.
- SAIJO, Y. 1973 The formation of the chlorophyll maximum in the Indian Ocean. In *The biology of the Indian Ocean* (ed. B. Zeitzschel & S. A. Gerlach), pp. 549. Berlin: Springer-Verlag.
- SAJI, N. H., GOSWAMI, B. N., VINAYACHANDRAN, P. N. & YAMAGATA, T. 1999 A dipole mode in the tropical Indian Ocean. *Nature* **401**, 360-363.
- SANFORD, E. 1999 Regulation of keystone predation by small changes in ocean temperature. *Science* **283**, 2095-2097.
- SCHNEIDER, D. C. 1991 The role of fluid dynamics in the ecology of marine birds. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* **29**, 487-521.
- SCHNEIDER, D. C. 1993 Scale-dependent spatial dynamics: marine birds in the Bering Sea. *Biol. Rev.* **68**, 579-598.
- SCHNEIDER, D. C. & PIATT, J. F. 1986 Scale-dependent correlation in seabirds with schooling fish in coastal ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **32**, 237-246.
- SCHNEIDER, D. C. & SHUNTOV, V. P. 1993 The trophic organisation of the marine bird community in the Bering Sea. *Rev. Fish. Sci.* **1**, 311-335.
- SCHOTT, F. A., FIEUX, M., KINDLE, J., SWALLOW, J. C. & ZANTOPP, R. 1988 The boundary currents east and north of Madagascar. 2. Direct measurements and model comparisons. *J. Geophys. Res.* **93**, 4963-4974.
- SCHOTT, F. A. & McCREARY, J. P. Jr. 2001 The monsoon circulation of the Indian Ocean. *Progr. Oceano.* **51**, 1-123.
- SCHOUTEN, M. W., de RUITJER, W. P. M., van LEEUWEN, P. J. & RIDDERINKHOF, H. 2003 Eddies and variability in the Mozambique Channel. *Deep Sea Res. II* **50**, 1987-2003.
- SCHREIBER, E. A. 2002 Climate and weather effects on seabirds. In *Biology of Marine Birds* (ed. E. A. Schreiber, & Burger, J.), pp. 722. Boca Raton: CRC Press.
- SCHREIBER, E. A., FEARE, C. J., HARRINGTON, B. A., MURRAY, B. G., ROBERTSON, W. B. J., ROBERTSON, M. J. & WOOLFENDEN, G. E. 2002 Sooty Tern (*Sterna fuscata*). In *The birds of North America*, vol. 665 (ed. A. Poole & F. Gill). Philadelphia: The Birds of North America Inc.
- SCHREIBER, R. W. 1980 Nesting chronology of the eastern brown pelican. *Auk* **97**, 491-508.
- SCHREIBER, R. W. & ASHMOLE, N. P. 1972 Sea-birds breeding seasons on Christmas Island, Pacific Ocean. *Ibis* **112**, 363-394.
- SHEALER, D. A. 2002 Foraging behavior and food of seabirds. In *Biology of Marine Birds* (ed. E. A. Schreiber, & Burger, J.), pp. 722. Boca Raton: CRC Press.
- SILVERMAN, E., VEIT, R. R. & NEVITT, G. A. 2004 Nearest neighbors as foraging cues: information transfer in a patchy environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **277**, 25-35.
- SIMBERLOFF, D. 1998 Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passe in the landscape aera? *Biol. Conserv.* **83**, 247-257.

- SPEAR, L. B. & AINLEY, D. G. 1997 Flight behaviour of seabirds in relation to wind direction and wing morphology. *Ibis* **139**, 221-233.
- SPEAR, L. B., BALLANCE, L., T., & AINLEY, D. G. 2001 Response of seabirds to thermal boundaries in the tropical Pacific: the thermocline versus the Equatorial Front. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **219**, 275-289.
- SROKOSZ, M. A., QUARTLY, G. D. & BUCK, J. J. H. 2004 A possible plankton wave in the Indian Ocean. *Geophys. Res. Lett.* **31**, 1-10.
- STAHL, J. C. & BARTLE, J. A. 1991 Distribution, abundance and aspects of the pelagic ecology of Barau's Petrel (*Pterodroma barau*) in the South-West Indian Ocean. *Notornis* **38**, 211-225.
- STEARNS, S. C. 1992 *The evolution of life histories*. Oxford: Oxford University Press.
- STRAMMA, L. & LUTJEHARMS, J. R. E. 1997 The flow field of the subtropical gyre of the South Indian Ocean. *J. Geophys. Res.* **99**, 22584-22604.
- SURNAM, C. A. & WOOLLER, R. D. 2003 Comparative foraging ecology of five sympatric terns at a sub-tropical island in the eastern Indian Ocean. *J. Zool.* **259**, 219-230.
- SWALLOW, J., FIEUX, M. & SCHOTT, F. 1988 The boundary currents east and north of Madagascar 1. Geostrophic currents and transports. *J. Geophys. Res.* **93**, 4951-4962.
- SWALLOW, J. C. & FIEUX, M. 1982 Historical evidence for two gyres in the Somali Current. *J. Mar. Res.* **40**, 747-755.
- TAQUET, M. 2004 Le comportement agrégatif de la dorade coryphène (*Corypaena hippurus*) autour des objets flottants. In *Thèse de doctorat Océanologie Biologique*, pp. 168. Paris: Université Pierre et Marie Curie.
- TASKER, M.L., CAMPHUYSEN, C.J., COOPER, J., GARTHE, S., MONTEVECCHI, W.A. & BLABER, S.J.M. 2000 The impacts of fishing on marine birds, *ICES J. Mar. Sci.* **57**, 531-547
- TASKER, M. L. & FURNESS, R. W. 1996 Estimation of the food consumption by seabirds in the North Sea. *ICES Co-op Res Rep* **216**, 6-42.
- TASKER, M. L., HOPE JONES, P., DIXON, T. & BLAKE, B. F. 1984 Counting seabirds at sea from ships: a review of methods employed and a suggestion for a standardized approach. *Auk* **101**, 567-577.
- TASKER, M. L. & REID, J. B. 1997 Seabirds in the marine environment. *ICES J. Mar. Sci.* **54**, 505-506.
- TOMCZAK, M. & GODFREY, J. S. 1994 The Indian Ocean. In *Regional Oceanography: an introduction*, pp. 422. Oxford: Pergamon Press.
- TREMBLAY, Y. & CHEREL, Y. 2000 Benthic and pelagic dives: a new foraging behaviour in rockhopper penguins. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **204**, 257-267.
- TROADEC, J. P. & LAUBIER, L. 2003 Introduction. In *Exploitation et surexploitation des ressources marines vivantes* (ed. T. Doc), pp. 503: Lavoisier.
- VAN DEN BERG, A. B., SMEENK, C., BOSMAN, C. A. W., HAASE, B. J. M., VAN DER NIET, A. M. & CADEE, G. C. 1990 Barau's petrel *Pterodroma barau*, Jouanin's petrel *Bulweria fallax* and other seabirds in the northern Indian Ocean in June-July 1984 and 1985. *Ardea* **79**, 1-14.
- VEIT, R. R., SILVERMAN, E. D. & EVERSON, I. 1993 Aggregation patterns of pelagic predators and their principal prey, Antarctic krill, near South-Georgia. *J. Anim. Ecol.* **62**, 551-564.
- VENRICK, E. L. 1990 Phytoplankton in an oligotrophic ocean: species structure and interannual variability. *Ecology* **71**, 1547-1563.
- VESEY-FITZGERALD, D. 1941 Further contributions to the ornithology of the Seychelles Islands. *Ibis* **14**, 518-531.

- VILLACASTIN-HERRERO, C. A., UNDERHILL, L. G., CRAWFORD, R. J. M. & SHANNON, L. V. 1996 Sea surface temperature of oceans surrounding subequatorial Africa: seasonal patterns, spatial coherence and long-term trends. *S. Afr. J. Sci.* **92**, 189-197.
- WALTHER, G.-R., POST, E., CONVEY, P., MENZEL, A., PARMESAN, C., BEEBEE, T. J. C., FROMENTIN, J.-M., HOEGH-GULDBERG, O. & BAIRLEIN, F. 2002 Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**, 389-395.
- 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 Foraging strategies of southern albatrosses and their relationship with fisheries. In *Albatrosses biology and conservation* (ed. G. Roberston & R. Gales). Sydney: Surrey Beatty & Sons.
- WEIMERSKIRCH, H. 2002 Seabird demography and its relationship with the marine. In *Biology of Marine Birds* (ed. E. A. Schreiber, & Burger, J.), pp. 722. Boca Raton: CRC Press.
- WEIMERSKIRCH, H. 2003 Les oiseaux marins. In *Exploitation et surexploitation des ressources marines vivantes* (ed. T. Doc), pp. 503: Lavoisier.
- WEIMERSKIRCH, H., GUIONNET, T., MARTIN, J., SHAFFER, S. A. & COSTA, D. P. 2000 Fast and fuel efficient? Optimal use of wind by flying albatrosses. *Proc. R. Soc. Lond. B* **267**, 1869-1874.
- WEIMERSKIRCH, H., LE CORRE, M., JAQUEMET, S. & MARSAC, F. 2005a 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. 2005b The three-dimensional flight of red-footed boobies: adaptations to foraging in a tropical environment? *Proc. R. Soc. Lond. B* **272**, 53-61.
- WIENS, J. A. & SCOTT, J. M. 1975 Model estimation of energy flow in oregon coastal seabird populations. *The Condor* **77**, 439-452.
- WINGFIELD, J.C. 1980 Fine temporal adjustment of reproductive functions. In *Avian endocrinology* (Eds A. Epple & M.H. Stetsons), New-York, Academic Press
- WITTENBERGER, J. F. & HUNT, G. L. 1985 The adaptative significance of coloniality in birds. In *Avian Biology* (ed. D. S. Farner, J. R. King & K. C. Parkes). New York: Academic Press.
- WORM, B., LOTZE, H.K. & MYERS, R.A. 2003 Predator diversity hotspots in the blue ocean. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **100**, 9884-9888
- WYRTKI, K. 1973 Physical oceanography of the Indian Ocean. In *The biology of the Indian Ocean* (ed. B. Zeitzschel & S. A. Gerlach), pp. 549. Berlin: Springer-Verlag.
- YEN, P. P. W., SYDEMAN, W. J. & HYRENBACH, K. D. 2004 Marine bird and cetacean associations with bathymetric habitats and shallow-water topographies: implications for trophic transfer and conservation. *J. Mar. Syst.* **50**, 79-99.
- YODZIS, P. 1998 Local trophodynamics and the interaction of marine mammals and fisheries in the Benguela ecosystem. *J. An. Ecol.* **67**.
- YODZIS, P. 2001 Must top predators be culled for the sake of fisheries? *TREE* **16**, 78-84.



## LISTE DES TABLEAUX

pages

<b>Tableau 1.1-</b> Estimation de la biomasse prélevée annuellement par les communautés d'oiseaux marins de différentes régions.....	35
<b>Tableau 1.2-</b> Caractéristiques principales de la sterne fuligineuse (Source Schreiber et al 2002).....	39
<b>Tableau 1.3-</b> Surface et principales caractéristiques de la végétation et de la faune des 4 îles Eparses continuellement émergées (d'après Le Corre 1996, Le Corre & Jouventin 1997, Le Corre & Jaquemet 2005, Annexe 1).....	44
<b>Tableau 2.1-</b> Présentation des campagnes océanographiques.....	59
<b>Tableau 2.2-</b> Effort de prospection et observations d'oiseaux en mer, par secteurs d'étude.....	63
<b>Tableau 2.3-</b> Présentation des espèces d'oiseaux marins par nombre d'observations et d'individus recensés, au total et par secteur.....	66
<b>Tableau 2.4-</b> Nombre moyen ( $\pm$ écart-type) d'individus par observation en fonction de l'activité.....	71
<b>Tableau 2.5-</b> Différence d'échantillonnage et de densité totale en oiseaux entre la partie nord et sud du canal du Mozambique. a : différence significative à $p < 0,05$ .....	73
<b>Tableau 2.6-</b> Nombre d'observations et d'individus des espèces rencontrées dans le nord et le sud du canal du Mozambique (en gris les espèces communes aux deux parties).....	75
<b>Tableau 2.7-</b> Présence (1) et absence des différentes espèces dans le bassin des Mascareignes en fonction de la saison et de la latitude. En grisé les espèces présentes toute l'année et sur l'ensemble du bassin.....	76
<b>Tableau 2.8-</b> Occurrence des différentes espèces d'oiseaux marins en pêche en association avec des prédateurs, en fonction de la zone, aux Seychelles.....	78
<b>Tableau 2.9-</b> Principales caractéristiques communes aux communautés d'oiseaux marins des îles de la Réunion et d'Europa.....	85
<b>Tableau 2.10-</b> Comparaison de quelques caractéristiques de la reproduction et de la recherche en mer, de deux oiseaux océaniques tropicaux nichant à Europa.....	95
<b>Tableau 3.1-</b> Synthèse du travail réalisé sur les sternes fuligineuses ( <i>Sterna fuscata</i> ) lors des missions de terrain.....	106
<b>Tableau 3.2-</b> Présentation des indices utilisés pour l'étude de l'écologie alimentaire des sternes fuligineuses.....	119
<b>Tableau 3.3-</b> Nombre de colonies de sternes fuligineuses ( <i>S. fuscata</i> ), densité moyenne en nids et nombre de couples reproducteur estimé par sites d'études. Les lettres indiquent les différences significatives de densités à $p < 0,01$ .....	120
<b>Tableau 3.4-</b> Chevauchement dans le régime alimentaire des sternes d'Europa, Juan de Nova et Glorieuses, en nombre de proies (A) et en biomasse reconstituée (B).....	120
<b>Tableau 3.5-</b> Estimation de la consommation des populations de sternes du canal du Mozambique, en tonnes de biomasse, par saison de reproduction, en fonction du site de reproduction, de l'âge des individus et du succès reproductif ( $\tau$ ).....	126

## LISTE DES FIGURES

pages

<b>Figure 1.1-</b> Carte de l’océan Indien avec les différents bassins océaniques et l’isobathe 3000 m (d’après Reid 2003).....	9
<b>Figure 1.2-</b> Position moyenne de la zone de convergence intertropicale (ZCIT) dans l’océan Indien en été austral (janvier) et en hiver austral (juillet).....	11
<b>Figure 1.3-</b> Carte de la circulation superficielle des courants dans l’océan Indien en période de mousson de nord-est (A) et de sud-ouest (B). (d’après Schott & Mc Creary 2001).....	13
<b>Figure 1.4-</b> Températures de surface moyennes en été austral (A) et en hiver austral (B) dans l’océan Indien sur la période 1981-2004.....	17
<b>Figure 1.5-</b> Salinité moyenne annuelle de surface dans l’océan Indien (Source : Reid 2003).....	19
<b>Figure 1.6-</b> Températures (SST), anomalies de hauteur d’eau (SSHA) et concentration en chlorophylle <i>a</i> (CHL <i>a</i> ) moyennes de surface en été et hiver austral dans le canal du Mozambique.....	23
<b>Figure 1.7-</b> Evolution trimestrielle de la concentration moyenne en chlorophylle <i>a</i> de surface dans le sud-ouest de l’océan Indien et sites potentiels d’upwellings en pointillés. A) Juin-Août 1998-2004, B) Septembre-Novembre 1997-2004, C) Décembre-Février 1997-2004, D) Mars-Mai 1998-2004. (Source SeaWIFs ; Bakun <i>et al</i> 1998).....	25
<b>Figure 1.8-</b> Concentration moyenne en chlorophylle <i>a</i> et en zooplancton à la surface au niveau du gyre sud équatorial (A) et au niveau du courant côtier est africain (B) (d’après Longhurst 1998).....	27
<b>Figure 1.9-</b> Zones d’activité principale des senneurs dans le sud-ouest de l’océan Indien (A) et prises moyennes mensuelles sur la période 1984-1989 (B) 1-Nord équateur, 2-Ouest Seychelles, 3- Est Seychelles, 4- Sud Seychelles, 5- Canal du Mozambique (d’après Marsac 1992a).....	31
<b>Figure 1.10-</b> Localisation des colonies de sternes fuligineuses actives et éteintes (1-46) dans l’océan Indien occidental. Le détail des colonies est en annexe 2. Les symboles sont proportionnels au nombre de couples reproducteurs (source Feare et al sous presse).....	39
<b>Figure 1.11-</b> Position des terres françaises dans le sud-ouest de l’océan Indien (îles Eparses, La Réunion, Mayotte) et des Zones Economiques Exclusives (ZEE) associées (Source IFREMER-La Réunion).....	42
<b>Figure 1.12-</b> Vues aériennes des Iles Eparses : Europa, Juan de Nova et Glorieuses.....	45
<b>Figure 2.1-</b> Equipements déployés sur les fous à pieds rouges ( <i>Sula sula</i> ) et les frégates du Pacifique ( <i>Fregata minor</i> ) d’Europa. Les données d’accéléromètres ne concernent que les fous, elles ne font pas partie de la thèse.....	56
<b>Figure 2.2-</b> Délimitation des zones de prospection des oiseaux marins.....	61
<b>Figure 2.3-</b> Cartes de l’ensemble des transects (a) et de l’ensemble des observations d’oiseaux (b) réalisés au cours des campagnes en mer. Le cercle représente la zone de prospection de 400 km autour de la Réunion.....	64
<b>Figure 2.4-</b> Densité moyenne en oiseaux par transect.....	69
<b>Figure 2.5-</b> Distribution des intervalles de temps entre deux observations successives, en pourcentage, pour l’ensemble des transects.....	71
<b>Figure 2.6-</b> Importance relative des types d’association (histogrammes) et nombre moyen ( $\pm$ écart type) d’oiseaux en pêche (ronds).....	73
<b>Figure 2.7-</b> Nombre d’observations de pétrels de Barau et de sternes fuligineuses en pourcentage du total des observations pour les différentes périodes d’échantillonnage autour de la Réunion (< 400km).....	79
<b>Figure 2.8-</b> Nombre d’observations (%) des différentes espèces dans le sud de	79

Madagascar.....	
<b>Figure 2.9-</b> Répartition des oiseaux marins, autour de la Réunion, en fonction de la bathymétrie (A) et, autour d'Europa, en fonction de la distance à la côte (B).....	87
<b>Figure 2.10-</b> Evolution du nombre d'oiseaux par observation, en fonction du type d'association, autour de la Réunion (A) et d'Europa (B).....	88
<b>Figure 2.11-</b> Exemples de trajets de recherche alimentaire de frégates du Pacifique (A) et de fous à pieds rouges (B a,b,c), en reproduction à Europa. Les flèches indiquent le sens des trajets et les points les lieux de pêche.....	93
<b>Figure 3.1-</b> Distribution des pontes de sternes fuligineuses à Europa (A), Bird Island (B), Juan de Nova (C) et Glorieuses (D) et évolution mensuelle de la température de surface (SST en °C) et de la concentration en chlorophylle (CC en $\log_{10} \text{CC} (\text{mg.m}^{-3})$ ), dans un rayon de 500 km autour des îles.....	111
<b>Figure 3.2-</b> Corrélation entre les pontes mensuelles par îles et les valeurs de sommes cumulées des températures de surface (SST) et de concentration en chlorophylle (CC). Les données de pontes des Seychelles sont de 1974, mais les SST et CC sur la période 1997-2003.....	113
<b>Figure 3.3-</b> Distribution des principaux types de proies, en nombre d'individus (A) et en biomasse reconstituée (B), dans le régime alimentaire des sternes fuligineuses d'Europa, Juan de Nova et Glorieuses. N : nombre de contenus stomacaux.....	122
<b>Figure 3.4-</b> Exemples de proies consommées par les sternes du canal du Mozambique...	123
<b>Figure 3.5-</b> Distribution des repas (histogrammes) et variations de la masse corporelle des poussins ( $\pm$ écart type) en fonction des périodes de la journée à Europa en 2002 (A), 2003 (B), 2004 (C) et à Juan de Nova en 2003 (D).....	125
<b>Figure 3.6-</b> Condition corporelle des poussins en fonction de l'âge, du site et de l'année.	128

## ANNEXES

**Annexe 1** : Le Corre M. & **Jaquemet S.**, 2005-Assessment of the seabird community of the Mozambique Channel and its potential use as an indicator of tuna abundance, *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63:421-428

**Annexe 2** : Feare C.J., **Jaquemet S.** & Le Corre, sous presse- An inventory of Sooty Terns *Sterna fuscata* in the western Indian Ocean with special references to threats and trends, *Ostrich*

**Annexe 3**: **Jaquemet S.**, Le Corre M. & Weimerskirch H., 2004- Seabird community structure in a coastal tropical environment : importance of natural factors and fish aggregating devices (FADs), *Marine Ecology Progress Series* 268:281-292

**Annexe 4**: **Jaquemet S.**, Le Corre M., Marsac F., Potier M. & Weimerskirch H., sous presse- Foraging habitat of the seabird community of Europa Island (Mozambique Channel), *Marine Biology*

**Annexe 5**: 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

**Annexe 6**: 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

**Annexe 7**: **Jaquemet S.**, Le Corre M. & Quartly G.D., soumis- Ocean control of the breeding regime of the sooty terns in the south-west Indian Ocean, *Deep-Sea Research I*

**Annexe 8**: **Jaquemet S.**, Le Corre M., Potier M. & Cherel Y., en preparation-Diet and feeding ecology of sooty terns *Sterna fuscata* from the Mozambique Channel

## **ANNEXE 1**

Assessment of the seabird community of the  
Mozambique Channel and its potential use as an  
indicator of tuna abundance

Le Corre M. & **Jaquemet S** (2005)

Estuarine, Coastal and Shelf Science 63:421-428

# Assessment of the seabird community of the Mozambique Channel and its potential use as an indicator of tuna abundance

Matthieu Le Corre\*, Sébastien Jaquemet

*Laboratoire ECOMAR, Université de La Réunion, 15 avenue René Cassin, BP 7151, 97715 Saint Denis  
message cedex, Réunion Island, France*

Received 1 January 2004; accepted 23 November 2004

## Abstract

Tropical seabirds are known to associate with aggregations of surface dwelling predators, like tunas when feeding. Some species are even regarded as near obligate commensals of tunas. As food is one of the main factors that shape breeding strategies and determine breeding success of seabirds, it is of interest to test the hypothesis that variations in tuna abundance may have effects on foraging success and thus on breeding parameters of tropical seabirds. The Mozambique Channel is appropriate for such a study because relative tuna abundance is assessed annually (through fishery catches) and seabird populations are abundant. A regional synopsis shows that at least 3.034 million pairs of seabirds breed on islands of the Mozambique Channel, 99.3% being sooty terns. This super-abundant seabird is strongly associated with tuna and marine mammals when feeding. More than 99% of the sooty tern population of the Mozambique Channel breeds at three remote coralline islands, namely Juan de Nova (66%), Europa (25%) and Glorieuses (9%). Various breeding parameters (breeding population size, breeding time, growth rate of the chicks, daily food intake, diet) are studied at these three sites in order to investigate their relation to the marine environment (including tuna abundance). A preliminary estimate is made of the quantity of food eaten by the sooty tern population.

© 2004 Elsevier Ltd. All rights reserved.

*Keywords:* sooty tern; *Sterna fuscata*; tropical seabird; catch per unit effort (CPUE); tuna fishery; Madagascar; Mozambique Channel; Indian Ocean

## 1. Introduction

Around 46,000 tons of tunas (80%) and billfish (20%) were caught annually between 1991 and 2001 in the Mozambique Channel by purse-seine fisheries (77%) and by long-liners (23%, F. Marsac, IRD/IOTC, unpublished data, see Fig. 1). The effects of such fishing on tuna-associated marine animals like seabirds or cetaceans have not been investigated. For seabirds, this may be very important as most tropical seabirds rely on

surface-dwelling tunas when feeding: by driving prey to the surface, tuna make them available to seabirds. Some species are even regarded as “near-obligate commensals” of tunas (Au and Pitman, 1986). In the western Indian Ocean, a recent study has shown that almost all feeding by terns, noddies and shearwaters occurs when surface-dwelling tunas or mammals are present (Jaquemet et al., 2004). Tuna stocks are notoriously difficult to monitor because of their elusiveness in their marine habitats and because they migrate widely throughout the oceans. Indirect measures of their relative abundance can be made through catch per unit effort (CPUE), but this method remains uncertain (Fonteneau, 1997). Seabirds, on the other hand, can be monitored

\* Corresponding author.

*E-mail address:* [lecorre@univ-reunion.fr](mailto:lecorre@univ-reunion.fr) (M. Le Corre).

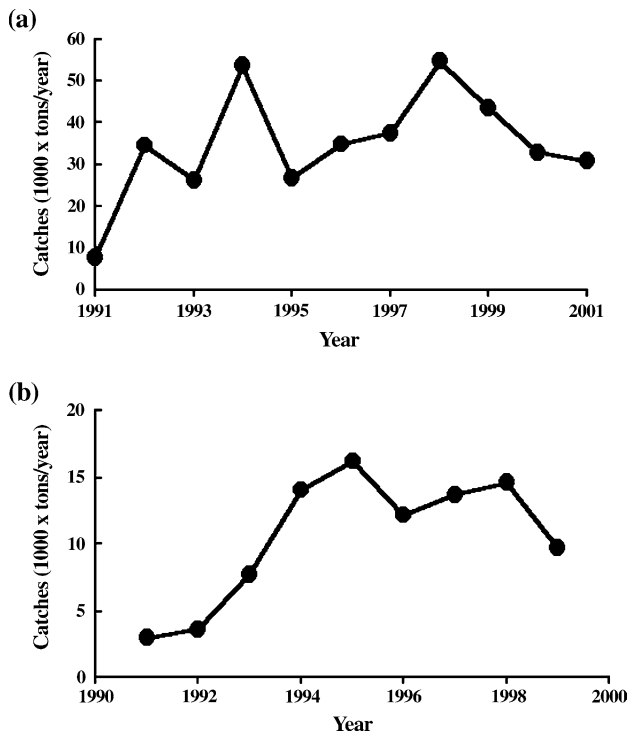


Fig. 1. Tuna catches in the Mozambique Channel (data IRD/IOTC). (a) Purse seine fisheries; (b) longline fisheries.

easily when they gather at remote islands to breed. For this reason seabirds have been used successfully as monitors of the marine environment (e.g. Ainley et al., 1988; Guinet et al., 1998; Cherel and Weimerskirch, 1999) or of prey stocks (Cairns, 1992; Montevecchi, 1993; Montevecchi and Myers, 1995; Furness and Camphuysen, 1997; Litzow et al., 2000) at polar or temperate places. In tropical oceans, however, few studies have considered seabirds as monitors of the marine environment (but see Boersma, 1978; Ricklefs et al., 1984; Ramos et al., 2002; Le Corre et al., 2003).

In this context, our aim is to provide accurate bio-indicators to fishery managers to estimate the impact of tuna fishing on the pelagic food web of the Mozambique Channel and to develop a sustainable use of tuna stocks in the region.

Assuming that seabirds need tuna to feed, we can make the following predictions. First, if industrial fishing depletes tuna populations locally, seabirds will have more difficulty finding food and their diet may shift toward less profitable prey, in energetic terms. Second, seabirds associated with tunas would have a lower feeding rate and this would lead to both lower body condition and higher mortality of chicks and adults. All this may lead to a decrease of the populations of seabirds associated with surface-dwelling tunas.

In 2002 we began a monitoring programme to test the idea that tropical seabirds can be used as indicators of the abundance of surface-dwelling tuna in the

Mozambique Channel. In this paper we document the seabird community of the Mozambique Channel, we describe the breeding parameters used to monitor seabirds, and present results obtained at three major breeding places in the Mozambique Channel. Finally, we estimate food consumption by sooty terns in the Mozambique Channel in order to assess the role of this super-abundant seabird in tropical marine food webs.

## 2. The seabird community of the Mozambique Channel

We consider the latitudes  $11^{\circ}$  S and  $26^{\circ}$  S as the northern and southern limits of the Mozambique Channel, respectively (Fig. 2). This represents an oceanic surface of 1,258,000 km<sup>2</sup> between the coasts of Mozambique and Madagascar. Potential breeding sites for seabirds include a volcanic oceanic archipelago (the Comoros), three oceanic coralline islands (Glorieuses, Juan de Nova and Europa) and numerous continental islands or islets scattered off the coasts of Mozambique and Madagascar.

Table 1 summarises available data on seabirds of this area. This synthesis is based on published papers for the coasts of Africa and Madagascar (see References), and on our own work for the three coralline islands of the central Mozambique Channel.

Sixteen species of seabird breed in the Mozambique Channel (Table 1), totalling more than 3 million pairs. Three species are inshore foragers, feeding over reefs, lagoons and beaches, rarely further than a few km from the shore. These species are the Caspian tern (*Hydroprogne caspia*), crested tern (*Sterna bergii*) and brown booby (*Sula leucogaster*), and represent less than 0.13% of the total seabird community. All other species are oceanic foragers, most of them being associated with flocks of surface-dwelling tunas or dolphins when feeding. This group of oceanic foragers is widespread over all the Mozambique Channel and comprises more than 3 million pairs. It is dominated by a single species, the sooty tern *Sterna fuscata*, which represents 99% of the overall number of birds (3,034,100 pairs). Although this species breeds at numerous islands of the channel, the main colonies are at Juan de Nova (66%), Europa (25%) and Glorieuses (9%) whereas colonies on islets off Madagascar and the Mozambique have only 0.14% of the population.

Thirteen species of seabird totalling 13,000 pairs breed on islets off the western coast of Madagascar, but population sizes are low and most seabird colonies are threatened by poaching (ZICOMA Project, 2001). Furthermore, numerous seabird censuses at several of these breeding places were made more than 30 years ago and should be updated and numerous islets have never been visited by any ornithologists. The seabird colonies

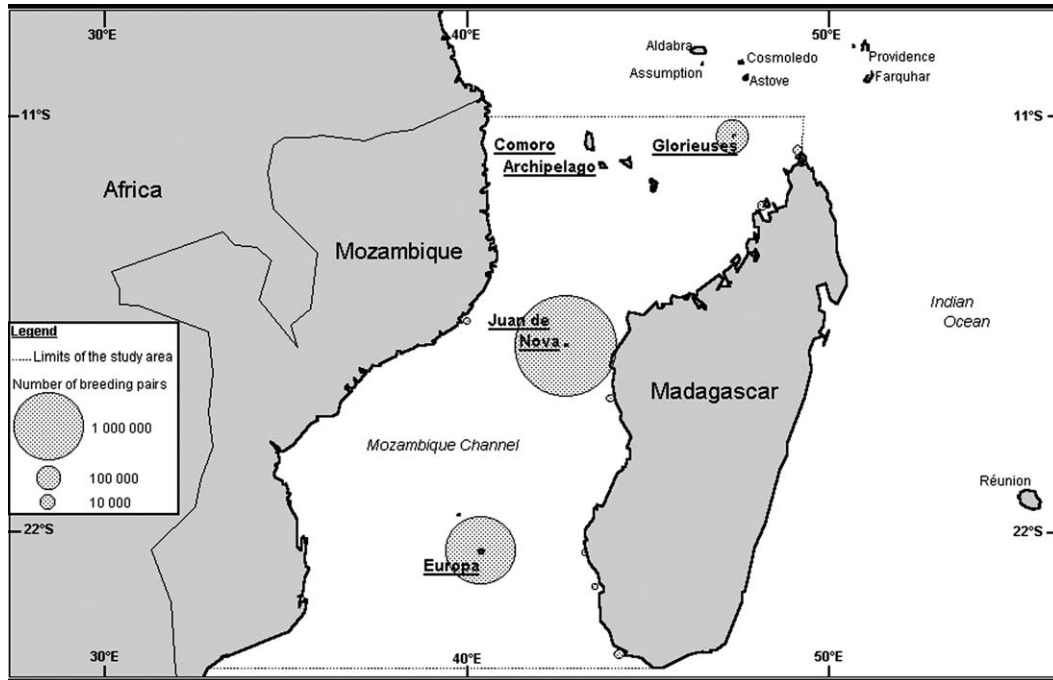


Fig. 2. The Mozambique Channel with major seabird breeding colonies.

of Mozambique are also poorly known: to our knowledge seabirds breed only at Coroa (Primeira Archipelago) and Puga Puga (Secunda Archipelago; Kromer, 1998) but data on the species and population size are scarce. Although the former island is protected by traditional beliefs, eggs and adult birds were caught at the latter location by local fishermen in 1997 (Kromer, 1998).

Europa, Juan de Nova and Glorieuses on the other hand are out of reach of poachers and still hold huge breeding colonies (Table 1). Europa is of particular conservation interest because it holds some of the last colonies of large Pelecaniforme birds (frigatebirds *Fregata* spp., red-footed boobies *Sula sula* and red-tailed tropicbirds *Phaethon rubricauda*), which have been extirpated from most islands of the western Indian

Table 1  
Seabirds of the Mozambique Channel: breeding species and population sizes (pairs) at different island groups

Species	Feeding ecology <sup>a</sup>	Islands off Mozambique <sup>1</sup>	Comoro Archipelago <sup>2</sup>	Glorieuses <sup>3</sup>	Juan de Nova <sup>3</sup>	Europa <sup>3,4</sup>	Islands off Madagascar <sup>5</sup>	Total	% by species
Audubon's shearwater	O, TA	–	? > 300	–	–	50	–	> 350 ?	<0.1%
Wedge-tailed shearwater	O, TA	–	–	–	–	–	125	125	<0.1%
White-tailed tropicbird	O	–	? > 100	–	–	1000	15	> 1115	<0.1%
Red-tailed tropicbird	O	–	–	–	–	3500	250	3750	0.12%
Great Frigatebird	O	–	–	–	–	1100	50	1150	<0.1%
Lesser Frigatebird	O	–	–	–	–	1200	50	1250	<0.1%
Red-footed booby	O, TA	–	–	–	–	3000	–	3000	0.1%
Masked booby	O, TA	–	< 50	–	–	–	–	< 50	<0.1%
Brown booby	I	–	–	–	–	–	280	280	<0.1%
Sooty tern	O, TA	2000	–	270,000	2,000,000	760,000	2100	3,034,100	99.3%
Bridled tern	O	–	–	–	–	–	100	100	<0.1%
Lesser-crested tern	O	–	–	–	–	–	350	350	<0.1%
Crested tern	I	–	–	–	250	–	3360	3610	0.12%
Caspian tern	I	–	–	–	–	10	115	125	<0.1%
Roseate tern	I, O	–	–	–	–	–	6000	6000	0.2%
Brown noddy	O, TA	–	–	300	–	–	100	400	<0.1%
Total		2000	? > 450	270,300	2,000,250	769,860	12,895	ca. 3,056,000	
% by place		0.07%	<0.1%	8.85%	65.47%	25.20%	0.42%		

Data from: <sup>1</sup>Kromer, 1998; <sup>2</sup>Louette, 1988; Rocamora, unpublished; <sup>3</sup>this study; <sup>4</sup>Le Corre and Jouventin, 1997; <sup>5</sup>ZICOMA Project, 2001; Milton, 1946, 1950; Appert, 1965; Langrand, 1995.

<sup>a</sup> O, oceanic forager; I, inshore forager; TA, tuna (or mammal) associated when feeding.



Ocean. The sooty tern colonies totalled 760,000 pairs in 2002, and recent field work conducted in 2003 suggest that more than 1 million pairs may breed there some years. However, the largest colony of sooty terns of the whole Indian Ocean is at Juan de Nova with around 2 million breeding pairs in January 2003 (Table 1).

Thus the seabird community of the Mozambique Channel is dominated by the oceanic, tuna-associated sooty tern, which breeds at numerous islands from 11° to 26° S, with three major breeding places gathering more than 99% of the entire population. For these reasons, this species is probably the best indicator of any potential effect of fishing of tunas in the area. Thus we focus our study on this species at Glorieuses, Juan de Nova and Europa islands.

### 3. Parameters studied at sooty tern colonies

Various breeding parameters are studied each year at these 3 colonies in order to examine their inter-annual variation in relation to variations in tuna abundance (indirectly through CPUE), sea surface temperature and the El Niño Southern Oscillation (ENSO) Index. The parameters estimated are breeding population size, breeding season, growth rate of chicks, daily food intake and diet. In this section we present methods for examining each parameters and some preliminary results obtained in 2002–2003.

#### 3.1. Breeding population size

For seabirds, the number of adults breeding in a given year depends on the food resource available to the birds prior to reproduction (Chastel et al., 1995). Thus the breeding population size may vary annually in relation to food supply.

To estimate the population size of sooty terns at colonies, the surface area of each colony was obtained during incubation by mapping the colony with a GPS; the nest density was estimated for randomly chosen samples of 10 m<sup>2</sup>, for which the vegetation was also described (cover, height and main species). Knowing the area of the surface of the colony and of each vegetation type in the colony and the nest density for each vegetation type, we estimated the population size of the colony. Table 2 gives the results obtained for the

season 2002 at Glorieuses, Juan de Nova and Europa islands.

#### 3.2. Breeding season

The onset of reproduction may be advanced or delayed in a given year as a consequence of variation in food availability through changes in oceanic conditions (Ramos et al., 2002). Thus it is of interest to study inter-annual variation in laying dates, in relation to changes in the marine environment. To estimate mean laying dates at each colony, we aged randomly chosen chicks from measurements and assumed a mean incubation period of 28 days (Feare, 1976a; Schreiber et al., 2002). Fig. 3 presents the results obtained between June 2002 and June 2003 at Europa, Juan de Nova and Glorieuses. Interestingly there was a lag of 8 months between the onset of the reproduction at Juan de Nova (laying in November and December) and Europa (laying in July and August), as already shown by Le Corre (2001). This suggests that sooty terns rely on seasonal resources at these two places that have different seasonal patterns of availability.

Laying occurred in April and May during the year 2003 at Glorieuses, but previous observers have reported reproduction in almost every month of the year (Table 3) suggesting a non-seasonal breeding regime there, as already suspected by Diamond and Prys-Jones (1986).

#### 3.3. Daily food intake, growth rate and fledging mass of chicks

Both parents of a pair feed their single chick. The amount of food brought to the chick by a parent depends on the foraging success of the parent, and this is related to food availability. This daily food intake in turn determines the growth rate of the chick and its mass at fledging. These parameters (daily food intake, growth rate and fledging mass of chicks) are thus excellent bio-indicators of the quality of the marine environment available to seabirds.

The daily food intake (g/day) is the product of the feeding frequency (number of meals received by a chick per day (meals/day)) and the average meal mass (g/meal). We determined these two parameters by periodical weighing of the chicks, and by continuous observations of individually marked chicks. The growth

Table 2  
Breeding population size of sooty terns at Glorieuses, Juan de Nova and Europa

	Glorieuses <sup>1</sup>	Juan de Nova <sup>2</sup>	Europa <sup>3</sup>	Total
Mean density (nest/m <sup>2</sup> )	4.1 ± 1.7	5.2 ± 2.1	1.2 ± 0.5	
Number of colonies at the island	2	2	19	23
Total breeding population (pairs)	270,000 ± 30,000	2,000,000 ± 300,000	760,000 ± 220,000	3,030,000 ± 550,000

Census period: <sup>1</sup>May 2003; <sup>2</sup>January 2003; <sup>3</sup>July 2002.

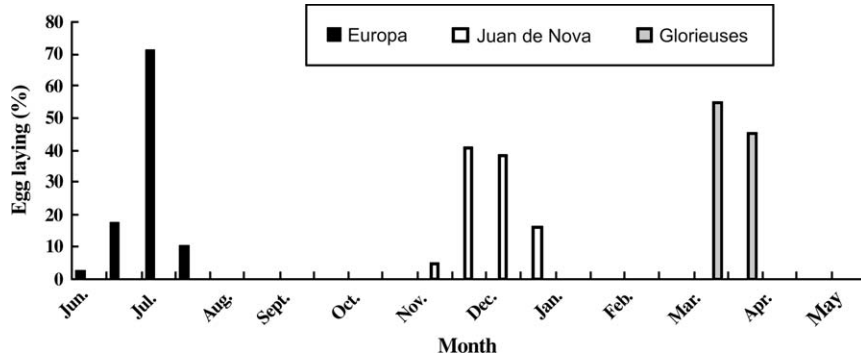


Fig. 3. Laying period of sooty terns at Glorieuses, Juan de Nova and Europa between June 2002 and May 2003.

rate was determined by measuring and weighing chicks every 5 days for at least one month. Finally the mass of chicks at fledging was determined by weighing chicks at the end of the breeding season. Table 4 shows the results obtained at Europa in 2002. The same data will be soon available for sooty terns of Juan de Nova and Glorieuses, which will allow fruitful comparison of the quality of the environment used by terns of these three islands. Inter-annual variation of these parameters will be correlated with inter-annual variation in the marine environment and in CPUE, to see if these different parameters are linked or not.

#### 3.4. Foraging ecology and diet

The foraging ecology of sooty tern was studied at sea during oceanic multidisciplinary cruises organised by the Institut pour la Recherche et le Développement (IRD, Research Unit Tethys) throughout the Mozambique Channel. Census of seabirds and studies of association with tuna and marine mammals were conducted during linear transects, following Tasker et al. (1984). Two cruises were conducted in September 2002 and 2003 (see Table 5 for preliminary results). Interestingly the average density of sooty terns in the Mozambique Channel is 3.5–4.2 birds/km<sup>2</sup>. An extrapolation of this density to the whole Mozambique

Channel (1,258,000 km<sup>2</sup>) gives an estimate population size of 4.4–5.3 million birds which is of the same order as our estimate of 3 million pairs (i.e. 6–7 million birds). The data obtained during these oceanic cruises will be analysed in order to quantify the behavioural association between seabirds and tunas and will also allow us to determine which environmental parameters are determinants of seabird distribution and abundance in the Mozambique Channel (see Jaquemet et al., 2004 for a similar study conducted around Réunion Island).

The diet of sooty terns was studied during the whole rearing period at the three islands by collecting meals from chicks after they had been fed by a parent. Table 6 presents a preliminary analysis of the 84 food samples collected at Europa in August 2002.

#### 4. Food consumed by chicks of sooty terns in the Mozambique Channel

As already shown, sooty tern populations of the Mozambique Channel are huge and it is of interest to estimate the biomass of prey consumed by these marine top predators in this area. The total amount of food consumed by seabirds includes the food consumed by non-breeding birds, by breeding birds for their own need

Table 3  
Historical data on the breeding of sooty terns in the Glorieuses archipelago

Date of visit	Source	Presence	Estimated laying dates
1 February 1893	Abbot (in Benson et al., 1975)	Yes	January 1893
10–11 March 1906	Nicoll (in Benson et al., 1975)	No	October–December 1905
5 April 1948	Arnoux, 1950	Yes	March 1948
2 November 1970	Jouanin (in Benson et al., 1975)	Yes	September 1970
18 April 1971	Barau (in Benson et al., 1975)	No	No laying between October 1970 and April 1971
18 May 1985	van der Elst and Prys-Jones, 1987	No	No laying between December 1984 and May 1985
24–25 May 1992	Seitre, 1997	Yes	February - May 1992
28 November 1993	Guyon, 1993 (pers. comm.)	Yes	October–November 1993
14–15 May 1996	Le Corre, 1996 (unpubl.)	Yes	March–May 1996
December 2000–January 2001	Boué Gilles (pers. comm.)	No	No laying between October 2000 et January 2001
2 November 2002	Chabanet (pers. comm.)	No	July–August 2002

Table 4

Daily food intake, growth rate and mass at fledging of chicks of sooty terns at Europa Island (mean  $\pm$  standard deviation)

	2002
Daily food intake (g/day)	30.2 $\pm$ 26.1
Mass growth rate (g/5 days)	14.8 $\pm$ 12.6
Wing growth rate (mm/5 days)	3.4 $\pm$ 2.1
Fledging weight (g)	221.6 $\pm$ 28.8

and for that of their chicks. Knowing the number of birds frequenting the area at any time, the Field Metabolic Rate (FMR, KJ/d) of a bird, the composition of the diet, the energy content of each category of prey and the assimilation efficiency (% of energy from the prey transformed into energy available for field metabolic rate), one can calculate the total amount of food consumed by the population, using bioenergetics models (Barret et al., 2002). To date these parameters are not known for sooty terns of the Mozambique Channel. Therefore, we limited our estimates of food intake to the amount of food brought to chicks during the whole rearing period, including post-fledging care. If we consider the three islands, the total biomass brought to chicks is 8181 tons per year (Table 7). This may be overestimated as all breeding pairs do not rear a chick to fledging (some eggs are destroyed before hatching and some chicks die before fledging). However, this preliminary simple estimate shows that sooty terns of the Mozambique Channel bring several thousand tons of food to their chicks each year. Furthermore, in seabird populations chicks represent generally less than 10% of the entire population. Thus the quantity of food consumed by chicks is just the tip of the iceberg: the total biomass consumed by all the sooty terns of the Mozambique Channel is probably more than 50,000 tons per year. The study of the diet is still in progress for Juan de Nova and Glorieuses but at Europa this biomass is composed essentially of fish (60%, mainly flying fish), squid (38%, Ommastrephidae) and to a lesser extent of crustaceans (2%, Squillidae). This first estimation suggests that there is substantial production in the oceanic part of the Mozambique Channel (at least around seabird islands), which is

counter to the generally accepted idea that oceanic tropical waters are impoverished marine habitats.

Interestingly, this preliminary estimate of consumption of food by sooty terns is comparable to the quantity of tunas and billfish caught per year by long-liners and purse-seine vessels (46,000 tons/year, F. Marsac). Transdisciplinary studies involving both marine ornithologists and tuna biologists are in progress to model the food webs of the Mozambique Channel and to estimate the relative importance of each top-predator (including humans through industrial fisheries) to biomass transfers in this ecosystem.

## 5. Conclusion and perspectives

### 5.1. Seabird colonies off Mozambique and Madagascar

Our regional survey of seabird colonies of the Mozambique Channel highlighted the lack of up-to-date information on colonies along the coasts of Mozambique and Madagascar. Both countries have several seabird islands, most of them being threatened by poaching. Madagascar in particular has important colonies of the globally vulnerable roseate tern (*Sterna dougalli*), but the present status of these colonies is poorly known. Thus one important point should be to census major seabird colonies of these two countries to identify the most important places to protect. In these countries seabirds are used as protein resources by local people, but harvesting of both eggs and adults may be unsustainable. Alternative sustainable solutions exist, however, and may help local people to consider seabird colonies as an economic input. These solutions include ecotourism (visits to islands organised by local people, as is done for example at Nosy V , Toliara, Madagascar), and controlled harvesting of eggs as has taken place for a long time in the Seychelles (Feare, 1976b; Feare et al., 1997). Harvesting of breeding adults should be avoided as it has quick negative effects on the population dynamics of long-lived species like oceanic seabirds.

Table 5

Preliminary results of oceanic censuses of sooty terns in the Mozambique Channel and south of Madagascar

	September 2002			September 2003	
	Mozambique Channel		South Madagascar	Mozambique Channel (20°–25° S)	South Madagascar
	All	20°–25° S			
Prospected surface (km <sup>2</sup> )	1041	212	155	468	131
Number of Sooty terns observed	4527	997	502	2103	3695
Sooty tern density (bird/km <sup>2</sup> )	3.5 $\pm$ 20.1	4.2 $\pm$ 19.2	3.2 $\pm$ 26.8	7.9 $\pm$ 25.7	16.05 $\pm$ 32.3
Number of feeding flocks observed (% in association)	28 (36%)	6 (50%)	5 (0%)	34 (18%)	30 (37%)

Table 6  
Diet of sooty terns at Europa in August 2002

	Number of prey items	% by number	% by mass	Main families
Fish	247	59%	60%	Exocetidae, Carangidae
Squid	101	24%	38%	Ommastrephidae
Crustaceans	72	17%	2%	Squillidae
Total	420	–	–	–

### 5.2. Seabirds as bio-indicators of tuna abundance

Clearly our programme is at its very beginning and should be carried on for several years accurately to use breeding parameters of seabirds as good bio-indicators of changes in the marine environment and of tuna abundance. Our first two years of study show that field data can be obtained easily with the methods that we developed at Europa, Juan de Nova and Glorieuses. Knowing the distribution of both seabird colonies and tuna fishing efforts in the western Indian Ocean, it would be of great interest to extend these kind of studies to other parts of the region, especially to the Seychelles Basin where millions of birds breed (see the communication of Rachel Bristol in this symposium).

The idea of a regional working group on seabirds of the western Indian Ocean proposed by Rachel Bristol in her communication might be an excellent tool for such a large-scale programme.

### 5.3. Further studies on seabirds at sea

Estimates of biomass consumption by seabirds at the population level necessitate more information on the energetics of free-ranging seabirds and on the overall foraging area exploited by seabirds. As we pointed out earlier, data on field metabolic rates of birds, energy content of the prey items, assimilation coefficient and other parameters are not available for seabirds of the Mozambique Channel. The next step in field study

Table 7  
Estimated amount of food brought to sooty terns chicks by breeding adults at Europa, Juan de Nova and Glorieuses islands

	Europa	Juan de Nova	Glorieuses	Total
Population size (pairs)	760,000	2,000,000	270,000	3,030,000
Daily food intake (g/day)	30	30	30	
Duration of the chick rearing period (days)	90 <sup>a</sup>	90	90	
Biomass consumed per day (tons / days)	22.8	60	8.1	
Biomass consumed per year	2052	5400	729	8181

<sup>a</sup> 60 days of chick rearing + 30 days of post fledging care, see Schreiber et al., 2002.

should be to conduct energetic studies using doubly labelled water techniques (Nagy et al., 1999).

Data on foraging areas can be obtained by studying foraging trips of individual breeding birds by satellite telemetry. These techniques are now widely used on polar and temperate seabirds (e. g. Weimerskirch et al., 1993; Hamer et al., 2001; Weimerskirch et al., 2001; Hyrenbach et al., 2002), but almost nothing has been done on tropical species (but see Weimerskirch et al., 2003). To date, because of the size of the platform used (minimal weight 18 g), only large species like frigatebirds or boobies can be tracked by satellite telemetry (Weimerskirch et al., 2004), but the continuous miniaturisation of most electronic loggers may allow us to track species as small as sooty terns, in the future.

### Acknowledgements

The first author thanks the UNESCO Chair in Marine Sciences and Oceanography at the Eduardo Mondane University and the Western Indian Ocean Marine Science Association (WIOMSA) for invitation to the third scientific symposium of WIOMSA at Maputo. We are grateful to F. Julius and his collaborators for their interest to our work and to F. Marsac and all the staff of the UR Téthys at IRD for their help and encouragement. Field work in the Iles Eparses was allowed by the Préfet of Réunion Island, the FAZSOI and Météo France, to whom we are indebted. Financial support was provided by DIREN-Réunion. We also thank H. Weimerskirch for his expertise, M. Salomard, M. Charrier, F. Saint-Ange for their help in the field, and Rob Crawford and an anonymous referee for their constructive comments on a previous draft.

### References

- Ainley, D.G., Carter, H.R., Anderson, D.W., Briggs, K.T., Coulter, M.C., Cruz, F., Cruz, J.B., Valle, C.A., Fefer, S.I., Hatch, S.A., Schreiber, E.A., Schreiber, R.W., Smith, N.G., 1988. Effects of the 1982–83 El Niño–Southern Oscillation on Pacific Ocean bird populations. Proceedings of the 19th International Ornithological Congress, Ottawa, Canada, pp. 1747–1758.
- Appert, O., 1965. Découverte de la nidification de *Puffinus pacificus* (Gmelin) près de la côte ouest de Madagascar. L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie 35, 135–139.
- Arnoux, J., 1950. Rookery de sternes aux Glorieuses. Le Naturaliste Malgache 2, 22.
- Au, D.W.K., Pitman, R.L., 1986. Seabird interactions with dolphins and tuna in the eastern tropical Pacific. Condor 88, 304–317.
- Barret, R., Anker-Nilssen, T., Gabrielsen, G.W., Chapdelaine, G., 2002. Food consumption by seabirds in Norwegian waters. ICES Journal of Marine Science 59, 43–57.
- Benson, C.W., Beamish, H.H., Jouanin, C., Salvan, J., Watson, G.E., 1975. The birds of the Iles Glorieuses. Atoll Research Bulletin 176, 1–34.

- Boersma, P.D., 1978. Breeding patterns of Galapagos penguins as an indicator of oceanographic conditions. *Science* 200, 1481–1483.
- Cairns, D.K., 1992. Bridging the gap between ornithology and fisheries science: use of seabird data in stock assessment models. *The Condor* 94, 811–824.
- Chastel, O., Weimerskirch, H., Jouventin, P., 1995. Influence of body condition on reproductive decision and reproductive success in the blue petrel. *The Auk* 112, 964–972.
- Cherel, Y., Weimerskirch, H., 1999. Spawning cycle of Onychoteuthid squids in the southern Indian ocean: new information from seabird predators. *Marine Ecology Progress Series* 188, 93–104.
- Diamond, A.W., Prys-Jones, R.P., 1986. The biology of terns nesting at Aldabra Atoll, Indian Ocean, with particular reference to breeding seasonality. *Journal of Zoology* 210, 527–549.
- van der Elst, R., Prys-Jones, R.P., 1987. Mass killing by rats of roosting common noddies. *Oryx* 21, 219–222.
- Feare, C., 1976a. The breeding of the sooty tern (*Sterna fuscata*) in the Seychelles and the effects of experimental removal of its eggs. *Journal of Zoology* 179, 317–360.
- Feare, C., 1976b. The exploitation of sooty tern eggs in the Seychelles. *Biological Conservation* 10, 169–181.
- Feare, C.J., Gill, E.L., Carty, P., Carty, H.E., Ayrton, V.J., 1997. Habitat use by Seychelles sooty tern *Sterna fuscata* and implications for colony management. *Biological Conservation* 81, 69–76.
- Fonteneau, A., 1997. Atlas des Pêches aux Thons Tropicaux: Captures Mondiales et Environment. ORSTOM Ed., 192 pp.
- Furness, R.W., Camphuysen, K.C.J., 1997. Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES Journal of Marine Science* 54, 726–737.
- Guinet, C., Chastel, O., Koudil, M., Durbec, J.P., Jouventin, P., 1998. Effects of warm sea-surface temperature anomalies on the blue petrel at the Kerguelen islands. *Proceedings of the Royal Society, London B* 265, 1001–1006.
- Hamer, K.C., Phillips, R.A., Hill, J.K., Wanless, S., Wood, A.G., 2001. Contrasting foraging strategies of gannets (*Morus bassana*) at two North Atlantic colonies: foraging trip duration and foraging area fidelity. *Marine Ecology Progress Series* 224, 283–290.
- Hyrenbach, K.D., Fernandez, P., Anderson, D.J., 2002. Oceanographic habitats of two sympatric North Pacific albatrosses during the breeding season. *Marine Ecology Progress Series* 233, 283–301.
- Jaquemet, S., Le Corre, M., Weimerskirch, H., 2004. Seabird community structure in a coastal tropical environment: importance of associations with sub-surface predators and of Fish Aggregating Devices (FADs). *Marine Ecology Progress Series* 268, 281–292.
- Kromer, J.L., 1998. A sooty tern *Sterna fuscata* breeding colony off northern Mozambique. *Bird Numbers* 7, 1.
- Langrand, O., 1995. Guide des Oiseaux de Madagascar. Delachaux and Niestlé, Lausanne, 416 pp.
- Le Corre, M., 2001. Breeding seasons of seabirds of Europa Island (southern Mozambique Channel) in relation to seasonal changes in the marine environment. *Journal of Zoology* 254, 239–249.
- Le Corre, M., Jouventin, P., 1997. Ecological significance and conservation priorities of Europa Island (western Indian Ocean), with special reference to seabirds. *Revue d'Ecologie (Terre & Vie)* 52, 205–220.
- Le Corre, M., Cherel, Y., Lagarde, F., Lormée, H., Jouventin, P., 2003. Seasonal and inter-annual variation in the feeding ecology of a tropical oceanic seabird, the red-tailed tropicbird (*Phaethon rubricauda*). *Marine Ecology Progress Series* 255, 289–301.
- Litzow, M.A., Piatt, J.F., Abookire, A.A., Prichard, A.K., Robards, M.D., 2000. Monitoring temporal and spatial variability in sandeel (*Ammodytes hexapterus*) abundance with pigeon guillemot (*Cepphus columba*) diets. *ICES Journal of Marine Science* 57, 976–986.
- Louette, M., 1988. Les oiseaux des Comores. *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale (Zool.)* 255, 1–192.
- Milon, P., 1946. Nidification, dans le nord de Madagascar, de l'oiseau du tropique ou paille en queue à bec jaune. *Alauda* 14, 3–43.
- Milon, P., 1950. Quelques observations sur la nidification des sternes dans les eaux de Madagascar. *Ibis* 92, 545–553.
- Montevecchi, W.A., 1993. Birds as indicators of change in marine prey stocks. In: Furness, R.W., Greenwood, J.J.D. (Eds.), *Birds as Monitors of Environmental Change*. Chapman and Hall, London, pp. 217–266.
- Montevecchi, W.A., Myers, R.A., 1995. Prey harvest of seabirds reflect pelagic fish and squid abundance on multiple spatial and temporal scales. *Marine Ecology Progress Series* 117, 1–9.
- Nagy, K.A., Girard, I.A., Brown, T.K., 1999. Energetics of free-ranging mammals, reptiles, and birds. *Annual Review of Nutrition* 19, 247–277.
- Ramos, J.A., Maul, A.M., Ayrton, V.J., Bullock, I., Hunter, J., Bowler, J., Castle, G., Mileto, R., Pacheco, C., 2002. Influence of local and large-scale weather events and timing of breeding on tropical roseate tern reproductive parameters. *Marine Ecology Progress Series* 243, 271–279.
- Ricklefs, R.E., Duffy, D., Coulter, M., 1984. Weight gain of blue-footed booby chicks: an indicator of marine resources. *Ornis Scandinavica* 15, 162–166.
- Schreiber, E.A., Feare, C., Harrington, B.A., Murray, B.G., Robertson, W.B., Robertson, M.J., Woolfenden, G.E., 2002. Sooty tern (*Sterna fuscata*). *The Birds of North America*. In: Poole, A., Gill, F.B. (Eds.), *The Birds of North America*, Philadelphia, PA, pp. 665.
- Seitre, R., 1997. Visite aux Iles Eparses: compte rendu ornithologique. Working Group on Birds of the Madagascar Region (Newsletter) 7, 3–7.
- Tasker, M.L., Hope Jones, P., Dixon, T., Blake, B.F., 1984. Counting seabirds at sea from ships: a review of methods employed and a suggestion for a standardized approach. *The Auk* 101, 567–577.
- Weimerskirch, H., Salamolard, M., Sarrazin, F., Jouventin, P., 1993. Foraging strategy of Wandering albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry. *The Auk* 110, 325–342.
- Weimerskirch, H., Chastel, O., Cherel, Y., Henden, J.A., Tveraa, T., 2001. Nest attendance and foraging movements of northern fulmars rearing chicks at Bjornoya Barents sea. *Polar Biology* 24, 83–88.
- Weimerskirch, H., Chastel, O., Barbraud, C., Tostain, O., 2003. Frigatebirds ride high on thermals. *Nature* 421, 333–334.
- 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.
- ZICOMA Project, 2001. Madagascar. In: Fishpool, L.D.C., Evans, M.I. (Eds.), *Important Bird Areas in Africa and Associated Islands: Priority Sites for Conservation*. Pisces Publications and BirdLife International, Newbury and Cambridge, UK, pp. 489–537.

## ANNEXE 2

An inventory of Sooty Terns *Sterna fuscata* in the western Indian Ocean with special references to threats and trends

Feare C.J., **Jaquemet S.** & Le Corre (sous presse)

Ostrich

**AN INVENTORY OF SOOTY TERNS *STERNA FUSCATA* IN THE  
WESTERN INDIAN OCEAN WITH SPECIAL REFERENCE TO THREATS  
AND TRENDS**

**Chris J Feare<sup>1</sup>, Sébastien Jaquemet<sup>2</sup> & Matthieu Le Corre<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>WildWings Bird Management, 2 North View Cottages, Grayswood Common, Haslemere, Surrey GU27 2DN, UK and University of Leeds, UK. Email: [feare\\_wildwings@msn.com](mailto:feare_wildwings@msn.com) – corresponding author

<sup>2</sup>Laboratoire ECOMAR, Université de la Réunion, 15 avenue René Cassin, BP 7151, 97715 Saint Denis messag cedex, Réunion Island, France.

**Abstract**

The western Indian Ocean supports over 6,200,000 pairs of Sooty Terns, some in very large colonies. During the past two centuries colonies have exhibited increase, stability, decline and extinction. The main drivers of these trends have been habitat change and unregulated human exploitation, especially of adults; introduced predators appear to have little effect at the population level but may have prevented re-colonisation following habitat restoration. Regulated harvesting of eggs, based on increasing knowledge of Sooty Tern demography, appears to be sustainable. Some colonies now receive protection but it will be logistically difficult to extend this to all colonies. The main future threats are likely to be climate change and over-exploitation of tuna, on which Sooty Terns depend to feed, and Sooty Terns should be monitored to provide insight into these and other perturbations of the marine ecosystem.

**Introduction**

Most Indian Ocean Sooty Terns, and the largest colonies, occur west of longitude 76° E, i.e. west of India and Sri Lanka (Fig. 1). Western Indian Ocean colonies are perhaps the best-surveyed Sooty Tern colonies in the world. Most of the largest colonies having been recently censused, permitting revision of data provided by Feare (1984a) and Schreiber *et al.* (2002). The histories of some Seychelles colonies are reasonably well known through records of the local egg harvest industry, together with research associated with that industry (Ridley & Percy 1958, Feare 1976a,b,

1984b). This paper examines historical changes in population, factors that have driven population change and identifies potential drivers of future change.

### **Extant Sooty Tern colonies of the western Indian Ocean**

Recent estimates of colony size have generally been obtained by measuring nest density and colony area, and multiplying an average of the former by the latter. Nest density has been measured in randomly selected sampling areas (Bowler *et al.* 2002, Feare 1979a, 1999, 2003, Feare & Gill 1995, 1996, Feare in Rocamora *et al.* 2002, Le Corre and Jaquemet in press.). In addition to these estimates that provide a degree of precision, the literature contains vaguer references to colonies containing “tens”, “hundreds”, “thousands” or “tens of thousands” of pairs. These data show that over 6,200,000 pairs currently nest in 35 colonies in the western Indian Ocean (Table 1), most of these nesting in Seychelles and Mozambique Channel colonies.

### **Extinctions and historical population changes**

Fourteen colonies are known to have become extinct within the last century (Table 2), with another on islands off Mahebourg, Mauritius, probably disappearing long before that (A. Cheke, pers. comm.). Most were small but those on Ile Pierrot and Ile Combrani (Rodrigues), Diego Garcia (Chagos) and Agalega, were reputedly large, as may have been those on Ile Platte (Seychelles) and Tromelin (Brooke 1981). These colonies became extinct before good records were available but we estimate that a minimum of 600,000 pairs would have nested in them.

Eight extant colonies are known to have been larger in the past (Table 2). Over 1.5 millions pairs have been lost from these colonies, mainly in the Seychelles and Mascarenes areas (Table 2).

There is little information on population changes in the Mozambique Channel. However, Europa is probably the most stable population since it suffers very little human disturbance, Glorieuses may suffer poaching from Mayotte and Madagascar and Juan de Nova may have increased following the cessation of guano exploitation in the 1970s, but there are no data.



The known colony reductions and extinctions suggest that perhaps over 2 million additional pairs of sooty terns may have bred in the western Indian Ocean a century or more ago, most of these nesting in the Mascarenes and on Bird Island, Seychelles.

It is encouraging to note that there appear to have been some re-colonisations in recent years, notably on Diego Garcia's islets (Symens 1999), Ile Coco (Rodrigues) in the 1990s (J Hume pers. comm.) and Cousine (Seychelles) in the early 2000s (Q Hagens pers. comm.).

### **Factors underlying population change and extinction**

Many factors have driven population changes and extinctions and factors have differed between island groups. Some of the changes pre-dated written records and so we do not know their timing but some early expeditions described changes in progress and we can infer from these the likely impacts.

#### *Habitat change*

In Seychelles, the most widespread anthropogenic factor that led to declines in Sooty Tern colonies has been habitat modification associated with agriculture, especially the planting of coconuts. The best-documented example is Bird Island, where the planting of coconuts almost excluded them, but numbers increased substantially following partial clearance of the trees (Feare 1976a).

During the late 19<sup>th</sup> and early 20<sup>th</sup> centuries coconuts were planted on most islands in the Seychelles (Procter 1984, Stoddart & Fosberg 1984). On sand cays they replaced littoral vegetation, as on Bird Island, but on some of the larger cays they may have replaced littoral woodland. On at least some of the smaller central granitic islands of Seychelles all native woodland vegetation was removed to make way for coconuts (Sauer 1967, Procter 1984). On the sand cays, ground-nesting seabirds probably had a role in maintaining the structure and composition of the open herb and bush communities attractive to Sooty Terns (Stoddart & Fosberg 1984) but in plantations these communities were replaced with understorey of either well-maintained mats of short, dense introduced herbs, such as grasses, or dense low trees (Stoddart & Fosberg 1984), both of which would be inimical to Sooty Terns. These habitat changes are most likely to have underlain the extinction of the small (judged from egg harvest data

in Ridley & Percy 1958) colonies on Remire (Amirantes), and Cousin and Cousine (Seychelles). Subsequent dereliction of the coconut plantations here led to a dense understory that prevents re-colonisation, but a small area that has been cleared on Cousine has recently been re-colonised (Q. Hagens, pers. comm.).

On Desnoeufts, in most years the birds' nesting area is restricted by a dense growth of introduced *Stachytarpheta jamaicensis* (Feare *et al.* 1997). On Aride, the nesting area is restricted in years when introduced *Asystasia gangetica* grows densely (Feare *et al.* 1997).

#### *Geomorphological changes*

Sand cays are to varying extents unstable and susceptible to changes in sea level, storm surges and changes in currents. South Island of African Banks (Amirantes) had by 1976 eroded and was visible only at low tide as a small rocky protrusion above the water (Feare 1979a); this situation still prevailed in 1997 (CJF pers. obs.). In 1976 Etoile had also largely eroded away, leaving a large sea-swept sand bank with a small, c. 0.3 ha, vegetated area, supporting some nesting Common Noddies (*Anous stolidus*) but no evidence of recently nesting Sooty Terns (CJF pers. obs.). In these two cases erosion has deprived Sooty Terns of former nesting areas. Conversely, in the late 1990s and early 2000s accretion of sand on the northern and north-eastern beaches of Bird Island led to the development of early and later successional beach vegetation which has now (2003 and 2004) been colonised by Sooty Terns, adding c. 2 ha to the colony area. Juan de Nova, which is also a sand cay, may also experience similar changes that could affect the Sooty Tern colony.

#### *Introduced mammals and other animals*

Most islands have populations of introduced mammals, including commensals, especially Black and Norway Rats *Rattus rattus* and *R. norvegicus*, mice *Mus domesticus*, and cats *Felis catus*. Some have domestic animals such as pigs, goats, chickens and others, while a few have herbivores including rabbits *Oryctolagus cuniculus* and hares *Lepus capensis*. There is no evidence that any of these have been responsible for the extinction of Sooty Tern colonies from western Indian Ocean islands. From 1967 to 1995, when Black Rats were introduced and eradicated respectively on Bird Island, Seychelles, the rats took few Sooty Terns (Feare 1976a) and the colony increased greatly despite the dense rat infestation.

On Grand Ile, Cosmoledo, Sooty Terns coexist with both rats and cats but there are no data on the extent of predation or on Sooty Tern population trends. Ridley & Percy (1958) reported abundant rats on Remire but did not mention cats. In 1976 cats were abundant and killing large numbers of Bridled Terns *Sterna anaethetus* and Lesser Noddies *Anous tenuirostris* as many corpses were found over the island during a brief visit (CJF pers. obs.); cat predation here might prevent recolonisation by Sooty Terns if suitable habitat were made available for them. Cats, but not rats, formerly occurred on Cousine, where their presence may, along with lack of suitable habitat, have contributed to the failure to recolonise. Elsewhere in the western Indian Ocean rats have been reported as common on Latham (Gwynne *et al.* 1970, species uncertain), Mait (North 1946), Europa (Le Corre & Jouventin 1997, *R. rattus*), Tromelin (Le Corre 1996, *R. norvegicus*, but some recent control attempts), and on some of the St Brandon islands (Newlands 1976, *R. norvegicus*). On Europa, rats prey on eggs and chicks (SJ pers. obs.) and goats may sometimes trample eggs and chicks. On Juan de Nova, feral cats take huge (but unquantified) numbers of both adults and chicks. On some of these islands Sooty Terns remain numerous, again suggesting the Sooty Tern colonies are relatively unaffected by rat infestations, as seen also on Ascension Island (Atlantic, Ashmole 1963, Hughes 2002) and Raoul Island (Kermadecs, Pacific, Taylor 1979).

On Desnoeuvs Island, Sooty Terns have coexisted with rabbits for at least 60 years and did so on Bird Island for a few years until the rabbits were eradicated along with the rats. Rabbits may help to retain herb vegetation in a condition attractive to Sooty Terns between breeding seasons, when seasonal rains promote vegetation growth. Rabbits have been recorded taking tern eggs on a Pacific island but this appears to have been an exceptional incident (Brown 1974)

Sooty Tern eggs and chicks are sometimes taken by both introduced and native birds. Introduced Common Mynas *Acridotheres tristis* and migrant Turnstones *Arenaria interpres* occasionally take deserted eggs around colony edges (Feare 1976a). The endemic Seychelles Fody *Foudia sechellarum* takes seabird eggs when incubating adults are absent on Cousin and Cousine Islands. Seychelles Fodies have recently been introduced (re-introduced?) to Aride Island, where many Sooty Terns nest at low

density under the tree canopy. Here, Sooty Terns are much more wary than in more traditional high-density colonies in open areas (Feare, pers. obs.), leaving their eggs readily when disturbed, potentially rendering these eggs susceptible to fody predation, in addition to predation by skinks *Mabuya wrightii*, to which they are currently prone following disturbance. Cattle Egrets *Bubulcus ibis* take both eggs and chicks, and also kleptoparasitise chicks by chasing them and forcing them to regurgitate (Feare 1977); the effect of this is probably minimal. Cattle Egrets also attempt to drive incubating adults from their nests, usually without success. During a year with a heavy infestation of *Amblyomma loculosum* ticks on Bird Island, however, incubating adults with engorged ticks on their feet stood over their nests resting on one wing, with the infested foot raised. These birds were more wary of intruders than non-infested birds and left the nest at a Cattle Egret's approach, leading to egg loss (CJF pers. obs.). These predation events are nevertheless comparatively rare. Feare & Gill (1995) found that Cattle Egrets on Desnoeufs spent most time foraging for insects around the colony periphery, rather than in the colony searching for available eggs or chicks. In Seychelles, frigatebirds *Fregate* spp. do not predate Sooty Tern chicks, but on Europa, frigatebirds, especially juveniles and males, prey on chicks (Weimerskirch *et al.* 2004) as already observed at Ascension (Ashmole 1963). At Europa, Sooty Tern chicks are also predated by Barn Owls (*Tyto alba*), as shown by the frequency of bones found in pellets (MLC pers. obs.). Pied crows also wander in the colony, usually scavenging but also occasionally preying on unattended chicks or eggs.

Land crabs (*Ocypode* sp.) take deserted eggs and weak or dying chicks, and also scavenge dead adults, while on Europa a hermit crab takes eggs even when adults are incubating. Heavy tick infestation can lead to desertion of parts of nesting colonies (Feare 1976c on Bird Island, SJ pers. obs. on Europa and, to a lesser extent, on Juan de Nova). In 1998-9, an infestation of introduced Crazy Ants *Anoplolepis longipes* led Bird Island Sooty Terns to avoid c. 2 ha of their nesting area, most likely due to irritation by the ants, although the ants were suspected of killing some young chicks (Feare 1999a).

It seems unlikely that predation alone by these mammals, birds or invertebrates has played a part in population declines or extinctions but their presence might have contributed to the terns' failure to recolonise after earlier extirpation.

### *Guano exploitation*

Guano was taken from western Indian Ocean islands from the late 19<sup>th</sup> century until the 1970s and had ecologically catastrophic effects on the most seriously affected islands, e.g. Assumption (Stoddart *et al.* 1970) and St Pierre (CJF pers. obs.), where entire seabird communities were eliminated. Small quantities were taken from Bird and Desnoeufts islands. Although extraction affected the islands' topography, the effects on Sooty Terns was probably minimal since they nest densely on such areas on Desnoeufts. Guano exploitation occurred on Juan de Nova and Ile du Lys until the 1970's, but its impact on Sooty Terns is unknown.

### *Human exploitation*

In the Seychelles, Sooty Tern eggs have been commercially exploited since at least the beginning of the 20<sup>th</sup> century (Fryer 1910, Ridley & Percy 1958). In addition, eggs, juveniles are harvested illegally from some islands.

Eggs have generally been collected for local consumption in Seychelles but in the 1930s yolks were separated and barrelled for export. Ridley & Percy (1958) provided data, from Seychelles government records, on the number of eggs collected annually since 1928. The islands from which eggs were collected are open to debate and some of the estimates of eggs harvested from some of the islands, and of the Sooty Tern populations claimed for some islands, are impossibly high (Feare 1976b). Feare concluded that the evidence for a major decline in Sooty Tern numbers was unconvincing, and although some colonies had decreased or become extinct, factors other than over-exploitation (see above) were most likely to have been responsible. Both Bradley (1940) and Ridley & Percy (1958) remarked on the decline in yield apparent during the 1930s export of barrelled yolk and during this period exploitation may have been so great as to reduce populations. Nevertheless, recommendations made by Ridley & Percy (1958, 1966), Feare (1976b) and Feare & Gill (1997) on the management of the industry to ensure sustainability have been largely accepted by the Seychelles government and implemented. Regulations now in operation are (1) the annual harvest should be restricted to no more than 20% of the area of Seychelles and Amirantes colonies, (2) vegetation within colonies should be managed to maximise the area available for nesting, (3) no more than half of any island should be cropped,

and the non-cropped part should be strictly protected, (4) 15% of income from the eggs should be returned to the Division of Environment as a levy to fund monitoring, policing and research. Since 1976 the data available indicate that the populations of the major colonies have remained stable or increased, suggesting that the harvest as now undertaken is sustainable.

Despite the existence of a managed industry, illegal harvests continue and have been made easier by improved boats and navigation equipment. Poaching of eggs and adults is generally limited to more remote islets that are difficult to access and difficult to police, such as Booby Islet (Seychelles) and African Banks (Amirantes). However, attempts are made annually to poach from the large (200,000-300,000 pairs) colony on Aride, a strict nature reserve. The quantity of adults taken from Aride is, due to the diligence of the island's managers and staff, small in relation to the population of the island and limited to sections of the colony most distant from the settlement. The extent of poaching from Booby Islet and African Banks, however, is such that it is remarkable that Sooty Terns continue to attempt to nest there; it is doubtful whether any chicks ever leave these islands. The Seychelles islands from which Sooty Tern colonies have disappeared, Ile aux Vaches (Grand Anse), Mammelles and Ile Seche, are close to the main islands and colony loss was probably due to egg collection and disturbance, although there is no direct evidence.

Colonies on offshore islands of Madagascar appear to survive despite unregulated harvesting of their eggs but the sizes of most colonies and the extent of harvesting are unknown; some colonies may be declining (MLC pers. obs.).

Sooty Terns formerly nested on islets off Mahebourg, south-east Mauritius (Cheke 1987). These islets are very close to the main island and very accessible, and human disturbance and unregulated egg collecting doubtless led to very early extinction, possibly before 1750 (A. Cheke pers. comm.). Serpent Island houses Mauritius's only surviving colony and its survival may be attributed to the rarity of visits due to its hazardous landing (Newton 1956, Safford 1992).

Pierrot/Chat (37.5 ha) and Gombrani/Combrani (34.5 ha), and at least at times Ile Coco, lagoon islands of Rodrigues, formerly supported large colonies that were

extensively exploited (Staub 1973, Cheke 1987). Ease of access doubtless contributed to their demise. The development of lush introduced vegetation (A. Cheke pers. comm.) may prevent recolonisation. The only extant colony is small, on Cocos, a sandy island with open areas that provide suitable habitat, but this colony is the result of recent colonisation, the island having been devoid of Sooty Terns from around 1900 to 1980.

St Brandon (Cardagos Carajos Shoals), among the most isolated of the western Indian Ocean islands, formerly supported huge Sooty Tern colonies (Newlands 1976), reduced in the 1990s to only 30,000 pairs (Swinerton *et al.* (1996). The decline is likely to have been due to extensive harvesting of adults and eggs by employees of a fishing centre based there, with a significant human presence throughout the year. However, comparison between visits is not straightforward on these islands as Sooty Terns appear to breed all year, with birds at different stages on different islands, and even sections of the same island differing in the stage of the breeding season of its birds (Newton 1956, Newlands 1976).

There is little information about colonies on islands close to the East African coast and the causes of extinction of those that have disappeared are unknown; human disturbance and egg cropping can only be suspected (Kromer 1998). In the Lakshadweep, the colony on Pitti appears to survive unregulated egg harvesting, possibly due to the prolonged breeding season and the inaccessibility of the island for parts of the year.

*Colonies for which the reason for reduction/extinction is unclear*

Sooty Terns bred in large numbers on Agalega until 1943, when the island manager set fire to the colony and for reasons unknown the birds have not returned since then (Cheke & Lawley 1983); the vegetation is now unsuitable (A. Cheke, pers. comm.). Prior to that eggs were harvested in large numbers, officially for export to Mauritius but also illegally by labourers on the island.

The extinction of the Sooty Tern colonies on Tromelin and Chagos are surprising in view of their remoteness and distance from centres of human population. Fishermen, however, regularly visit them. Tromelin has a small resident human population and

Le Corre (1996) considered human disturbance to be currently low. Whether human predation was involved in the extinction of Sooty Terns is unknown. On Chagos the large colony found by Finsch (1887) and Bourne (1886) on Diego Garcia was being “severely persecuted” and disappeared within the next 20 years (Bourne 1970), but whether human exploitation was alone responsible for the demise of this colony is unknown. In the 1960s smaller colonies were found elsewhere in the Chagos Group (Lousteau-Lalanne 1962) but their former status is unknown. In 1996, Symens (1999) found c. 73,000 pairs in colonies on six of the islands, including some on islets of Diego Garcia, which may represent re-colonisation. P. Carr (pers. comm.) speculates that, with the departure of the “native” human population following the decline of the copra industry and the construction of a military base on Diego Garcia in the 1970s, Sooty Terns might have been able to return to islands from which they had disappeared; more detailed surveys, covering all months, are needed.

#### *Changes in food supply*

Ridley & Percy (1958) quoted hearsay evidence that in some years when numbers of birds appeared lower than usual in Seychelles and Amirantes colonies, more birds were claimed to occur in the southern colonies of Cosmoledo and Farquhar. Ridley & Percy thought that this could be related to changes in food supply. In 2000, several birds that had been ringed as breeding adults on Aride and Recif islands nested on Bird Island (Feare & Lesperance 2002). In that year, the Aride colony contained c. 100,000 pairs fewer than the usual c. 300,000 pairs (J. Bowler pers. comm.). Aride and Recif are both to the south-east of Bird Island and these movements of breeding birds might indicate a re-distribution of food within the Seychelles in 2000. There have been no previous or subsequent appearances of numbers of ringed birds from these two islands on Bird Island (CJF pers. obs.). Fluctuations in food supply might therefore temporarily influence local distributions of Sooty Terns, but there is no evidence that changes in food supply have been responsible for population declines or extinctions on particular islands.

#### *Conclusions*

The main causes of extinction and decline in western Indian Ocean Sooty Tern colonies have been habitat loss and human exploitation and disturbance (Table 2), with introduced predators being insignificant with respect to Sooty Terns (but they



have of course been of prime importance with regard to other seabird species). Diamond & Feare (1980) found that, island size and isolation did not predict the number of breeding seabird species in the Seychelles and that the approximate human population was a better predictor. For Sooty Terns, however, extinction does appear to have been associated with small islands close to human populations. Elsewhere in the western Indian Ocean, however, some large colonies close to human habitation have been lost (Rodrigues), but some large comparatively isolated colonies have also been lost (St Brandon, Diego Garcia). In all of the cases where human harvest and disturbance are implicated as the main factors underlying extinction, the harvesting has been illegal and unregulated. Under these circumstances, adults are taken along with eggs.

The taking of large numbers of adults may be the critical factor in determining population decline and extinction. Sooty Terns are long-lived seabirds with low fecundity, deferred maturity and high annual survival (Harrington 1974, Feare & Doherty 2004). Population growth in species with these characteristics is considered to be most sensitive to changes in adult survival (Cairns 1992, Pfister 1998) and least sensitive to changes in productivity. Temporary reductions in productivity appear to be a natural feature in the demography of tropical oceanic birds and arise through unpredictable food shortages, adverse weather, parasitic infestations and cyclic climatic phenomena such as El Niño events (Feare 1976a,c, White *et al.* 1976, Schreiber & Schreiber 1984). Whereas regulated harvests of eggs may act as a surrogate for these unpredictable or periodic natural occurrences, to which the Sooty Tern's demography is adapted, the harvest of adults could depress average annual survival below the threshold required for population stability. Habitat restriction, on the other hand, imposes a density independent ceiling on the number of adults that can breed, irrespective of adult survival, and additionally constrains fecundity below that which could be achieved in the presence of naturally occurring limiting factors.

There may also be a relationship between extinction probability due to unregulated egg harvest and seasonality of breeding. In the Seychelles and Amirantes, colonies that have become extinct purportedly through over-exploitation have generally been small (Table 1) and here nesting is strictly seasonal, allowing an approximate 6-8 week window during which exploitation is possible. Colonies to the south and east of

Seychelles that appear to have become extinct through unregulated harvesting have been much larger (Combrani and Pierrot in Rodrigues, St Brandon, Diego Garcia) and the St Brandon and Diego Garcia colonies appear to have had more prolonged, if not all-year, breeding seasons. All-year breeding could have led to all-year human disturbance, allowing disturbance during the pre-laying period, not normally experienced by colonies on an annual cycle, to deter affected birds from breeding.

### **Current and future threats, and information requirements**

Some current threats to Sooty Terns have been or are being removed. In Seychelles, Aride and Cousine are now managed as strict nature reserves, Bird is managed as a nature reserve but with periodic managed egg harvest, Recif receives some government protection during the breeding season, as does Desnoeufts as part of the procedure associated with egg harvest (Feare 2003). Eradication of exotic predators has been undertaken on Bird and long-term research is continuing there to assure the sustainability of regulated harvests (Feare 2002b, Feare & Lesperance 2002, Feare & Doherty 2004). Discussions are proceeding to find ways to confer protection on Cosmoledo (Rocamora *et al.* 2003). Rats were recently eradicated from Ile du Lys (Glorieuses) and future monitoring will provide new information on the potential impact of such introduced predators on Sooty Tern population dynamics.

Current threats are likely to remain on other islands and may even be exacerbated by the greater mobility of seafarers. While difficulty of access helps to protect some colonies, others are vulnerable and increasing remoteness poses great difficulties of enforcing protection measures, especially on islands where the maintenance of a human presence is extremely difficult. Recent surveys of Seychelles and French-administered islands (Feare 1999b, 2000, 2002a, Feare & Gill 1997, Bowler *et al.* 2002, Rocamora *et al.* 2003, Le Corre & Jaquemet in press) however, have brought concerns out into the open and it is hoped that these and further surveys will provide suggestions on the protection of these islands, involving restriction of access, removal of exotics, and maintenance of habitats for Sooty Terns and other seabirds; the search for funding for these schemes will then be a priority.

The past 20 years have seen the development of extensive industrial fishing in the western Indian Ocean. This is commercially important but the prospect of short-term

gain, for island states that otherwise have few prospects for earning foreign exchange (EMPS 2000), brings the likelihood of over-exploitation of the fish stocks. This is of particular concern with respect to mid- and shallow-water predatory fish such as tuna, since many tropical seabird species are dependent on schools of these fish to drive small fish to the surface, where they become available to seabirds (Ashmole & Ashmole 1967, Au & Pitman 1988). A decline in these commercial fish populations could have serious impacts on the seabirds. Detecting the onset of such an impact will require regular monitoring of seabird populations over a wide area of the western Indian Ocean. As a widely distributed obligate commensal of tuna shoals, with large colonies available for investigation of nestling growth, adult body condition, colony size etc., the Sooty Tern is the ideal species to study in this respect.

With long-lived species like Sooty Terns, investigations aimed at detecting the effects of marine variables, that are themselves likely to occur over long time-periods, must be designed to be long-term. Such studies will also be invaluable in researching the effects of climate change on marine top predators (Ramos *et al.* 2002). Climate change is likely to have both acute and more insidious effects on tropical marine environments. For example, increasing atmospheric concentrations of carbon dioxide may increase the acidity of surface waters with unknown effects on surface and sub-surface dwelling fish and their food. More direct effects are likely to be seen through the predicted rise in sea levels, to which Sooty Tern colonies on sand cays will be especially vulnerable; as nesting habitats for them already seem to be limiting, it seems unlikely that they will be able to find alternative breeding places.

### **Acknowledgements**

CJF thanks the Royal Society, Percy Sladen Memorial Fund and the Seabird Group for funding that initiated the current Seychelles research, and Bird Island Lodge, Islands Development Company and the Division of Environment for essential but willingly given logistic support. MLC and SJ thank the University of Réunion and Western Indian Ocean Marine Science Association (WIOMSA) for funding.

### **References**

- Ali, S & Ripley, S D (1969) *Handbook of the birds of India and Pakistan*. Vol. 2. Oxford University Press, Oxford.
- Ash, J S & Miskell, J E (1998) *Birds of Somalia*. Pica Press, Robertsbridge, UK.

- Ash, J S & Shafeeg, S (1994) Birds of the Maldive Islands. *Forktail* 10: 3-32.
- Ashmole, N.P. (1963). The biology of the Wideawake or Sooty Tern *Sterna fuscata* on Ascension Island. *Ibis* 103b: 297-364.
- Ashmole, N. P & Ashmole, M. J. (1967), Comparative feeding ecology of sea birds of a tropical oceanic island. *Peabody Museum of Natural History, Bulletin* 24, 131pp.
- Aspinall, S (1996) *The breeding birds of the United Arab Emirates*. Hobby Publications, UK.
- Au, D.W.K. & Pitman, R.L. (1988). Seabird relationships with tropical tunas and dolphins. In Burger, J. (ed.) *Seabirds and other marine vertebrates*, pp. 174-212. Columbia University, New York.
- Bayne, C J, Cogan, B H, Diamond, A W, Frazier, J, Grubb, P, Hutson, A, Poore, M E D, Stoddart, D R & Taylor, J D (1970) Geography and ecology of Astove. *Atoll Res. Bull.* 136: 83-99.
- Bell, B.D., Dullo, E. & Bell, M. (1993). Mauritius offshore island survey report and management plan. Wildlife Management International and Jersey Wildlife Preservation Trust, 91 pp.
- Benson, C W, Beamish, H H, Jouanin, C, Salvan, J & Watson, G E (1975) The birds of the Îles Glorieuses. *Atoll Res. Bull.* 176: 1-34.
- Betts, F.N. (1939) The breeding of the Sooty tern *Sterna fuscata* in the Laccadives. *Journal of the Bombay Natural History Society* 40: 382-387.
- Bourne, G.C. (1886). General observations on the fauna of Diego Garcia, Chagos Group. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1886: 331-334.
- Bourne, W R P (1971) The birds of the Chagos Group, Indian Ocean. *Atoll Res. Bull.* 149: 175-207.
- Bourne, W.R.P., Ashmole, N.P., Ashmole, M.J. & Simmons, K.E.L. (2003). The distribution of guano and bird bones on Ascension Island, Atlantic Ocean. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 123: 250-257.
- Bourne, W.R.P. & Simmons, K.E.L. (2001). The distribution and breeding success of seabirds on and around Ascension in the tropical Atlantic Ocean. *Atlantic Seabirds* 3: 187-202.
- Bowler, J, Betts, M, Bullock, I & Ramos, J A (2002) Trends in seabird numbers on Aride Island Nature Reserve, Seychelles 1988-2000. *Waterbirds* 25: 26-38.
- Bradley, J.T. (1940). *History of the Seychelles*. Victoria, Seychelles.
- Brooke, R. K. 1981. Layard's bird hunting visit to Tromelin or Sandy Island, in December 1856. *Atoll Research Bulletin* 255: 73-82
- Brown, W.Y. (1974). Rabbit destruction of tern eggs. *Auk* 91: 840-841.
- Cairns, D.K. 1992. Population regulation of seabird colonies. In *Current Ornithology* (eds V. Nolan, Jr., E.D. Ketterson & C.F. Thompson), Vol. 9, pp. 37-61. Kluwer/Academic Press, New York, NY.
- Cheke, A S (1987) An ecological history of the Mascarene Islands, with particular reference to extinctions and introductions of land vertebrates. In Diamond, A W (Ed.) *Studies of Mascarene Island birds*. Cambridge University Press.
- Cheke, A S & Lawley, J C (1983) Biological history of Agalega with special reference to birds and other land vertebrates. *Atoll Research Bulletin* 273: 65-107.
- Coppinger, R W (1883) *Cruise of the "Alert"*. W. Swan Sonnenschein & Co., London,. 256pp.
- Diamond, A.W. & Feare, C.J. (1980). Past and present biogeography of Seychelles birds. *Proceedings of the 4<sup>th</sup> Pan-African Ornithological Congress*, pp. 89-98.

- EMPS (2000) Environmental Management Plan of Seychelles 2000-2010. Environmental Trust Fund, Victoria, Seychelles.
- Feare, C. J. 1976a. The breeding of the Sooty Tern *Sterna fuscata* in the Seychelles and the effects of experimental removal of its eggs. *Journal of Zoology, London* 179: 317-360.
- Feare, C. J. 1976b. The exploitation of Sooty Tern eggs in the Seychelles. *Biological Conservation* 10: 169-181.
- Feare, C. J. 1976c. Desertion and abnormal development in a colony of Sooty Terns *Sterna fuscata* infested by virus-infected ticks *Ornithodoros capensis*. *Ibis* 118: 112 – 115
- Feare, C.J. (1977). Scavenging and kleptoparasitism as feeding methods of Seychelles Cattle Egrets. *Ibis* 117: 388.
- Feare, C.J. (1979a). Ecological observations on African Banks, Amirantes. *Atoll Research Bulletin* 227: 1-7.
- Feare, C.J. (1979b). The geography and ecology of Bird Island, Seychelles. *Atoll Research Bulletin* 226: 1-29.
- Feare, C.J. (1984a). Seabird status and distribution in the tropical Indian Ocean. In Croxall, J.P., Evans, P.G.H. & Schreiber, R.W. (eds.) *Status and conservation of the world's seabirds*. International Council for Bird Preservation Technical Publication No. 2, pp. 457-471.
- Feare, C.J. (1984b). Seabirds as a resource: use and management. Ch. 30 in Stoddart, D.R. (ed.) *Biogeography and ecology of the Seychelles Islands*. W. Junk Publishers, The Hague.
- Feare, C.J. (1999a). Ants take over from rats on Bird Island, Seychelles. *Bird Conservation International* 9: 95-96.
- Feare, C J (1999b) The sustainable exploitation of Sooty Tern eggs in the Seychelles. Seventh annual report to the Division of Environment, Seychelles Government.
- Feare, C J (2002a) The sustainable exploitation of Sooty Tern eggs in the Seychelles. Tenth annual report to the Division of Environment, Seychelles Government.
- Feare, C J (2002b). Influence of date and body mass at fledging on long-term survival of Sooty Terns *Sterna fuscata*. *Marine Ornithology* 30: 46-47.
- Feare, C.J. (2003). The sustainable exploitation of Sooty Tern eggs in the Seychelles. Eleventh annual report to the Division of Environment, Seychelles Government.
- Feare, C.J. & Doherty, P.F. (2004). Survival estimates of adult Sooty terns *Sterna fuscata* from Bird Island, Seychelles. *Ibis* 146: 475-480.
- Feare, C J & Gill, E L (1995) The sustainable exploitation of Sooty Tern eggs in the Seychelles. Third annual report to the Division of Environment, Seychelles Government.
- Feare, C J & Gill, E L (1996) The sustainable exploitation of Sooty Tern eggs in the Seychelles. Fourth annual report to the Division of Environment, Seychelles Government.
- Feare, C J & Gill, E L (1997) The sustainable exploitation of Sooty Tern eggs in the Seychelles. Fifth annual report to the Division of Environment, Seychelles Government.
- Feare, C. J., Gill, E. L., Carty, P., Carty, H. & Ayrton, V. J. (1997). Habitat use by Seychelles Sooty Terns *Sterna fuscata* and implications for colony management. *Biological Conservation* 81: 69-76.

- Feare, C.J. & Lesperance, C. (2002). Intra- and inter-colony movements of breeding adult Sooty Terns in Seychelles. *Waterbirds* 25: 52-55.
- Finsch, O. (1887). Ein Besuch auf Diego Garcia im Indischen Ozean. *Deutsche geographische Blätter Bremen* 1887: 30-42.
- Fryer, J.C.F. (1910). Bird and Denis Islands, Seychelles. *Transactions of the Linnean Society of London* (2) 14: 15-20.
- Gallagher, M D, Scott, D A, Ormond, R F G, Connor, R J & Jennings, M C (1984) The distribution and conservation of seabirds breeding on the coasts and islands of Iran and Arabia. In: Croxall, J P, Evans, P G H & Schreiber, R W (eds.) *Status and conservation of the World's seabirds*. ICBP Technical Publication 2: 421-456.
- Gwynne, M.D., Parker, I.S.C. & Wood, D.G. (1970). Latham Island: an ecological note. *Geographical Journal* 136: 247-251.
- Harrington, B. A. 1974. Colony visitation behaviour and breeding ages of sooty terns (*Sterna fuscata*). *Bird-Banding* 45: 115-144.
- Hughes, J. (2002). The breeding population of Sooty Tern *Sterna fuscata* on Ascension Island, South Atlantic, November 2000. *Osprey* 2: 6-8.
- Jennings, M C (1995) *An interim atlas of the breeding birds of Saudi Arabia*. National Commission for Wildlife Conservation and Development, Riyadh, Saudi Arabia.
- Kromer, J. L. 1998 A sooty tern *Sterna fuscata* breeding colony off northern Mozambique. *Bird Numbers* 7: 1.
- Langrand, O (1990) *Guide to the birds of Madagascar*. Yale University Press.
- Le Corre, M. (1996). The breeding seabirds of Tromelin Island (western Indian Ocean): population sizes, trends and breeding phenology. *Ostrich* 67: 155-159.
- Le Corre, M (2001) Breeding seasons of seabirds at Europa Island (southern Mozambique Channel) in relation to seasonal changes in the marine environment. *Journal of Zoology, London* 254: 239-249.
- Le Corre, M. & Jaquemet, S. (in press) Assessment of the seabird community of the Mozambique Channel and its potential use as indicator of tuna abundance. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*
- Le Corre, M. & Jouventin, P. (1997). Ecological significance and conservation priorities of Europa Island (western Indian Ocean), with special reference to seabirds. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 52: 205-220.
- Lousteau-Lalanne, P (1962) The birds of the Chagos Archipelago, Indian ocean. *Ibis* 104: 67-73.
- Newlands, W A (1976) A piece of the rock. *Animal Kingdom* 79: 2-9.
- Newton, R. (1956). Bird islands of Mauritius. *Ibis* 98: 296-302.
- North, M.E.W. (1946). Mait Island – a bird rock in the Gulf of Aden. *Ibis* 88: 478-501.
- Pfister, C.A. 1998. Patterns of variance in stage-structured populations: Evolutionary predictions and ecological implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95: 213-218.
- Phillips, W.W.A. (1963). The birds of the Maldive Islands, Indian Ocean. *Journal of the Bombay Natural History Society* 60: 546-584.
- Procter, J. (1984). Vegetation of the granitic islands of the Seychelles. Ch. 10 in: Stoddart, D.R. (Ed.) *Biogeography and ecology of the Seychelles islands*. Junk Publishers, The Hague.
- Ramos, J. A., Maul, A. M., Ayrton, V., Bullock, I., Hunter, J., Bowler, J., Castle, G., Mileto, R. & Pacheco, C. (2002). Influence of local and large-scale weather

- events and timing of breeding on tropical roseate tern reproductive parameters. *Marine Ecology Progress Series* 243: 271-279.
- Richardson, C (1990) *The birds of the United Arab Emirates*. Hobby Publications, UK
- Ridley, M W & Percy, R (1958) The exploitation of seabirds in Seychelles. *Colonial Research Studies* No. 25.
- Ridley, M W & Percy, R (1966). Report on the exploitation of sea birds eggs in Seychelles. Seychelles Government printer, 21 pp.
- Rocamora, G, Feare, C J, Skerrett, A, Athenase, M & Greig, E (2003) The breeding avifauna of Cosmoledo Atoll (Seychelles) with special reference to seabirds: conservation status and international importance. *Bird Conservation International* 13: 151-174
- Safford, R.J. (1993). Serpent Island in 1992. *Proceedings of the Royal Society of Arts and Sciences of Mauritius* 5: 33-39.
- Schreiber, E.A., Feare, C.J., Harrington, B.A., Murray, B.G., Robertson, W.B., Robertson, M.J. Woolfenden, G.E. (2002). Sooty Tern *Sterna fuscata*. In Poole, A. & Gill, F. (eds.) *The Birds of North America*. The Birds of North America Inc., Philadelphia, PA.
- Schreiber, R.W. & Schreiber, E.A. (1984). Central Pacific seabirds and the El Niño-Southern Oscillation: 1982-83 perspectives. *Science* 225: 713-716.
- Showler, D.A. (2002) Bird observations on the Indian Ocean island of Rodrigues, March-June 1999. *Bulletin of the African Bird Club* 9: 17-24.
- Staub, F. (1973). Birds of Rodriguez Island. *Proceedings of the Royal Society of Arts and Sciences of Mauritius* 4: 17-59.
- Stoddart, D.R., Benson, C.W. & Peake, J.F. (1970). Ecological change and effects of phosphate mining on Assumption Island. *Atoll Research Bulletin* 136: 121-145.
- Stoddart, D.R. & Fosberg, F.R. (1981) Bird and Denis Islands, Seychelles. *Atoll Research Bulletin* 252: 1-50.
- Stoddart, D.R. & Fosberg, F.R. (1984). Vegetation and floristics of western Indian Ocean coral islands. Ch. 12 in: Stoddart, D.R. (Ed.) *Biogeography and ecology of the Seychelles islands*. Junk Publishers, The Hague.
- Swinerton, K, Chapman, R & Vadaparnaiken, B (1996) *A report on a visit to St Brandon by the Mauritian Wildlife Fund*. Mauritian Wildlife Foundation, St Louis.
- Symens, P. (1999) Breeding seabirds of the Chagos archipelago. Ch 19 in: Sheppard, C R C & Seaward, M R D (Eds.) *Ecology of the Chagos archipelago*. Linnean Society, London.
- Taylor, R.H. (1979) Predation on Sooty Terns at Raoul Island by rats and cats. *Notornis* 26: 199-202.
- Urban, E K, Fry, C H & Keith, S (1986) *The birds of Africa*. Vol. 2. Academic Press, London.
- Vesey-Fitzgerald, D. (1941). Further contributions to the ornithology of the Seychelles islands. *Ibis* (14) 5: 518-531.
- White, S.C., Robertson, W.B. & Ricklefs, R.E. (1976). The effect of hurricane Agnes on growth and survival of tern chicks in Florida. *Bird-Banding* 47: 54-71.
- Williams, A J & Rowlands, B W (1980) Seabirds of the Cargados Carajos shoals, July-August 1971. *Cormorant* 8: 43-48.
- ZICOMA Project (2001). Madagascar.Pp489-537. In Fishpool, L. D. C., Evans, M. I. [eds] *Important Bird Areas in Africa and associated islands : priority sites for*

*conservation*. Newbury and Cambridge, UK. Pisces Publications and BirdLife International.

Zimmerman, D A, Turner, D A & Pearson, D J (1996) *Birds of Kenya and northern Tanzania*. Helm (A&C Black), London.

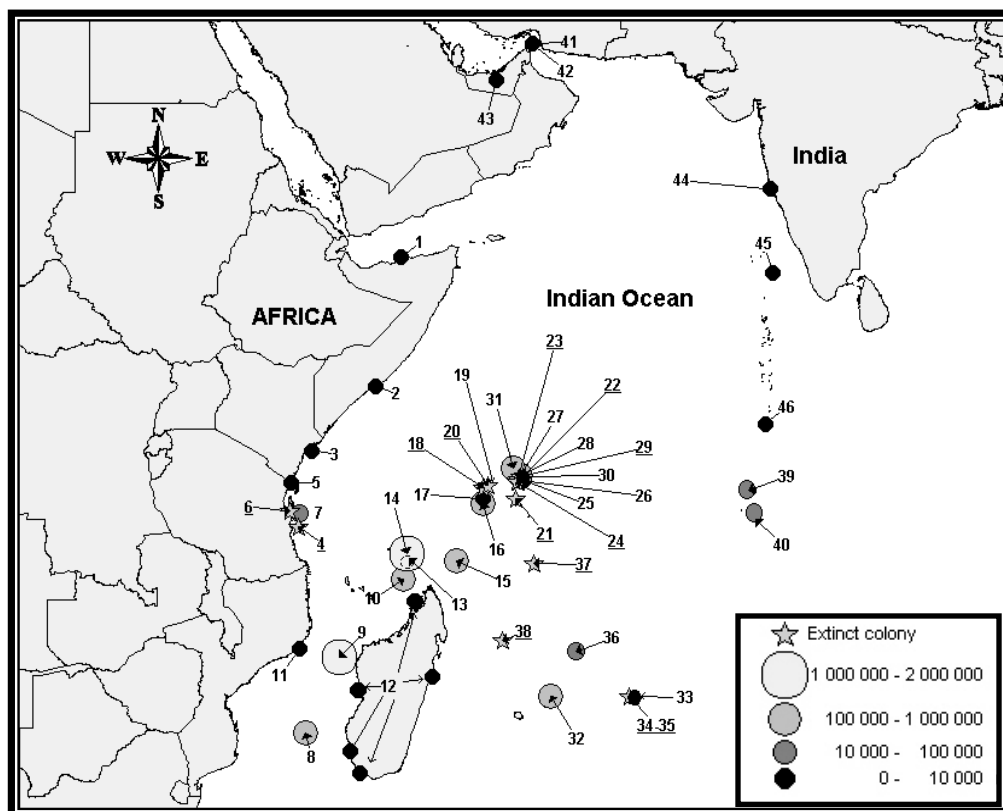


Figure 1- Sooty tern colonies in the Western Indian Ocean with number referring to the Table 1. Active colonies are indicated with a proportional plot according to the number of breeding pairs and number of colonies per size are indicated in brackets in the legend. Extinct colonies are mapped with a star and number are underlined.



Table 1. Sooty tern *Sterna fuscata nubilosa* populations in the western Indian Ocean.  
Numbers in the left hand column refer to locations on Fig. 1.

No.	Island	Population size (pairs)	Trends E = extinct
<b>Somalia</b>			
1	Maydh Island (= Mait)	Large numbers	?
2	Islets nr Muqdisho	14-19	?
<b>Kenya/Tanzania</b>			
3	Tenewe Islands	Thousands	?
4	Mafia Island	100	E
5	Kisite Island	c. 50	?
6	Dar es Salaam	?	E
7	Latham Island	Tens of thousands	?
<b>Mozambique Ch.</b>			
8	Europa	760,000	? stable
9	Juan de Nova	2,000,000	?
10	Ile du Lys, Gloriosa	270,000	?
11	Islands off Mozambique	thousands	?
<b>Madagascar</b>			
12	Islets off E coast S of Toamasina, off E coast nr Maintirano, S of Toliara and W of Antsiranana	thousands	Decreasing
<b>Seychelles</b>			
13	Petit Astove (Astove)	Small (possibly this species)	?
14	Grand Ile (Cosmoledo)	1,140,000	? stable
15	Goelette (Farquhar)	260,000	? stable
16	Desnoeuufs (Amirantes)	c. 500,000	? reduced due to vegetation growth; time scale unknown
17	Etoile		Status uncertain
18	Remire (= Eagle) (Amirantes)		E
19	African Banks (Amirantes) North Island	<5,000	Much reduced from 20,000 + in 1970s
20	African Banks (Amirantes) South Island		E
21	Ile Platte	? large numbers	E
22	Ile Seche (Seychelles)	Small numbers	E
23	Mammelles (Seychelles)	Small numbers	E
24	Ile aux Vaches (Seychelles)	Small numbers	E
25	Recif (Seychelles)	c. 47,000	Probably now stable
26	Ilot Fregate (Seychelles)	Few	?
27	Aride (Seychelles)	c. 300,000	stable
28	Booby Islet (Seychelles)	Small numbers	?
29	Cousin	?	E
30	Cousine	?	E
31	Bird (Seychelles)	200 c. 700,000	recent limited re-colonisation Severe decrease to 1960s, since when big increase
<b>Mascarenes</b>			
32	Serpent (Mauritius)	200,000-300,000	? stable
33	Ile Cocos (Rodrigues)	1,500-2,000	E Re-colonisation increasing
34	Ile Pierrot (Rodrigues)	Large numbers	E
35	Ile Combrani (Rodrigues)	Large numbers	E

36	St Brandon	20,000	Big decline form hundreds of thousands in 1970s
37	Agalega	Huge colony	E
38	Tromelin	Possibly large	E
<b>Chagos</b>			
39	Peros Banhos atoll (Petit & Grand Coquillage, Yeye, Longue islands)	Colonies of unknown size	Probably much reduced
40	Peros Banhos atoll (Parasol, Longue, Petite Coquillage islands)	55,800	
	Diego Garcia	c. 100,000	E
	Sea Cow, Middle Brother, South Brother	17,200	Re- colonisation?
<b>Oman</b>			
41	Umm al Fayyarin	c.10	?
42	Daymaniats	Probable, small nos	?
<b>United Arab Emirates</b>			
43	Qarnein Island (Abu Dhabi)	Scarce visitor	
<b>India</b>			
44	Vengurla Rocks, Maharashtra	?	?
<b>Lakshadweep</b>			
45	Pitti	Thousands	?
<b>Maldives</b>			
46	Seenu Atoll	?	?
		?	
TOTAL (extant only)		> 6,290,000	

Table 2. Principle factors involved in the extinction or reduction of Sooty Tern colonies in the western Indian Ocean. For locations of islands see Table 1.

<b>Extinctions</b>				
<b>Island</b>	<b>Habitat change</b>	<b>Introduction of predators</b>	<b>Human exploitation</b>	<b>Other factors or unknown (?)</b>
Mafia				?
Dar es Salaam				?
Remire	✓	1		
African Banks (S)	✓			
Ile Platte				?
Ile Seche			✓ <sup>2</sup>	
Ile aux Vaches (Grand Anse)			✓ <sup>2</sup>	
Mammelles			✓ <sup>2</sup>	
Cousin	✓		<sup>3</sup>	
Mahebourg islands (Mauritius)			✓	
Ile Pierrot			✓	
Ile Combrani			✓	
Agalega			✓	Deliberate removal <sup>4</sup>
Tromelin				?
Diego Garcia			✓	
<b>Reduction</b>				<b>Extent of reduction<sup>5</sup></b>
Madagascar islets			✓	?
Desnoeuvs	✓			?
African Banks (N)			✓	20,000 to 5,000 <sup>6</sup>
Cousine	✓		<sup>3</sup>	Now c. 200 <sup>7</sup>
Bird	✓			2,000,000 to 18.000 in 1950s, now 700,000 <sup>8</sup>
Ile Cocos, Rodriguez			✓?	Formerly many thousands <sup>9</sup> . Recent re-colonisation <sup>10</sup> , now to c. 2000 <sup>11</sup>
St Brandon			✓	100s of thousands to 30,000 <sup>12</sup>
Chagos islands		2	2	?

<sup>1</sup>Introduced predators were not implicated in the extinction of the Remire colony but may have deterred recolonisation along with deteriorating habitat.

<sup>2</sup>Human exploitation is assumed to have been involved but there is no direct evidence. Symens (1999) regarded rat infestation as a major factor limiting seabird number now.

<sup>3</sup>Eggs were harvested from Cousin and Cousine but changing habitat is likely to have been the main cause of colony decline, with this view now reinforced by limited recolonisation of Cousine following appropriate habitat creation.

<sup>4</sup>The island manager burned the colony area in 1943 – see text.

<sup>5</sup>Sources: <sup>6</sup>Feare 1979b, <sup>7</sup>Hagens pers. comm., <sup>8</sup>Feare & Gill 1997, <sup>9</sup>Ridley & Percy 1958, <sup>10</sup>Cheke 1987, <sup>11</sup>Showler 2002, <sup>12</sup>C Jones & J Hume pers. comm., <sup>12</sup>Newlands 1976, <sup>12</sup>Swinnerton *et al.* 1996.

## **ANNEXE 3**

Seabird community structure in a coastal tropical environment : importance of natural factors and fish aggregating devices (FADs)

**Jaquemet S., Le Corre M. & Weimerskirch H (2004)**

Marine Ecology Progress Series 268:281-292

## **ANNEXE 4**

# **Foraging habitat of the seabird community of Europa Island (Mozambique Channel)**

**Jaquemet S., Le Corre M., Marsac F., Potier M. & Weimerskirch H**  
(sous presse)

Marine Biology

**Research Article**

## **Foraging habitats of the seabird community of Europa Island (Mozambique Channel)**

**Sébastien Jaquemet (✉) · Matthieu Le Corre · Francis Marsac · Michel Potier · Henri Weimerskirch**

---

S. Jaquemet · M. Le Corre

Laboratoire ECOMAR, Université de la Réunion, 15 Avenue René Cassin, BP 7151, 97715 St Denis Cedex messag 09, Ile de la Réunion, France

F. Marsac · M. Potier · H. Weimerskirch

UR Thetis, IRD-Réunion, BP 172, 97432 Ste Clotilde, Ile de la Réunion, France

---

✉ S. Jaquemet

Phone: +262-938689

Fax: +262-938685

E-mail: [sebastien.jaquemet@univ-reunion.fr](mailto:sebastien.jaquemet@univ-reunion.fr)

---

**Received:** 26 July 2004 / **Accepted:** 23 February 2005

---

**Abstract** We investigated the foraging habitats of the winter breeding community of tropical seabirds from Europa Island (Mozambique Channel) in September 2003. We focused our study on the dominant species of this austral community, the sooty tern (*Sterna fuscata*), the red-footed booby (*Sula sula*), and the frigatebirds, including the great (*Fregata minor*) and the lesser frigatebirds (*F. ariel*). We considered the at-sea distribution and abundance of these species in relation to chlorophyll concentration, sea-surface temperatures, sea-surface height anomalies, depth of the thermocline, distance to the colony, and presence of surface marine predators, flying fishes and other seabirds. Although the marine environment where seabirds foraged was oligotrophic, it presents the best feeding opportunities for seabirds for the area in winter. Our study demonstrates that the winter-breeding seabird species of Europa Island tend to forage in productive waters in association with other marine predators when possible. Sooty terns and frigatebirds were widely distributed in the whole study area, whereas red-footed boobies were not found farther than 160 km from their colonies and were associated with relatively productive waters. Sooty terns and red-footed

boobies were aggregated where flying fishes were abundant. The presence of other marine predators was associated with larger multispecies feeding flocks than when no association occurred. Sooty terns, which are numerically dominant at Europa and adopted network foraging, seem to be catalysts of feeding events, and represented a good target for the other foraging species, especially frigatebirds. However, when possible, frigatebirds favour association with flocks of red-footed boobies.

---

Communicated by S.A. Poulet, Roscoff

---

## Introduction

Oceanic seabirds have to cope with major constraints when breeding, which are spatial and temporal changes in prey distribution, and the necessity to commute from feeding breeding areas (Ricklefs 1983). These constraints are probably especially severe in tropical waters where the primary production is low (Longhurst and Pauly 1987), often resulting in low prey density (Ashmole 1971).

Physical factors like thermal gradients, frontal zones, or upwellings may locally increase primary production (Schneider 1990), and thereby affect availability and predictability of prey to seabirds. These factors have been shown to influence seabird distribution at polar (Hunt 1990; Hunt et al. 1999), temperate (Hoefler 2000; Hyrenbach et al. 2002), and tropical latitudes (Spear et al. 2001). Since surface productivity is low in the tropics, however, numerous tropical species depend on other marine predators such as tuna and mammals to drive prey to the surface, and therefore distribution of tropical seabird flocks is to a certain extent determined by the distribution of tuna and other predators (Au and Pitman 1986; Ballance and Pitman 1999; Jaquemet et al. 2004). Some species are even regarded as near-obligate commensals of surface tunas (Au and Pitman 1986). However tunas and cetaceans are very mobile predators that are themselves searching for unpredictable and scarce patches of prey. A way to compensate for this scarcity of prey for seabirds has been to increase the foraging efficiency. Some species particularly, like sooty terns and frigatebirds, have flying abilities based on energy saving which allow them to cover large oceanic areas at low costs (Flint and Nagy 1984; Ballance 1995; Ballance et al. 1997; Weimerskirch et al. 2003); others, like boobies, tend to forage in zones of relative higher productivity where competition may be higher (Ballance et al. 1997).

Although they rely on less productive environments than their temperate or polar counterparts, tropical seabirds may constitute colonies of thousands or even millions of breeding pairs consuming tons of oceanic biomass daily. This is illustrated by the seabird community of Europa Island (Mozambique Channel), which is a breeding site with more than one million pairs of eight species (Le Corre and Jouventin 1997). Furthermore, most of the species breed simultaneously during the austral winter (Le Corre 2001), increasing the overall food requirements for the community as a whole, and raising the question of how so many birds find so much food in a supposedly impoverished marine environment within their foraging range imposed by breeding.

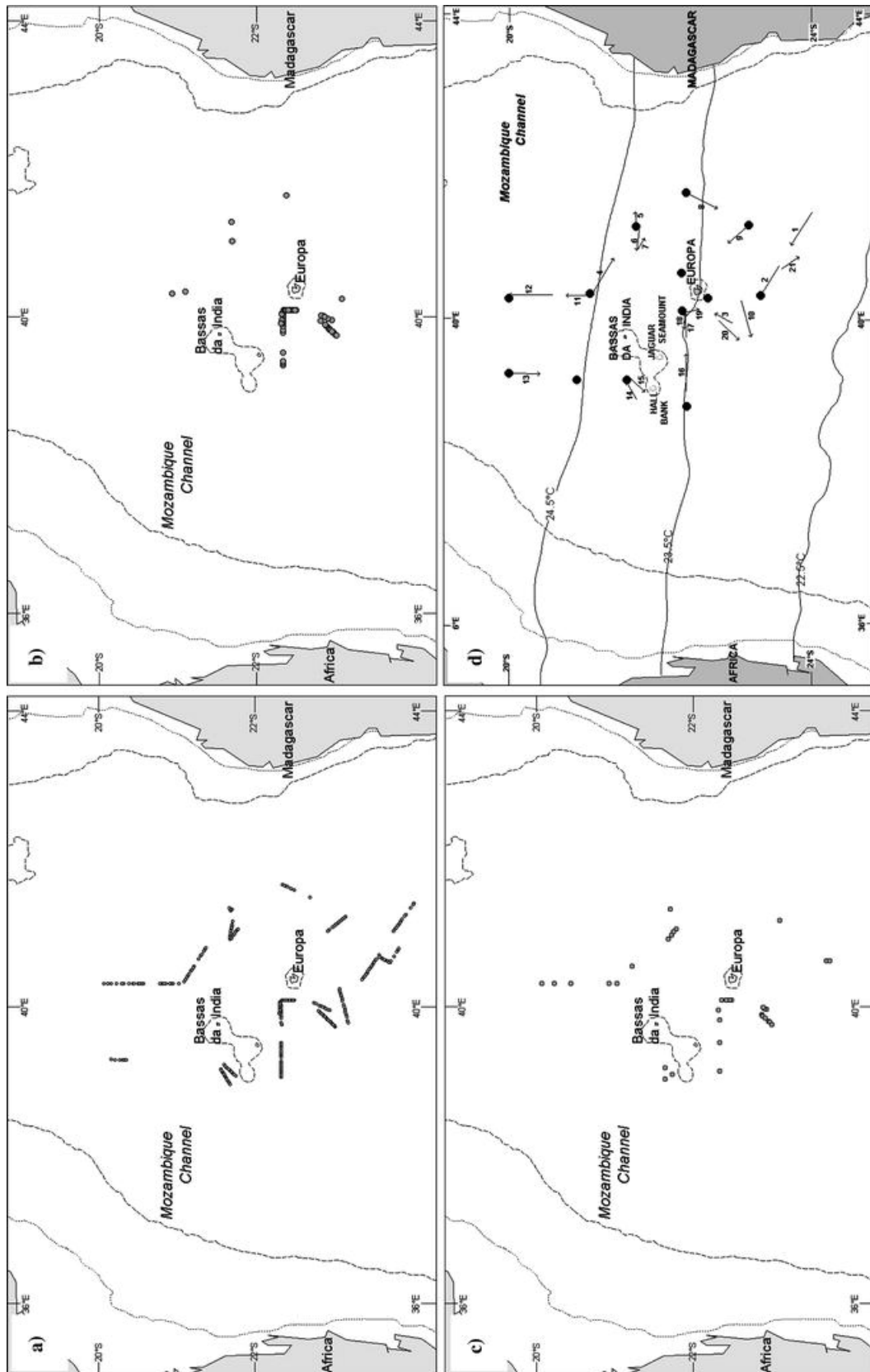
Here, we study the at-sea distribution and abundance of the seabird species that breed during the austral winter on Europa Island in relation to physical and biological factors. We tested how the different species distributed themselves within their foraging range and whether specific locations aggregate foraging seabirds. We also examine the foraging strategies adopted by each species, particularly the importance of local enhancement on the feeding activity of the seabirds.

## **Materials and methods**

### **Study area**

At-sea surveys of seabirds and marine mammals were carried out during the ECOTEM 9 oceanic cruise (7–21 September 2003), aboard the long-liner “Cap Morgane”. The survey area extends from 20°S to 23.5°S and from 39°E to 41°40'E (Fig. 1). It includes the Europa and Bassas da India Islands, the Hall Bank, and the Jaguar Seamount, which reaches within 200 m of the surface. The water circulation is shaped by both bathymetry and large coastal anticyclonic and cyclonic eddies that occur along the African and Malagasy coasts, respectively (Quartly and Srokosz 2004). Oceanic islands and seamounts restrict the route taken by the eddies along the African coast and generate upwelling that favours primary production in the central part of the channel (Quartly and Srokosz 2004) in the vicinity of the Bassas da India system particularly. During winter, the subtropical and temperate waters flow into the southern part of the Mozambique Channel. These cold upwelled waters probably favour primary production since satellite measurements (SeaWiFS data) show that the surface chlorophyll concentration increases in July in the southern part of the channel (Quartly and Srokosz 2004). This overall increase of biological production leads, hence, to an increase of the food availability for marine top predators like pelagic fish (Stequert and Marsac 1986), seabirds (Le Corre 2001), and marine mammals.





**Fig. 1** Observations of sooty terns (a), red-footed boobies (b), frigatebirds (c), and map of the study area (d) with the 200-m (...) and 2,000-m (—) isobaths, the average Sea Surface Temperatures, transects (→) and hydrological stations (●).

## Field data collection

Seabirds and marine mammals were surveyed by 1 observer with 10\*50 binoculars, along the route of the ship during 21 daylight linear transects (Fig. 1), totalling 50 h of observation and 780 km<sup>2</sup> surveyed. The mean length ( $\pm$ standard error) of the transects was 37 $\pm$ 2.9 km (range 13–63 km). The first four transects were performed by an observer and all the others by a second observer, both of whom were familiar with tropical Indian Ocean seabird species. A transect was defined as a continuous survey period, with a constant boat speed averaging 10 knots, following the standard strip transect method (Tasker et al. 1984). At the beginning and end of each transect, the GPS position and sea-surface temperature were noted. Every seabird or marine mammal observed during each transect, within a band of 500 m width on both sides of the ship, was included in the data set. Distance from the boat was estimated using the radar of the boat. In addition to species identification and individual count, the behaviour of the birds (flying, sitting on water or feeding) and whether they were associated with schools of surface dwelling predators, were recorded. From the 4th transect, we also attributed to each one a flying-fish abundance index according to the following scale: 1 no flying fish, 2 low numbers of flying fishes with a scattered distribution, 3 low numbers but continuous observations, 4 high numbers and continuous observations. We considered transects eastward and westward from Europa to analyse the relative abundance of flying fish. For transects that were overlapping the limit, we pooled them in the category where the main part of the transect was performed. During the cruise, 14 hydrographic stations were carried out in different sectors around Europa Island (Fig. 1) to determine, in particular, the depth of the thermocline using a CTD profiler.

## Satellite data

We used average weekly Sea Surface Temperatures (SST) and Chlorophyll Concentration (CC), obtained from the International Research Institute for Climate Prediction (<http://ingrid.lidgo.columbia.edu/>) and from the Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor (SeaWiFS, <http://seawifs.gsfc.nasa.gov/SEAWIFS.html>) data collections, respectively. Chlorophyll concentrations were derived from SeaWiFS 8-day composites and daily images, with a spatial resolution of 9 km. Within the range of 0.05–50 mg.m<sup>-3</sup>, SeaWiFS estimates are within 35% of in-situ chlorophyll a concentrations (Hooker and McClain 2000), with the greatest discrepancies in waters between 1 and 10 mg.m<sup>-3</sup> (Kahru and Mitchell 1999). Following Hooker and McClain (2000) for this analysis, high chlorophyll a concentrations beyond the range of SeaWiFS validation

(>50 mg.m<sup>-3</sup>) were excluded. We used Sea Surface Height anomalies (SSHa) from the AVISO data base of the CLS Physical Oceanography Division (<http://www.aviso.oceanobs.com/>), with each point as a 4-day mean datum. Indeed, areas between positive and negative anomalies of the sea level are often productive, and are important foraging habitats of seabirds, as recently demonstrated for the frigatebirds from Europa (Weimerskirch et al. 2004). Each satellite data set was gridded with an approximate resolution of 9\*9 km.

## Data analyses

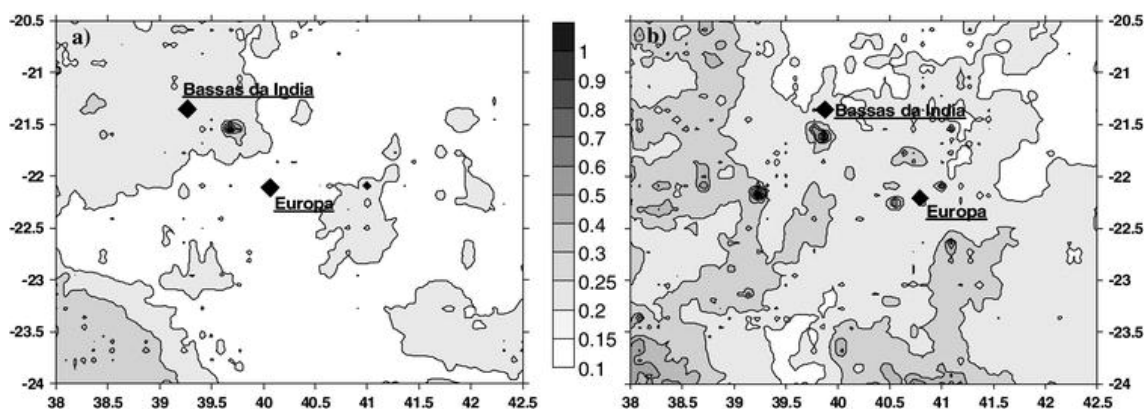
All observations of seabirds made during the transects were pooled in 10-min periods (Tasker et al. 1984), and this allowed us to calculate occurrence of the species by 10 min of observations. All the satellite data were interpolated afterwards with the kriging method using Surfer 8.01 software (Golden Software, Colo.) in order to assign a value of CC, SST and SSHa to each 10 min period box. The shortest distance between every observation pooled in 10-min periods and the different measures of thermocline were calculated to attribute the nearest value of the thermocline to each observation. We used Generalised Linear Models (GLMs) on the abundance of birds per 10-min periods to determine whether the oceanic habitats used by birds varied significantly across species. This comparison included only the winter breeding species of Europa for which the number of observations was sufficient ( $n>30$ ). Analyses of variance (ANOVA) were performed on abundance of birds per 10-min periods to assess the impact of marine predatory schools and the presence of a particular seabird species on the other. Data of abundance were previously transformed in (log+1) to accord with necessary conditions of application of the ANOVA. Statistical analyses were performed with Statistica 6.0 (Statsoft, Tulsa, Okla.).

## Results

### The marine environment

In the study area, the marine environment was spatially structured with a northward increase of the SST (from 21.8°C at 24°S to 25.1°C at 20°S, Fig. 1). Moreover, SST were positively correlated with SSHa (Spearman rank test,  $R_s=0.37$ ,  $P<0.01$ ) and negatively correlated with CC (Spearman rank test,  $R_s=-0.31$ ,  $P<0.01$ ). A local enrichment with higher CC occurred westward of Europa and around Bassas da India and was associated with low SSHa. The flying-fish index, which was positively correlated with the CC (Spearman rank test,  $R_s=0.02$ ,  $P<0.01$ ), was significantly higher

westward ( $2.5 \pm 1$ ) of Europa than eastward ( $1.5 \pm 0.7$ ) (Mann-Whitney test  $U=22$ ,  $P<0.05$ ), reflecting the fact that flying fishes were more abundant westward of Europa. Finally, average CC in the area increased significantly from  $0.07 \pm 1.98 \text{ mg.m}^{-3}$  during the 1st week to  $0.104 \pm 1.98 \text{ mg.m}^{-3}$  during the 2nd week (Wilcoxon  $Z=17.72$ ,  $P<0.01$ ) as the consequence of enrichment westward of Europa Island (Fig. 2).



**Fig. 2** Average chlorophyll concentration ( $\text{mg.m}^{-3}$ ) in the study area 5–12 September 2003 (a) and 12–20 September 2003 (b).

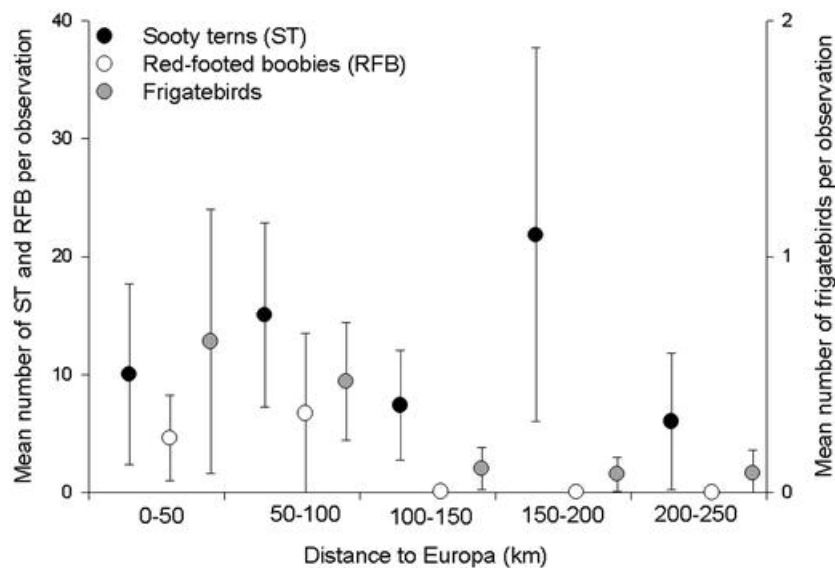
## Seabird abundance at sea

We observed 4,472 birds of 10 species in 700 observations (Table 1); 5 species were Europa breeders and the other 5 were not. The density of birds was the highest for sooty terns but was, however, low for all species. The five breeding species of Europa observed were the sooty tern (83.2% of the birds observed), the red-footed booby (13.6%), the frigatebirds (10.9%, including great and lesser frigatebirds), the white-tailed tropicbird (0.2%) and the Audubon's shearwater (<0.1%). Rare species were removed from the analysis and, hence, we focused the study on sooty terns, red-footed boobies and frigatebirds. The ratio of the number of individuals observed at sea on the number of breeders is the lowest for sooty terns, the most abundant breeding species, and the highest for red-footed boobies (Table 1).

**[Table 1 will appear here. See end of document.]**

Sooty terns and frigatebirds were observed in the whole study area (Fig. 1) and even at the furthest distance from Europa that we surveyed (Fig. 3), whereas red-footed boobies were not observed farther than 160 km from Europa (max. 156 km, one observation, Fig. 3), mainly westward of Europa and southward of Bassas da India (Fig. 1). Frigatebirds were distributed in the whole

area but were significantly more abundant at less than 100 km from Europa than farther (Kruskall-Wallis test,  $H_{3, 322}=16.29$ ,  $P<0.01$ ).



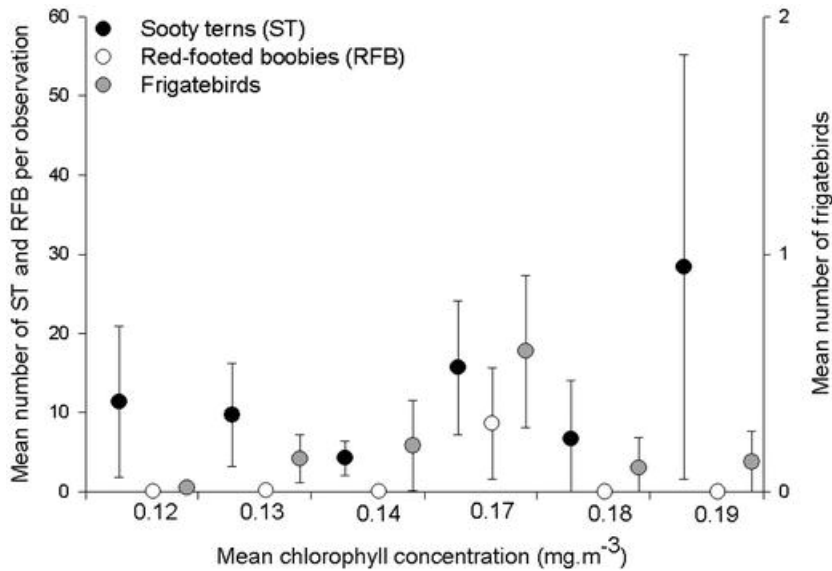
**Fig. 3** Mean number of individuals of sooty terns, red-footed boobies and frigatebirds per 10-min period (observation) in relation to the distance to Europa Island.

## Foraging habitats

GLM results, performed on satellite parameters and thermocline depth, supported the notion that sooty terns foraged over all water masses, since the abundance of the species is not significantly influenced by any parameters (Table 2). Conversely, the test revealed significant influences of the SST and the thermocline on the abundance of red-footed boobies and frigatebirds. Moreover, the two species seemed to forage in similar habitats where SST is  $<23.5^{\circ}\text{C}$  and thermocline depth between 110 m and 130 m although their abundance did not peak significantly in such habitats (Kruskall-Wallis test, all  $P>0.05$ ).

**[Table 2 will appear here. See end of document.]**

The abundance of sooty terns was high for several values of CC and was the highest when CC was the highest (Fig. 4). Red-footed boobies were almost exclusively present in areas where CC averages  $0.17 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ . Frigatebirds were significantly more abundant in such areas (KW test,  $H_{3, 322}=14.29$ ,  $pP<0.01$ ; Fig. 4), although individuals were sighted over all CC.

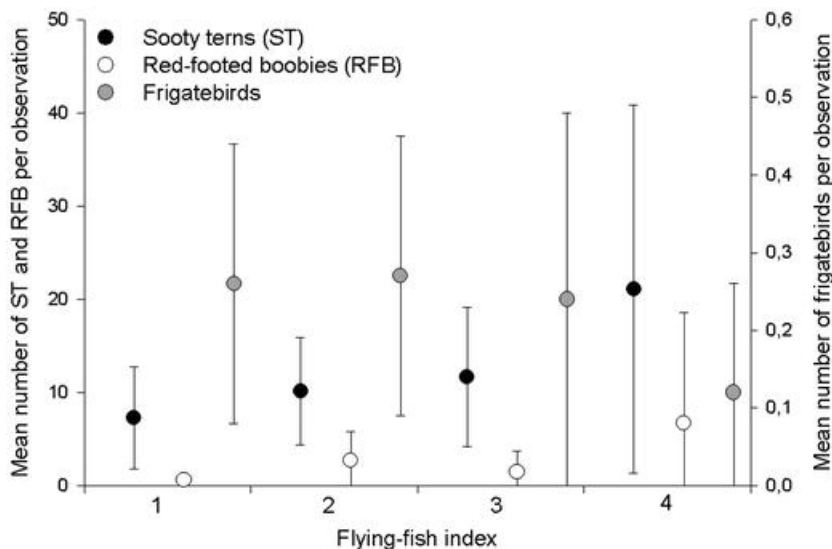


**Fig. 4** Mean number of individuals of sooty terns, red-footed boobies and frigatebirds per 10-min period (observation) in relation to the mean chlorophyll concentration ( $\text{mg.m}^{-3}$ ).

Results of the ANOVA revealed that the abundance of sooty terns was significantly correlated with both the presence of marine predators like tuna or mammals, or the presence of red-footed boobies or frigatebirds (Table 3). The abundance of red-footed boobies peaked significantly with the presence of frigatebirds. The abundance of frigatebirds, similarly, was correlated with the presence of red-footed boobies (Table 3).

**[Table 3 will appear here. See end of document.]**

Sooty terns and red-footed boobies were more abundant where flying fish were more abundant (Fig. 5) but this relation was significant for sooty terns only (KW test,  $H_{3,274}=14.21$ ,  $P<0.01$ ). The number of frigatebirds, finally, was always low even when flying fishes were abundant.

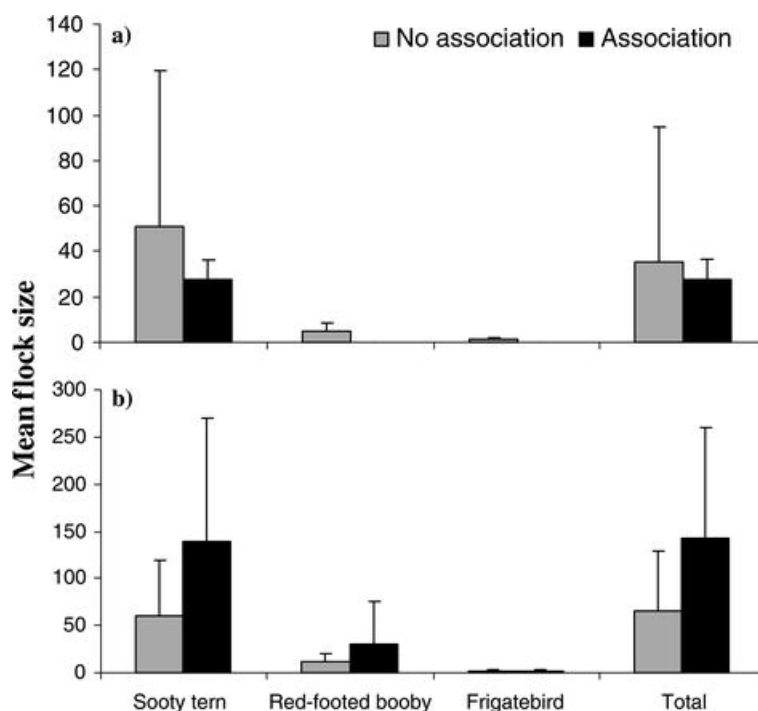


**Fig. 5** Mean number of individuals of sooty terns, red-footed boobies and frigatebirds per 10-min period (observation) in relation to the flying-fish index (see Materials and methods for explanation).

---

## Feeding flocks

Monospecific and multispecific flocks of each species were feeding unassociated with marine predators although monospecific flocks of sooty terns were feeding in association (Fig. 6). Multispecific flocks, which included breeding and non-breeding species of Europa, were always larger than monospecific one. The size of both types of flocks were, however, highly variable as indicated by the high standard deviation (Fig. 6).



**Fig. 6** Characteristics of feeding flocks: mean number of individuals $\pm$ standard deviation of monospecific (a) and multispecific (b) flocks.

---

Sooty terns were present in more than 81% of the feeding flocks and the species was numerically dominant in all the flocks where it occurred. Frigatebirds were observed feeding alone or in pairs (47% and 21%, respectively,  $n=19$ ), but were in 88% of the feeding flocks with sooty terns and 50% with boobies. In all cases, their numbers never exceeded five individuals, but they were always more abundant in flocks where the two other species occurred. The 3 species occurred together in 11.5% of all the feeding flocks observed ( $n=44$ ).

A total of 17 groups of surface-dwelling predators were encountered during the survey: 5 schools of tuna, which were all out of the foraging range of the red-footed boobies, and 12 pods of cetaceans,

mainly false killer whales *Pseudorca crassidens*. Only 47% of observations of tuna or cetacean groups were associated with feeding seabirds. Sooty-tern abundance peaked mostly with the presence of tuna schools, but they were also attracted by cetacean pods (KW test,  $H_{3,322}=18.28$ ,  $P<0.01$ ). Those pods, which occurred westward of Europa, aggregated the three species. Although they were often in associated feeding flocks, the abundance of frigatebirds did not peak significantly during feeding events when in association (Fig. 6). Finally, red-footed boobies were associated only with marine mammals, and these associations represented 50% ( $n=10$ ) of the overall feeding events of the species.

## Discussion

We demonstrate that the winter-breeding seabirds of Europa Island do not forage in the same oceanic habitats. First, sooty terns were widely distributed in the whole survey area and in all water types; however, red-footed boobies, and frigatebirds to a lesser extent, were distributed at less than 160 km from the colonies in water with  $SST<23.5^{\circ}\text{C}$ . White-tailed tropicbirds that breed in significant numbers on Europa (Table 1; Le Corre and Jaquemet 2005) were rarely sighted at sea, and only solitarily, as previously indicated (Pocklington 1979; Pitman and Ballance 1992; Jaquemet et al. 2004). Finally, the low frequency of Audubon's shearwater observations is in accord with the small size of the population on Europa (Le Corre 2001), and this could indicate that only individuals from Europa were sighted.

## The marine environment

The low CC values compared to temperate and polar surface oceanic waters and the deep thermoclines ( $>85$  m) indicate an oligotrophic situation in the Mozambique Channel that is characteristic of tropical waters (Longhurst and Pauly 1987). During austral winter, however, the primary production in the south of the channel is the highest compared to other seasons (Quarty and Srokosz 2004). This overall enrichment of chlorophyll probably leads to a high abundance of patches of prey for the area. Indeed, phytoplankton, zooplankton and flying fish exhibit the same spatial trends but these diminish over the trophic levels. This results in a relatively heterogeneous field of predators (flying fish) on more uniformly distributed fields of prey (plankton) (Piontkovski and Williams 1995). Moreover tunas, which greatly favour access to prey for numerous tropical seabirds (Au and Pitman 1986; Jaquemet et al. 2004), are more abundant in the vicinity of Europa during austral winter (Le Corre 2001).



Although the marine environment in the south of the channel presents few permanent structures that favour biological production (Saetre and Jorge da Silva 1984), geostrophic currents, associated with low SSHa, were stronger and CC higher westward of Europa, and south of Bassas da India. This enrichment may be the consequence of the advection of waters in the central part of the channel by the anticyclonic eddies, which propagate poleward along the Mozambican coasts (Quartly and Srokosz 2004), and on the topographic constraints of the Bassas da India and associated seamounts system. This could explain why flying fishes were more abundant in these areas than eastward of Europa, and such a situation probably produces more feeding opportunities for seabirds.

Thus, in austral winter, it appears that oceanic conditions in the south of the Mozambique Channel, even if they present a quick turnover, seem to be relatively favourable and predictable at mesoscale (100 s km) sufficient to sustain a large top predator community, including seabirds breeding in Europa.

## **Foraging habitats**

Sooty terns were present in all water types, even at the farthest distance from Europa that we surveyed (~250 km). Frigatebirds were also widely distributed but tended to be more abundant in the first 100 km from the colonies, a distance consistent with that found for brooding individuals (Weimerskirch et al. 2004). Red-footed boobies were observed no farther than 160 km from Europa, as recently demonstrated by Weimerskirch et al. (2005) using telemetry instruments. Moreover, the red-footed booby was the species with the highest ratio of “number of birds observed at sea/population size”, suggesting that our observations included a larger part of the population of Europa than for other species. Such a result reinforces the idea that the foraging range of this species is more limited than that of the other species. This ratio was lower for sooty terns and frigatebirds suggesting, similarly, that a significant proportion of the population forages beyond the limits of our study area. These results are consistent with the maximal foraging range of 500 km estimated in the Pacific for sooty terns (Flint 1991), as well as that obtained by satellite telemetry for great frigatebirds of Europa (maximal foraging range: 600 km, Weimerskirch et al. 2004).

Red-footed boobies were almost exclusively observed during the 2nd week, westward of Europa and south of Bassas da India where the CC was relatively high for the period and the area. Moreover pods of cetaceans also occurred and flying fishes were abundant, suggesting that the species searches mostly for productive waters to forage in, as shown in the Pacific (Ballance et al. 1997). Although sooty terns and frigatebirds are less constrained by long foraging trips, due to low costs of flight (Flint and Nagy 1984; Weimerskirch et al. 2003) and their abilities to stay at sea at night

(Flint 1991; Weimerskirch et al. 2004), they also tend to forage in productive waters to increase their encounter rate with prey patches. Frigatebirds especially, which are more abundant when red-footed boobies are present, were often observed westward of Europa in more productive waters.

Feeding opportunities for sooty terns were favoured by the presence of surface-feeding groups of marine predators, especially tuna, as in other tropical waters (Au and Pitman 1986; Ballance et al. 1997; Jaquemet et al. 2004). Frigatebirds associated with any predatory groups, but their abundance did not peak significantly whatever the nature of the association. Red-footed boobies were never observed in close association with tuna when feeding, but no tuna school was observed within the range of boobies. They foraged in areas where cetaceans also foraged, particularly false killer whales which are not known to aggregate fast-moving groups of seabirds like boobies and terns in the Pacific (Pitman and Ballance 1992).

## **Foraging strategies**

The long foraging range and wide distribution of sooty terns in all water types around the breeding grounds is probably the cause of the large number of sooty terns breeding at Europa. Individuals leave colonies grouped, and progressively spin a net of foragers that scan large oceanic areas for feeding opportunities, as already demonstrated for other species, and known as network foraging (Wittenberger and Hunt 1985). Consequently, they are present in almost all the feeding flocks and are often the only species. Feeding flocks are often similar to flock type I observed off Alaska (Hoffman et al. 1981). They are relatively small (<500 individuals) and transient (often a few minutes) aggregations that form over fish schools. They form after the discovery of a school at the surface and end when the fish descend below contact with birds. Typically, the initiation of the flocks is due to a single or a small group of foraging birds that detect a fish school and begin feeding. The initiators of such feeding flocks are often species that are highly visible and that collaborate in their foraging activity, and are named catalyst species (Hoffman et al. 1981). Since sooty terns are near-obligate feeders of surface tuna (Au and Pitman 1986) and can feed in large flocks (Schreiber et al. 2002), they represent a good target for other species like frigatebirds and red-footed boobies to indirectly detect availability of prey, a process called local enhancement, which may be widely used by seabirds (see, for example, Nevitt and Veit 1999). It appears, thus, that sooty terns could be considered as a catalyst species of the feeding events, as previously demonstrated in tropical waters for other species (Mills 1998; Jaquemet et al. 2004), and already suspected for the sooty tern (Schreiber et al. 2002). Frigatebirds, which were frequently observed in sooty-tern feeding flocks in all water types, seem to be adapted to take advantage of the numerous

sooty terns to detect feeding opportunities, but also of red-footed boobies flocks. It may even be foreseen that frigatebirds, which forage at high altitude (Weimerskirch et al. 2004), not only search for prey patches but also for feeding flocks, as suggested for albatrosses from the Southern Ocean that search for penguins (Nevitt and Veit 1999). Red-footed boobies, which are limited in their foraging range, are less dependent on sooty terns but can occasionally also take advantage of their presence to detect feeding opportunities. Finally, the higher number of frigatebirds in red-footed booby feeding flocks compared to sooty terns, suggests that individuals take more advantage of association with the former species. These results may be explained by the fact that boobies prey on larger prey than sooty terns (M. Le Corre and S. Jaquemet, unpublished data), which would be energetically advantageous.

In conclusion, our results demonstrate that the winter-breeding seabird community of Europa Island tends to forage in areas of enhanced productivity to increase its encounter rate with schools of surface marine predators. Although in austral winter, productivity of the waters is the highest for the area, constraints due to foraging from a central location lead to low feeding opportunities. To compensate for this situation, the numerous sooty terns forage over large oceanic areas all around their colonies in a network to increase feeding opportunities. Red-footed boobies, which are limited in their foraging range, tend to forage in more productive waters, where competition may be higher, as already observed in the Pacific (Ballance et al. 1997). Frigatebirds, finally, seem to be the most opportunistic species since they feed in association with any seabird species and any marine predators in all water types, although they favour the presence of feeding flocks of boobies. Future studies will help to increase our knowledge of the at-sea ecology of tropical seabirds and, particularly, favoured habitats and the importance of local enhancement on the feeding efficiency of these species.

**Acknowledgements** We are indebted to the Préfet de la Réunion for authorisation to conduct research in the Exclusive Economic Zone of Europa Island. The research cruise was possible with the financial and logistical support of the IRD (UR THETIS). S.J. benefited from a PhD grant from the French government. We thank the captain and crew of the longliner “Cap Morgane” for their help at sea and their good humour during the whole cruise, and D. Hyrenbach for extracting the chlorophyll data.

---

## References

Ashmole NP (1971) Seabird ecology and the marine environment. In: Farner DS, King JR, Parkes KC (eds) *Avian biology*, vol 1. Academic, New York, pp 223–286

- Au DWK, Pitman RL (1986) Seabird interactions with dolphins and tuna in the Eastern Tropical Pacific. *Condor* 88:304–317
- 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: Adams NJ, Slotow RH (eds) 22 Int Ornithol Congr. Birdlife South-Africa, Johannesburg, pp 2057–2071
- Ballance LT, Pitman RL, Reilly SB (1997) Seabird community structure along a productivity gradient: importance of competition and energetic constraint. *Ecology* 78:1502–1518
- Flint EN (1991) Time and energy limits to the foraging radius of sooty terns *Sterna fuscata*. *Ibis* 133:43–46
- Flint EN, Nagy KA (1984) Flight energetics of free-living sooty terns. *Auk* 101:288–294
- Hoefler CJ (2000) Marine birds attraction to thermal fronts in the California current system. *Condor* 102:423–427
- Hoffman W, Heinemann D, Wiens JA (1981) The ecology of seabird feeding flocks in Alaska. *Auk* 98:437–456
- Hooker SB, McClain CR (2000) The calibration and validation of SeaWiFS data. *Prog Oceanogr* 45:427–465
- Hunt GLJ (1990) The pelagic distribution of marine birds in a heterogeneous environment. *Polar Res* 8:43–54
- Hunt GLJ, Mehlum F, Russell RW, Irons D, Decker MB, Becker PH (1999) Physical processes, prey abundance, and foraging ecology of seabirds. In: Adams NJ, Slotow RH (eds) 22 Int Ornithol Congr. Birdlife South-Africa, Johannesburg, pp 2040–2056
- Hyrenbach KD, Fernandez P, Anderson DJ (2002) Oceanographic habitats of two sympatric North Pacific albatrosses during their breeding season. *Mar Ecol Prog Ser* 233:283–301
- Jaquemet S, Le Corre M, Weimerskirch H (2004) Seabird community structure in a coastal tropical environment: importance of natural factors and fish aggregating devices (FADs). *Mar Ecol Prog Ser* 268:281–292
- Kahru M, Mitchell BG (1999) Empirical chlorophyll algorithm and preliminary SeaWiFS validation for the California Current. *Int J Remote Sens* 20:3423–3429
- Le Corre M (2001) Breeding seasons of seabirds at Europa island (southern Mozambique Channel) in relation to seasonal changes in the marine environment. *J Zool Lond* 254:239–249
- Le Corre M, Jaquemet S (2005) Assessment of the seabird community of the Mozambique Channel and its potential use as indicator of tuna abundance, *Estuarine Coastal Shelf Sci* (in press)
- Le Corre M, Jouventin P (1997) Ecological significance and conservation priorities of Europa Island (western Indian Ocean) with special references to seabirds. *Rev Ecol Terre Vie* 52:205–220
- Longhurst AR, Pauly D (1987) Ecology of tropical ocean. Academic, San Diego, Calif
- Mills KL (1998) Multispecies seabird feeding flocks in the Galapagos Islands. *Condor* 100:277–285
- Nevitt GA, Veit RR (1999) Mechanisms of prey-patch detection by foraging seabirds. In: Adams NJ, Slotow RH (eds) 22 Int Ornithol Congr. Birdlife South-Africa, Johannesburg, pp 2072–2082
- Piontkovski SA, Williams R (1995) Multiscale variability of tropical ocean zooplankton biomass. *ICES J Mar Sci* 52:643–656
- Pitman RL, Ballance LT (1992) Parkinson's petrel distribution and foraging ecology in the eastern Pacific: aspects of an exclusive feeding relationship with dolphins. *Condor* 94:825–835
- Pocklington R (1979) An oceanographic interpretation of seabird distributions in the Indian Ocean. *Mar Biol* 51:9–21
- Quartly GD, Srokosz MA (2004) Eddies in the southern Mozambique Channel. *Deep Sea Res II* 51:69–83
- Ricklefs RE (1983) Some considerations on the reproductive energetics of pelagic seabirds. *Stud Avian Biol* 8:84–94
- Saetre R, Jorge da Silva A (1984) The circulation of the Mozambique Channel. *Deep Sea Res A* 31:485–508
- Schneider DC (1990) Seabirds and fronts: a brief overview. *Polar Res* 8:17–21
- Schreiber EA, Feare CJ, Harrington BA, Murray BG, Robertson WBJ, Robertson MJ, Woolfenden GE (2002) Sooty tern (*Sterna fuscata*). In: Poole A, Gill F (eds) The birds of North America. Cornell Laboratory of Ornithology and The Academy of Natural Sciences, Washington DC, pp 1–31

- Spear LB, Ballance LT, Ainley DG (2001) Response of seabirds to thermal boundaries in the tropical Pacific: the thermocline versus the Equatorial Front. *Mar Ecol Prog Ser* 219:275–289
- Stequert B, Marsac F (1986) La pêche de surface des thonidés tropicaux dans l’océan Indien. FAO, Rome
- Tasker ML, Hope-Jones P, Dixon T, Blake BF (1984) Counting seabirds at sea from ships: a review of methods employed and a suggestion for a standardized approach. *Auk* 101:567–577
- Weimerskirch H, Chastel O, Barbraud C, Tostain O (2003) Frigatebirds ride high on thermals. *Nature* 421:333–334
- 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, Jaquemet S, Marsac F (2005) Foraging strategy of tropical seabird, the red-footed booby, in a dynamic environment. *Mar Ecol Prog Ser* (in press)
- Wittenberger JF, Hunt GL (1985) The adaptative significance of coloniality in birds. *Avian Biol* 8:1–78

**Table 1** At-sea observations of seabirds and population size for Europa breeders **in bold** (SD standard deviation)

Species	Observations		Individuals		Occurrence %	Density±SD Indiv/km <sup>2</sup>	Breeding pairs <sup>a</sup>	Ratio indiv at sea/breeders
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%				
Sooty tern ( <i>Sterna fuscata</i> )	607	77.9	3696	86.7	83.2	4.7±13	760,000	0.002
Red-footed booby ( <i>Sula sula</i> )	70	9	626	10	13.6	0.8±11.8	3,000	0.104
Frigatebird species ( <i>Fregata</i> sp.)	41	5.3	72	1.6	10.9	0.09±0.4	2,300	0.016
White-tailed tropicbird ( <i>Phaethon lepturus</i> )	7	0.9	8	1	0.2	0.01±0.4	1,000	0.004
Audubon's shearwater ( <i>Puffinus lherminieri</i> )	3	0.3	3	0.4	0.07	0.004±0.03	50	0.03
Soft-plumage petrel ( <i>Pterodroma mollis</i> )	22	2.8	36	3.1	0.8	0.04±0.6	-	
Cape petrel ( <i>Daption capense</i> )	15	1.9	17	2.1	0.4	0.02±0.2	-	
Flesh-footed Shearwater ( <i>Puffinus carneipes</i> )	3	0.4	3	0.4	0.07	0.004±0.03	-	
Swinhoe's storm-petrel ( <i>Oceanodroma monorhis</i> )	8	1	8	1.1	0.2	0.01±0.06	-	
White-bellied storm-petrel ( <i>Fregata grallaria</i> )	3	0.4	3	0.4	0.07	0.004±0.03	-	

<sup>a</sup>Le Corre and Jaquemet (2005)

**Table 2** Results of the generalised linear model testing the influence of oceanic factors on the distribution and abundance of the three main winter-breeding species of Europa Island (*df* degree of freedom, \* interaction terms). See Table 1 for scientific names of the species. **Bold** denotes significant results

	Sooty terns			Red-footed boobies			Frigatebird spp.		
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Chlorophyll	1	0.04	0.827	1	0.29	0.589	1	0.16	0.685
SST	1	1.00	0.317	<b>1</b>	<b>7.57</b>	<b>0.006</b>	<b>1</b>	<b>8.84</b>	<b>0.003</b>
SSHa	1	1.43	0.232	1	1.49	0.222	1	1.73	0.189
Thermocline	1	1.69	0.194	<b>1</b>	<b>10.16</b>	<b>0.001</b>	<b>1</b>	<b>10.95</b>	<b>0.001</b>
Chlorophyll*SST	1	0.09	0.766	1	0.28	0.594	1	0.22	0.637
Chlorophyll*SSHa	1	2.97	0.086	1	0.87	0.350	1	1.55	0.213
Chlorophyll*Thermocline	1	0.52	0.471	1	0.003	0.952	1	0.18	0.667
SST*SSHa	1	1.27	0.259	1	1.93	0.165	1	2.28	0.131
SST*Thermocline	1	1.62	0.203	<b>1</b>	<b>10.26</b>	<b>0.001</b>	<b>1</b>	<b>10.93</b>	<b>0.001</b>
SSHa*Thermocline	1	0.01	0.972	1	1.27	0.261	1	1.39	0.239

**Table 3** Results of the ANOVA testing the influence of the association with marine predators (tunas and mammals) or another seabird species on the abundance of a particular one (RFB red-footed booby, FREG frigatebirds, ST sooty tern). **Bold** denotes significant results

	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Sooty tern			
Ass. marine predators	<b>2</b>	<b>41.649</b>	<b>&lt;0.001</b>
<b>RFB</b>	<b>1</b>	<b>5.693</b>	<b>0.018</b>
<b>FREG</b>	<b>1</b>	<b>34.503</b>	<b>&lt;0.001</b>
Red-footed booby			
Ass. marine predators	2	0.403	0.669
ST	1	1.138	0.287
<b>FREG</b>	<b>1</b>	<b>10.618</b>	<b>0.001</b>
Frigatebird			
Ass. marine predators	2	1.588	0.206
ST	1	2.406	0.122
<b>RFB</b>	<b>1</b>	<b>38.424</b>	<b>&lt;0.001</b>



## **ANNEXE 5**

# **Foraging strategy of a top predator in tropical waters: great frigatebirds in the Mozambique Channel**

Weimerskirch H., Le Corre M., **Jaquemet S.**, Potier M. & Marsac F. (2004)

Marine Ecology Progress Series, 275:297-308

# Foraging strategy of a top predator in tropical waters: great frigatebirds in the Mozambique Channel

Henri Weimerskirch<sup>1,3,\*</sup>, Matthieu Le Corre<sup>2</sup>, Sébastien Jaquemet<sup>2</sup>, Michel Potier<sup>1</sup>, Francis Marsac<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institut de Recherche pour le Développement, Centre de la Réunion, UR 109 Thetis, BP 172, 97492 Sainte Clotilde, Ile de la Réunion, France

<sup>2</sup>Laboratoire d'Ecologie Marine, Université de la Réunion, 15 avenue René Cassin, BP 7151, 97715 Saint Denis, Ile de la Réunion, France

<sup>3</sup>Present address: Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Centre national de la Recherche Scientifique, 79360 Villiers en Bois, France

**ABSTRACT:** Although oceanic tropical waters occupy almost 50% of the total area of pelagic oceans, knowledge of the foraging ecology of top predators in these low productivity waters is limited. This is particularly the case for tropical seabirds that are believed to rely on scarce and unpredictable resources and have developed specific foraging strategies to exploit these resources. Frigatebirds are tropical seabirds that rely on subsurface predators such as tuna or cetaceans to feed. We studied the foraging strategy at sea of great frigatebirds breeding on Europa Island in the Mozambique Channel using satellite transmitters and altimeters. When foraging, birds moved at slow speeds (average 16.4 km h<sup>-1</sup>) and stayed at an average altitude of 180 m, continuously climbing and descending. During climbs, they reached high altitudes (maximum 2867 m) and during descent rarely came close to the surface to feed. Birds came to the surface on average 6.2 times d<sup>-1</sup>. Feeding opportunities occurred only during the day, peaking early in the morning and late in the afternoon. Frigatebirds foraged over extensive distances, up to 612 km from the island, usually during the incubation or post-breeding periods, concentrating their effort in the western oceanic waters of the channel where overall productivity, although low, was still higher than in the eastern part of the channel. The higher productivity in the western waters is due to the presence of a persistent field of mesoscale anticyclonic gyres. Birds tended to avoid the centre of cold eddies and remained at the edge of eddies. When brooding chicks, birds foraged closer to the island, at an average distance of 94 km, mainly in the northwest of the island, in the vicinity of shallow waters of the Bassas da India Bank. During both long and short trips, birds did not return to the same area. Diet was composed essentially of flying-fish and Ommastrephid squids. The results of the study indicate that the strategy of frigatebirds is based on wide ranging foraging directed toward scarce prey patches that are encountered irregularly, and are not predictable in exact location at a coarse scale. At a mesoscale level, birds appear to favour large areas with slightly enhanced productivity such as a zone of strong eddies. Since they feed in close association with subsurface predators, mainly tuna in our area, it can be predicted that large predators such as seabirds or tuna are spread over extensive areas and have an unpredictable localisation at a coarse scale, but have some specific preferences on a regional scale.

**KEY WORDS:** Europa Island · Satellite transmitters · Altimeters · Flying-fish · Ommastrephid squids · Tunas

—Resale or republication not permitted without written consent of the publisher—

## INTRODUCTION

Tropical oceanic waters are among the least productive of marine habitats, and the low phytoplankton production affects total biomass at higher trophic levels.

As a consequence, it is generally assumed that in oceanic tropical 'blue waters' resources for marine top predators like tuna or seabirds are low in abundance and have an unpredictable and patchy distribution (Ashmole 1971, Ainley & Boekelheide 1983, Bertrand

et al. 2002). These features likely account for the evolution of proficient locomotion in these predators which allows them to travel over vast oceanic areas, searching for patchy resources. For example, tuna are highly migratory, powerful swimmers that range over entire tropical basin waters and have numerous physiological adaptations that facilitate this strategy (Block & Stevens 2001). Similarly, tropical seabirds are more proficient flyers than temperate or polar species (Ballance & Pitman 1999). Hypotheses about the patchiness and unpredictability of tropical marine resources have rarely been tested (Haney 1987, Ribic & Ainley 1997), mainly because of the difficulty of studying marine organisms in the open ocean, yet they are of particular importance, not only for fisheries management strategies, but also in order to gain a better understanding of the functioning of tropical marine ecosystems.

Seabirds feed at a range of trophic levels on planktonic and nektonic prey and are unique among marine animals in that, although they are wholly dependent upon the ocean to feed, they live at or above the surface. They can be easily studied because of this and especially because they breed on land, where they can be handled easily. Thus, they provide unique vectors to test hypotheses about the structure and heterogeneity of the open ocean that otherwise would be impossible to test (Ballance et al. 1997) and are therefore particularly instructive as biological indicators of ecosystem state (Furness & Greenwood 1993). The foraging ecology of tropical seabirds has been studied at various places of the world during oceanic cruises (e. g. Bailey 1968, Pocklington 1979, Ballance et al. 1997, Spear et al. 2001). Surprisingly, whereas there is abundant literature on the foraging ecology of seabirds in polar and temperate areas based on newly developed telemetry systems, no such research on the individual foraging strategies of tropical seabirds has been carried out aside from a few preliminary studies (Ballance 1995, Weimerskirch et al. 2003). One characteristic of the foraging strategy of tropical seabirds is to feed primarily in multi-species flocks in association with subsurface predators, especially tuna but also other large fishes or dolphins (Au & Pitman 1986), that bring prey close to the surface in the open ocean (Ballance & Pitman 1999) and in coastal environments (Jaquemet et al. 2004). Thus, the study of the foraging behaviour of tropical seabirds allows us to test hypotheses not only about the distribution and foraging ecology of seabirds, but also on the distribution of large predatory fishes like tuna.

The constraints imposed by the low productivity of tropical oceanic environments suggest that tropical seabirds may adopt appropriate foraging strategies, together with energy efficient flight (Ainley & Boekel-

heide 1983, Flint & Nagy 1984), and that low productivity might also select for specific life history traits such as low fecundity but high adult survival (Weimerskirch 2001). Frigatebirds are probably extreme examples of this evolution. They are strictly tropical, large, long-lived, pelagic seabirds with extremely efficient flight, in part because they use thermals to soar before gliding over long distances. They spend their foraging time at high altitudes to locate patches of prey, and only come close to the surface to feed (Weimerskirch et al. 2003). Like many tropical seabirds they rely to a large extent on association with subsurface predators, even more than other seabirds because they are unable to dive or rest on the water surface, and are thus specialised in snatching prey just at, or above, the sea surface (Ashmole 1971) and possibly scavenging on injured or disoriented prey of marine predator schools. Although they are well known for their habit of kleptoparasitising other seabirds, this technique represents only a minor proportion of their food source (Vickery & Brooke 1994, Le Corre & Jouventin 1997a).

The purpose of this work is to provide the first comprehensive study on the foraging strategies of a tropical seabird and to test some hypotheses about the effects of low predictability and patchiness of marine resources on a top predator. Specifically, we document the foraging ecology of great frigatebirds (*Fregata minor*) and test 2 predictions: (1) If the location of prey is patchy and unpredictable, a marine predator at the individual level will not move directionally toward a specific area and will not return consistently to the same foraging sector from one trip to the next, as do many seabirds in temperate or polar areas. (2) At the population level, birds will disperse over large areas to forage rather than clustering in specific sectors where food is concentrated by predictable oceanographic factors.

## MATERIALS AND METHODS

The study was carried out on Europa Island (22.3° S, 40.3° E), in the Mozambique Channel (Fig. 1) between 18 August and 30 September 2003. At this time, all stages of breeding can be observed in great frigatebirds, from egg-laying to rearing of large chicks. The population of great frigatebirds on Europa is in the region of 700 to 1100 pairs, with the large colony made up of several subcolonies (numbering 2–3 to 30–50 nests) located in the central part of the island in a dry forest of *Euphorbia stenoclada* (Le Corre & Jouventin 1997b). The study colonies were monitored daily in the afternoon from under forest cover at distances of 30 to 50 m taking into account the presence of adults on the nest. The location of each subcolony was determined with a GPS (Global Positioning System), and each nest within a subcolony

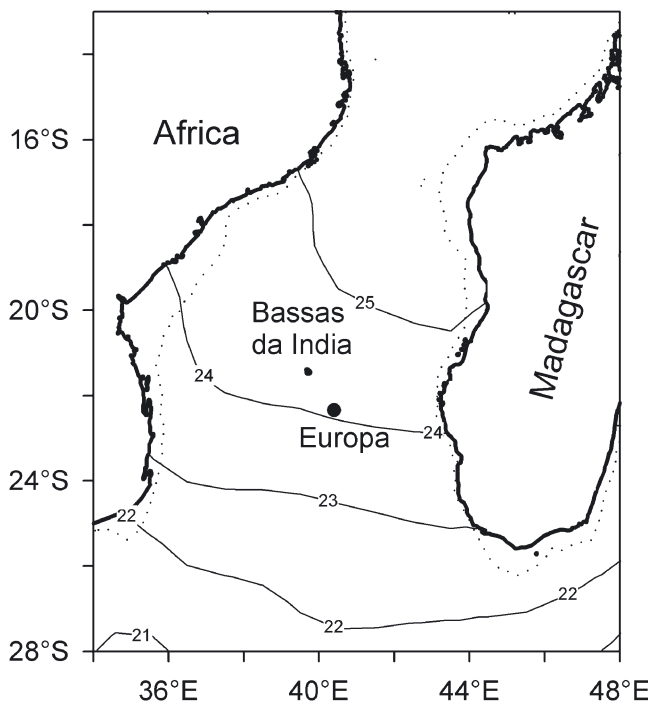


Fig. 1. The Mozambique Channel showing the  $-200$  m depth contour (dotted line) separating neritic shelf areas from oceanic waters, and the sea-surface temperature isotherms ( $^{\circ}\text{C}$ ) in September 2003

was plotted. Males and females were distinguished using plumage characteristics; males have completely black plumage and a black bill, while females have dark plumage with a white belly, bluish beak and pink eye ring. To avoid desertion or pirating of nest material by non-breeders, since frigatebird colonies are very sensitive to disturbance, birds were handled only at night: they were captured after being blinded with a powerful spotlight. We only captured birds that were incubating or brooding. Birds were rapidly captured by hand, fitted with either transmitters or altimeters, before being returned to their nests. Birds always subsequently resumed their breeding duties. Neither the bird handling technique employed, or the attachment of equipment resulted in nest desertion by targeted birds. However breeding success in frigatebirds is naturally low (Diamond 1975, H. Weimerskirch pers. obs.), so rate of nest desertion is high. Five birds that we handled stopped breeding between 5 and 25 d after being handled, because either they or their partners deserted. This allowed us to study successive foraging trips of breeding birds followed by trips made by the same bird as a failed breeder, i.e. no longer constrained by breeding activities.

The stomach contents of 34 birds were obtained by collecting the spontaneous regurgitation of 14 adult birds captured at night, 8 roosting immatures and 12 chicks after they had been fed by an adult. Food items

were identified using keys by Smith & Heemstra (1986) for fish, Clarke (1986) and Nesis (1987) for squids and our own reference collections.

To study the movements of frigatebirds, we fitted 9 birds (2 males and 7 females) with PTT 100 satellite transmitters (Microwave telemetry) weighing 18 g (2 transmitters) and 30 g (7), i.e. 1.2 to 3% of the mass of adults during 2 to 17 successive foraging trips (50 foraging trips in total). To study vertical movements of birds we used Suunto X6 altimeters (32g) (Suunto Oy) which recorded altitude every min of complete foraging trips. Altimeter data were corrected for shifts in atmospheric pressure using recordings from a fixed altimeter in the colony. This allowed us to measure activity patterns of frigatebirds, and particularly the time spent close to the sea-surface. The transmitters and altimeters were taped on the back or tail feathers of targeted birds using Tesa<sup>®</sup> tape.

Foraging trips were separated into 'long trips' which included all those flown during the incubation period and the trips longer than 72 h made by post-breeders. Short trips included all those performed by birds brooding chicks and the trips shorter than 72 h made by post-breeders (see Fig. 2). Post-breeding trips were of similar duration to those carried out before breeding failure, i.e. short trips after brooding, and longer trips after failure during incubation, explaining the bimodal distribution of trips for post-breeders (see Fig. 2). Foraging trips consisted of 2 parts: an outward part which lasted to the point of maximum range from the colony and a return part back to the colony. Because individuals were tracked for several successive trips, to avoid pseudoreplication problems we analysed data on the trip characteristics using mixed-model ANOVAs. Speed, range or distance covered were the dependant variables, trip segment (return versus outward trip) and time (day versus night) as fixed factors and individual was considered as a random factor.

The locations obtained by the Argos system were filtered following Weimerskirch et al. (1993), allowing for a maximum flight speed of  $65 \text{ km h}^{-1}$  for frigatebirds (Weimerskirch et al. 2003). Satellite telemetry data provided the location of animals but did not indicate whether birds were moving between colonies and foraging grounds, or foraging. Flight speed can be used as an indicator of foraging activity (Veit 1999, Hyrenbach et al. 2002). We used the same rationale as that used for Procellariiformes (a reduction of flight speed indicates foraging) and modified it for frigatebirds. Frigatebirds continuously climb and descend but tend to remain at high altitude, using their vertical movements to gain altitude by soaring, and then executing long glides to perform horizontal movements (Weimerskirch et al. 2003). To feed they come close to the sea surface. The movement to the

surface precludes a long glide for commuting, and consequently reduces overall flight speed. We thus used periods with reduced flight speed as an indicator of foraging activity. We define a foraging patch as the area where flight speed between at least 3 successive Argos locations was lower than  $10 \text{ km h}^{-1}$ . Very short time intervals between locations can produce erroneous estimates of speed because of the relative inaccuracy of the locations; therefore, we used only pairs of locations at sea separated by more than 30 min.

To quantify foraging areas of frigatebirds we used kernel estimation techniques to delineate foraging ranges and core habitat areas used by frigatebirds fitted with satellite transmitters during the short trips and long trips. We used the fixed kernel method (Worton 1995) and the least square algorithm (Seaman & Powell 1996). We estimated contour levels including 10 to 90% of the locations (Wood et al. 2000, Hyrenbach et al. 2002). To characterise the habitat used by frigatebirds, we used bathymetry, sea surface chlorophyll concentration and sea level anomalies. Sea surface chlorophyll concentrations were derived from the SeaWiFS Local Area Coverage (LAC) ocean color data, acquired and processed at the IRD-SEAS tracking station in La Réunion (under agreement with NASA). Individual swaths of satellite passes were assembled to cover the whole Mozambique Channel and transit averages were performed on a 7 d period to reduce the proportion of cloudy pixels. The original spatial resolution (1 km) was enlarged to 2 km. Concentrations were log-transformed because of the non-normal distribution of the values. Sea surface height (SSH) anomalies and geostrophic current strength were obtained from the AVISO database of the CLS Physical Oceanography Division ([www.aviso.oceanobs.com/](http://www.aviso.oceanobs.com/)). To examine whether birds selected some areas with enhanced productivity or specific SSH, we estimated (by satellite telemetry, see Results) the distribution of chlorophyll concentration (for every  $2 \text{ km}^2$  of the maximum foraging range of the Europa birds) and of SSH (for every  $10 \text{ km}^2$  of the maximum foraging range of the Europa birds) available to birds from Europa. We compared this distribution of available productivities and SSH to that of waters over which birds travelled (crossed) and foraged.

For each foraging trip we estimated a destination bearing as the bearing between the colony and the first foraging patch (or the most distant point of a trip when no foraging patch was detected). To measure how consistent birds were in returning to their previous destination we measured the difference in bearing between trips.

Statistical analyses were performed with STATISTICA 6.0. Average values are given  $\pm 1 \text{ SD}$ .

## RESULTS

Great frigatebirds foraged at sea for trips lasting between 3 and 12 d (average  $5.8 \pm 1.8$ ,  $n = 52$ ) when incubating, and 1 to 3 d (average  $1.1 \pm 0.7$ ,  $n = 21$ ) when brooding chicks. Post-breeding birds spent a more variable time at sea (average  $3.1 \pm 2.8$ , range 0.5 to 9,  $n = 27$ ) (Fig. 2). The duration of foraging trips of incubating birds fitted with PTTs and altimeters was not significantly different from that of non-equipped birds ( $6.5 \pm 2.6 \text{ d}$  and  $5.7 \pm 1.6 \text{ d}$  respectively, mixed-model ANOVA  $F_{1,23} = 1.66$ ,  $p = 0.216$ ). The comparison for brooding birds cannot be made because the duration of trips of non-equipped birds was not known, due to the shortness of the trips and daily monitoring of nests.

### Activity pattern

When foraging, great frigatebirds stayed at an average altitude of 180 meters, continuously climbing and descending (Fig. 3). During climbs they reached high altitudes (average maximum altitude  $1764 \pm 620 \text{ m}$ , range 864 to 2867 m). They came close to the surface ( $0 < \text{altitude} < 10 \text{ m}$ ) on average  $6.2 \pm 2.9 \text{ times d}^{-1}$  (range 0.5 to 8.5 times  $\text{d}^{-1}$ ) and spent on average 4.9 min close to the surface before returning to higher

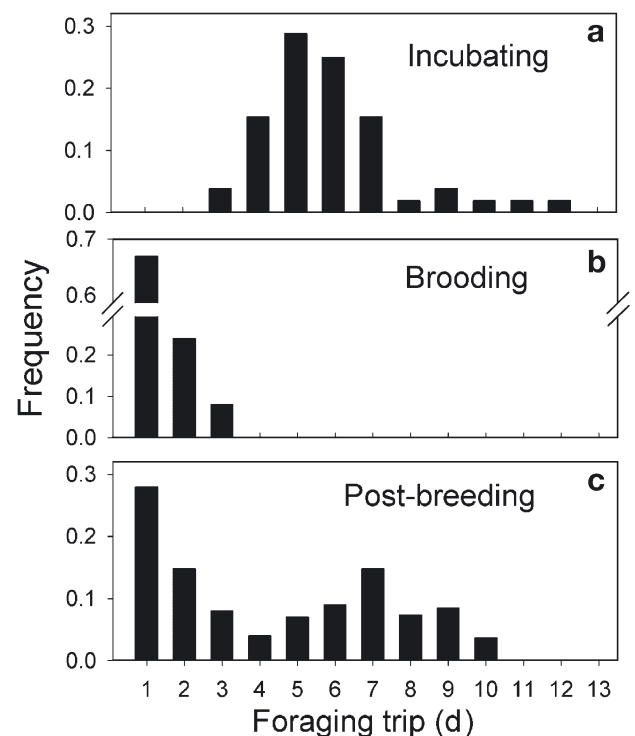


Fig. 2. *Fregata minor*. Duration frequency of foraging trips during (a) incubation ( $n = 52$  trips), (b) brooding ( $n = 21$ ) and (c) post-breeding ( $n = 27$ )

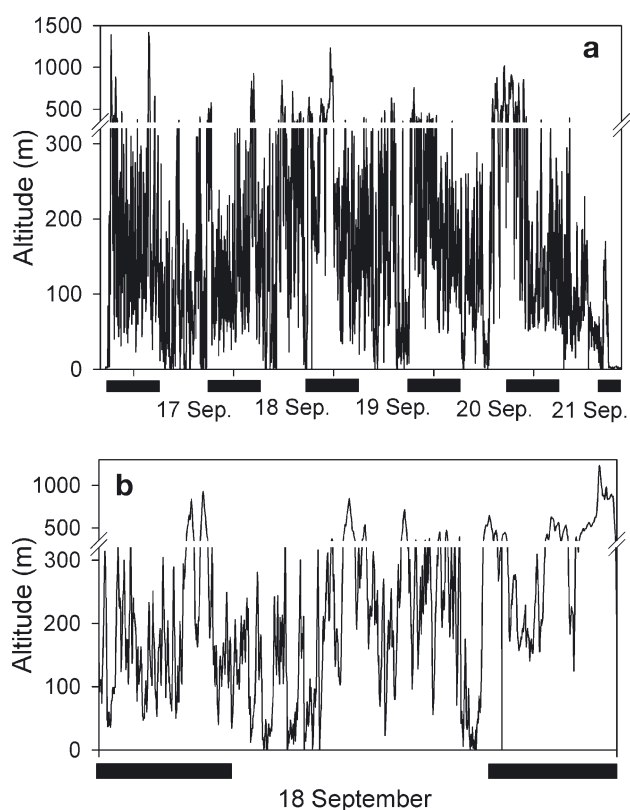


Fig. 3. *Fregata minor*. Changes in altitude of a female great frigatebird (a) during a 5 day foraging trip between 16 and 21 September 2003, and (b) on 18 September. Black boxes indicate night-time

altitudes (range 1 to 56 min). These feeding opportunities were highly clustered since 44% of the intervals between 2 successive feeding opportunities were shorter than 1 h, and 78% shorter than 4 h and occurred only during the daytime, with peaks early in the morning and late in the afternoon (Fig. 4) indicating that birds feed only during the daytime.

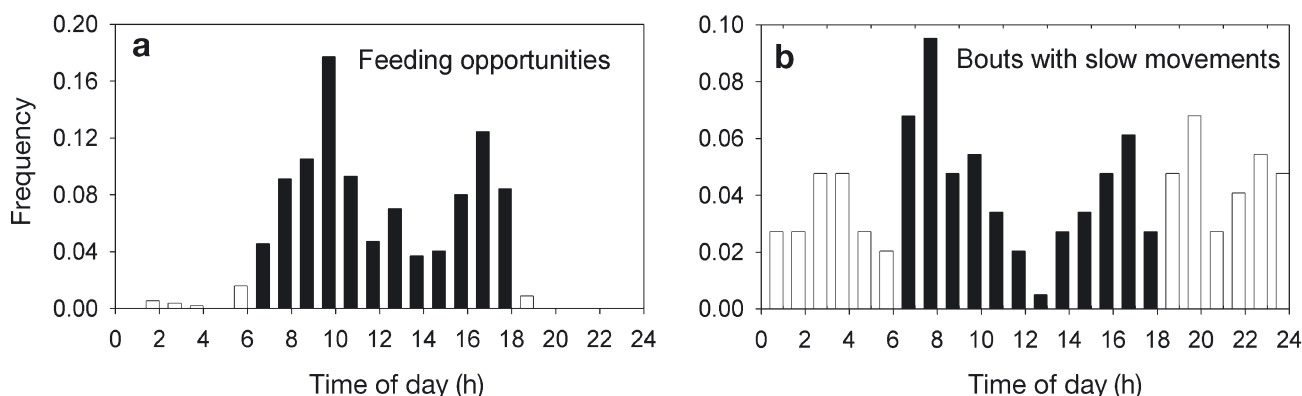


Fig. 4. *Fregata minor*. Frequency distribution of the timing of (a) feeding opportunities derived from altimetry measurements when birds were close to the surface (below 5 m), and (b) foraging bouts derived from satellite telemetry data when birds reduced their flight speed to under  $10 \text{ km h}^{-1}$

### Foraging movements

Foraging movements of frigatebirds consisted of long looping tracks during long trips, and parallel return trips during short trips (Fig. 5a,b respectively). The average flight speed as determined by satellite telemetry was  $16.4 \pm 4 \text{ km h}^{-1}$ . Flight speeds were higher during the daytime than at night ( $16.8$  versus  $14.5 \text{ km h}^{-1}$ ; Wilcoxon test for paired samples,  $Z = 2.3$ ,  $p = 0.019$ ), but were similar during the outward part of the trip compared to the return part of the trip ( $Z = 0.16$ ,  $p = 0.870$ ). Flight speeds were similar during short and long trips (mixed-model ANOVA  $F_{1,9} = 10.1$ ,  $p = 0.331$ ). During short trips the maximum range was  $94 \pm 32 \text{ km}$ , and the minimum distance covered  $234 \pm 74 \text{ km}$ , whereas during long trips maximum range and distance covered were  $299 \pm 167$  and  $1086 \pm 730 \text{ km}$  (maximum 617 and 3701 km respectively). Putative foraging bouts, i.e. periods when birds reduce flight speeds (see 'Materials and methods'), lasted on average  $3.8 \pm 1.5 \text{ h}$ , and therefore included several feeding opportunities (as also determined by altimetry that show that feeding opportunities are clustered in time, see above) which tended to be clustered within 1 to 3 h. Similarly, foraging bouts peaked in the morning and in the afternoon (night-time foraging bouts were not considered as foraging bouts since feeding opportunities occur only during the daytime), suggesting that our index of foraging effort through reduced flight speed is a good measure of foraging activity (Fig. 3b). During each trip birds encountered 0 to 16 distinct foraging patches (no clear patch was encountered during half of the short trips) with an average inter-patch distance of  $105 \pm 51 \text{ km}$  ( $n = 65$ , range 4 to 365 km). The distance between the colony and the first patch encountered was strongly related to the maximum range (maximum range =  $0.577 \times$  distance to first patch +  $36.9$ ,  $R^2 = 0.751$ ,  $p < 0.001$ ) indicating that when

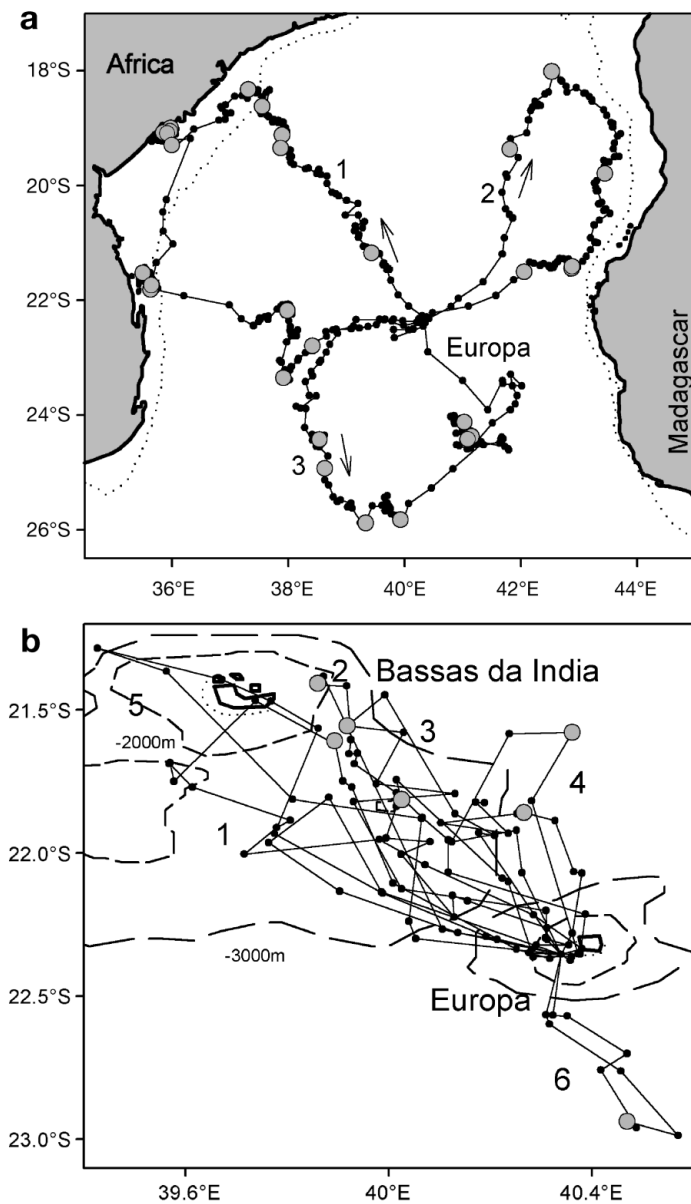


Fig. 5. *Fregata minor*. (a) Three successive long foraging trips (1 and 2 occurred during incubation and 3 was a post-breeding trip) by the same female (Arrows indicate flight direction) and (b) 6 successive short trips during brooding by another female. ●: satellite locations; ●: putative foraging patches

doing long foraging trips birds do not forage close from the colony on the outward part of the trip but head rapidly to distant waters.

Although they tended to favour some specific areas, such as the shallow waters around Bassas da India–Jaguar Sea Mount Bank, during successive short trips, as well as during successive long trips, individual birds never returned exactly to the same foraging area from one trip to the next (Fig. 5b). However, the angular deviation of the destination bearing from one trip to

the next was much higher for long trips than for short trips (25.5° versus 88.2°, mixed-model ANOVA  $F_{1,7} = 2.4$ ,  $p = 0.012$ ), indicating that during successive short trips birds tended to fly in the same direction (average bearing 310, north-north east) whereas the flight bearing changed from one long trip to the next.

**Foraging habitat**

The foraging zone of Europa birds ranged over the southern part of the Mozambique Channel, up to the coasts of Africa and Madagascar (Fig. 6a). During the brooding period and post-breeding short trips, the

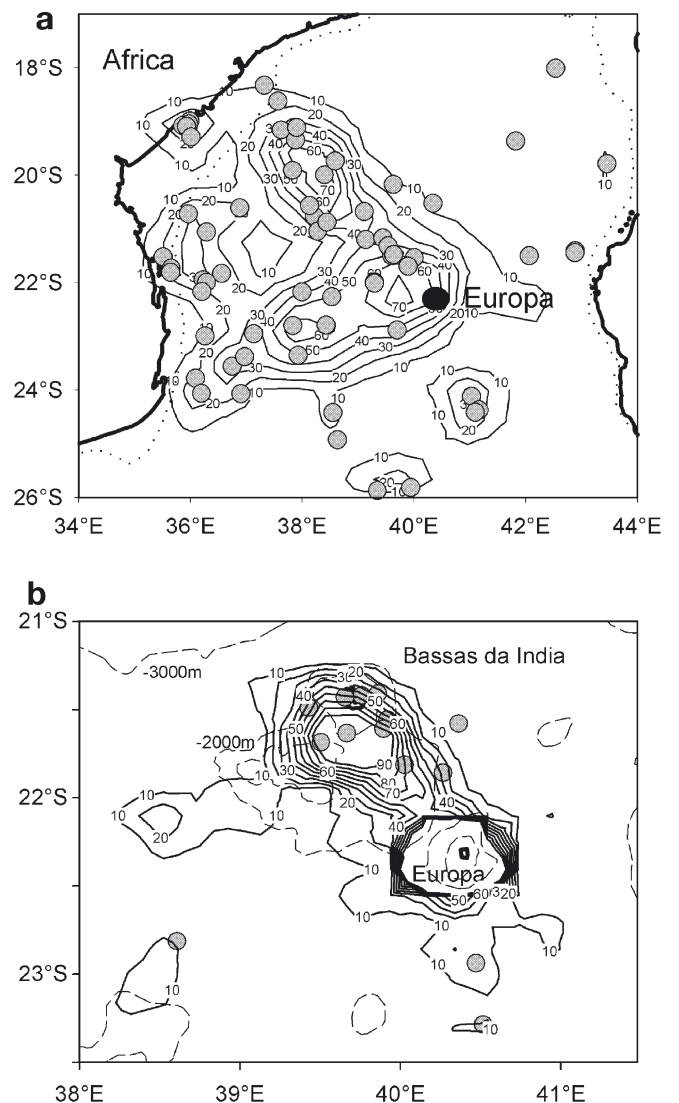
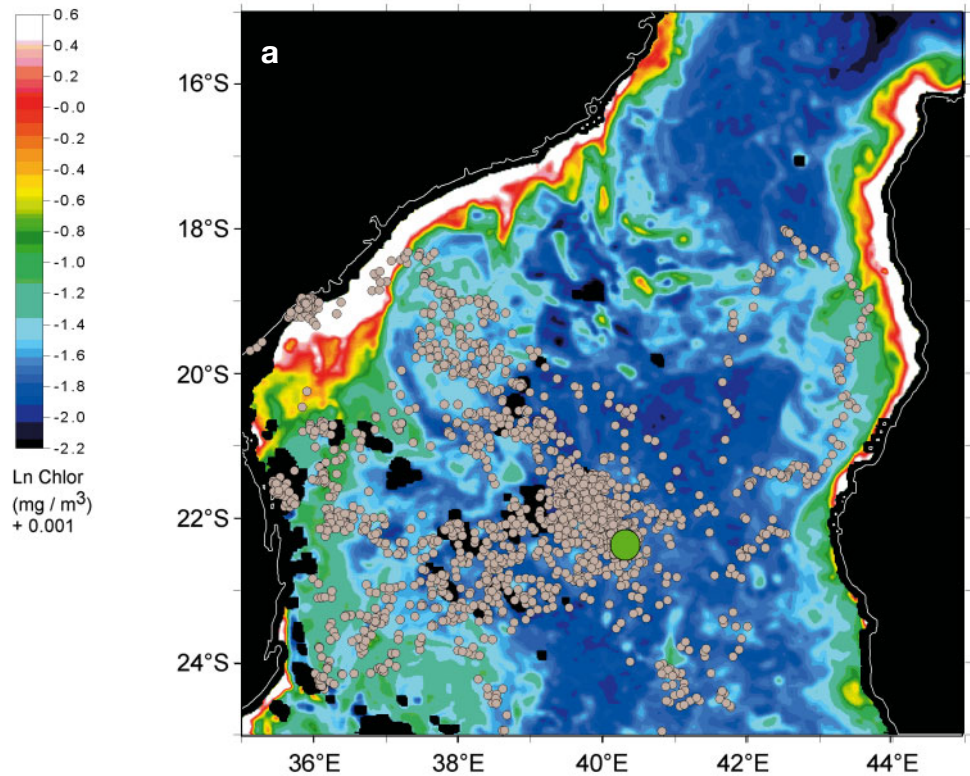


Fig. 6. Density contour plots from kernel estimates of the number of locations during (a) all long foraging trips in the Mozambique Channel and (b) short foraging trips in the vicinity of Europa. ●: location of putative foraging patches

Fig. 7. (a) Composite image of the Mozambique Channel showing maximum chlorophyll (chl) concentrations ( $\ln \text{chl} [\text{mg m}^{-3}] + 0.001$ ) derived from Sea WiFS between 5 and 28 September 2003. Large green dot is Europa Island. Grey dots represent bird locations during the study period. (b) Frequency distributions of  $\ln \text{chl}$  concentration present (upper panel) in the Mozambique Channel (same area as depicted in [a]), present in areas over which birds flew (middle panel) and present in areas where birds foraged (lower panel)



maximum foraging range was 151 km. Birds foraged mainly to the northwest of the island, with the core area being centred over the Bassas da India Bank and its southern surroundings (Fig. 6b). During long trips birds dispersed over deep waters located at the west of Europa, and coastal waters along the African coast of Mozambique at a maximum distance of 617 km (Fig. 6a).

Frigatebirds foraged mainly over oceanic waters of the Mozambique Channel (92% of the locations). The remaining locations were over neritic waters (depth <200 m) along east Africa. Apart from the coastal waters off Africa, the productivity in the Mozambique Channel is low ( $0.1$  to  $0.6 \text{ mg m}^{-3}$ ) but the western oceanic part where frigatebirds spent most of their time has a higher overall production than the eastern part (Fig. 7a). Considering the meridian  $39^\circ \text{E}$  as a separation between western and eastern parts, the median values of the chlorophyll concentration displayed in the composite image were  $0.236 \text{ mg m}^{-3}$  in the west and  $0.177 \text{ mg m}^{-3}$  in the east. However, in this area the productivity in the foraging patches was not different from that in the areas which birds only crossed (mixed-model ANOVA,  $F_{1,8} = 0.25$ ,  $p = 0.627$ , see also Fig. 7b).

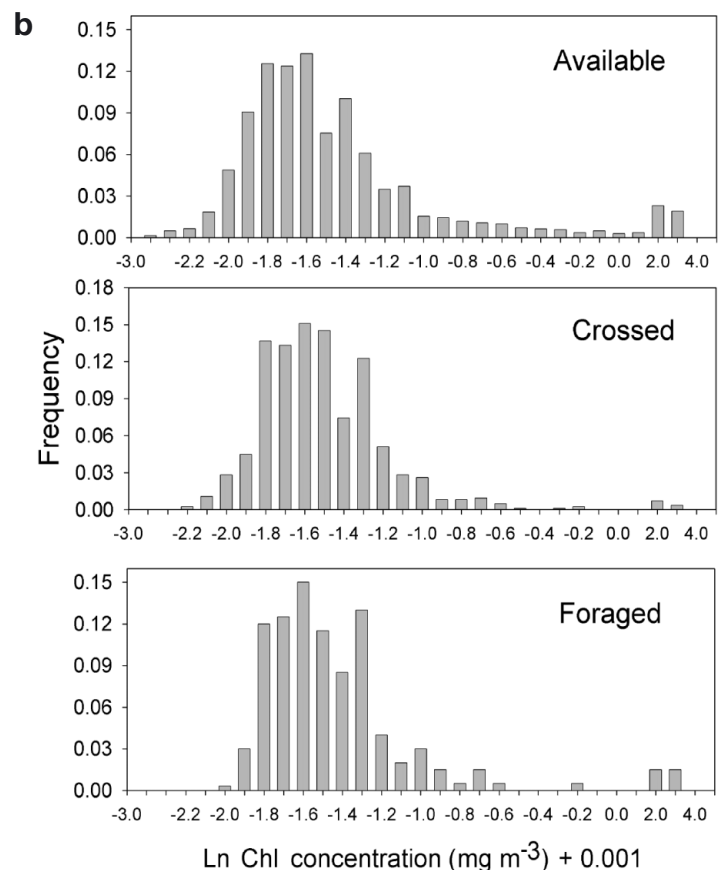
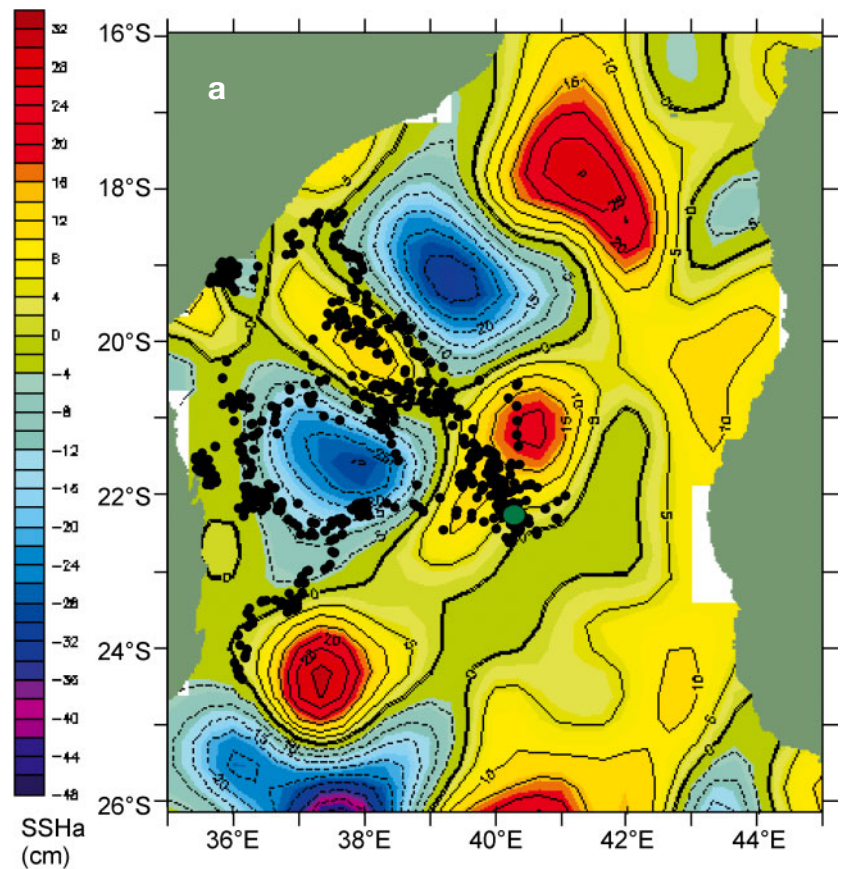




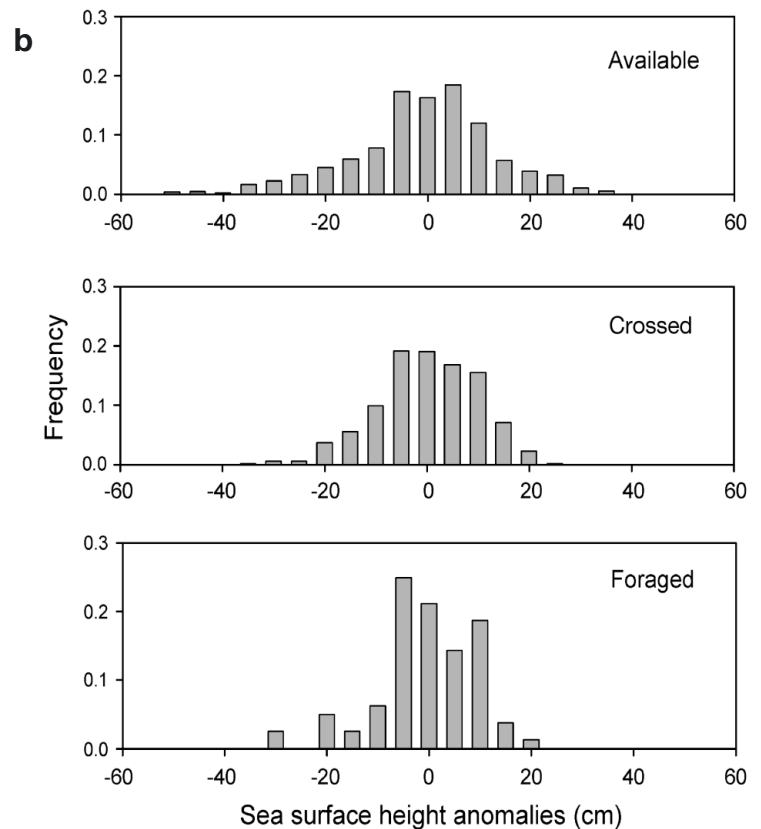
Fig. 8. (a) Sea surface height anomalies (SSHa) in the Mozambique Channel between 13 and 18 September 2003. Large green dot is Europa Island. Black dots represent locations of frigatebirds during this time. Positive SSHa associated with warm anticyclonic eddies are in red and negative SSHa associated with cold cyclonic eddies are in blue. (b) Frequency distributions of SSHa present (upper panel) in the Mozambique Channel (same area as in [a]), present in areas over which frigatebirds crossed (middle panel) and present in areas where they foraged (lower panel)



The western part of the Channel is a zone of strong eddies (Fig. 8a) that slowly move south. Birds tended to avoid the zones of strongest sea-level anomalies, especially negative anomalies (Fig. 8a,b) and remain at the edge of the warm and cold eddies, in the zone of probable higher geostrophic current strength. However, the geostrophic currents were not stronger in the foraging patches than those currents in the zones crossed by the birds (mixed-model ANOVA,  $F_{1,8} = 0.01$ ,  $p = 0.985$ ).

### Diet

The diet of great frigatebirds was composed mainly of fish (77% of the prey: 45% Exocoetidae, 6% Hemirhamphidae, 2% Coryphaenidae, 1% Scombridae, 1% Antennariidae, 1% Sternoptychidae and 21% unidentified), 19% squid (almost exclusively Ommastrephidae: *Sthenoteuthis oualaniensis*) and 4% crustacean, probably ectoparasites of fish (diet by number,  $n = 172$  prey items).



## DISCUSSION

### Foraging strategy of frigatebirds

Frigatebirds are well known for their pirating behaviour but it is generally recognized that this behaviour represents a minor source of energy for them (Vickery & Brooke 1994, Le Corre & Jouventin 1997a). Great frigatebirds are frequently observed foraging at the coast or inland at most places where they breed, including Europa Island, preying upon hatchling green turtles (Lagarde et al. 2001), or chicks of sooty terns (H. Weimerskirch pers. obs.), or pirating other seabirds (Le Corre et al. 1997b), but the importance of these feeding strategies in the total energy requirements of breeding birds has never been investigated. Our results on individual tracks of incubating and brooding birds show that these strategies are likely to be unimportant for breeding birds when compared with offshore foraging. All birds tracked headed straight to offshore habitats to forage and did not remain on the island or in its immediate vicinity. This suggests that coastal or inland foraging is less productive than offshore foraging and may only be performed by non-breeding birds with lesser energy requirements than breeding individuals.

Compared with any other seabird, frigatebirds have a very specific flight pattern based primarily on energy saving: they use thermals to gain altitude by soaring, and then glide to move horizontally (Weimerskirch et al. 2003, this study). The particular flying style of frigatebirds is made possible by particular morphological adaptations (lowest wing loading of all birds) which results in low horizontal speed, the lowest for any flying seabird species (Spear & Ainley 1997). Yet our study showed that, in contrast to magnificent frigatebirds (*Fregata magnificens*) that remain close to the breeding grounds (Weimerskirch et al. 2003), great frigatebirds are able to forage at great distances from their breeding grounds, similar to that of large seabirds like albatrosses which are able to move at much greater speeds (e.g. Weimerskirch 1998). This is made possible by the propensity of frigatebirds to move continuously during day and night, and to never completely stop moving either to forage, to rest or sleep on the water. Indeed, frigatebirds cannot land on the sea surface because of their permeable plumage, and thus have to fly continuously.

Frigatebirds appear to encounter feeding opportunities infrequently (on average every 105 km), suggesting that resources are scarcely distributed. When at a food patch, they come close to the surface several times, and feeding bouts last on average 3.8 h. The foraging strategy of frigatebirds is thus to cover large distances in search of food patches. To locate these feed-

ing opportunities, great frigatebirds fly at high altitudes. Several authors have pointed out the possible relationship between the low productivity of tropical waters and the flight proficiency of tropical seabirds (Ainley & Boekelheide 1983, Ballance et al. 1997). With decreasing prey availability or patchiness, selection should favour species with efficient searching techniques and/or low flight costs. Frigatebirds are probably extreme in this respect with their extremely low costs of foraging due to their specific flight patterns. Frigatebirds breeding in the Mozambique Channel are surrounded by oceanic waters relatively poor in resources, but their flight patterns allow them to cover extensive distances searching for ephemeral and dispersed prey patches probably made available by subsurface predators.

### Association with subsurface predators

During the study period, Great frigatebirds fed on epipelagic prey, mainly flying-fish and to a lesser extent flying-squids (Ommastrephidae). Because frigatebirds can only take prey while in flight at the surface or above the surface, and are unable to sit on the water, or dive, these prey must be available at the sea surface. In the Pacific Ocean (Ashmole & Ashmole 1967, Harrison et al. 1983, Au & Pitman 1986), and also in the Mozambique Channel (unpubl data), feeding frigatebirds are generally observed in multispecific flocks (with terns and boobies), associated with subsurface predators that drive their prey to the surface, such as surface feeding tuna and dolphins. Ommastrephid squids and flying-fish are often preyed upon by skipjack or yellowfin tuna (Thomas & Kumaran 1962, Kornilova 1980, Roger 1994, Potier et al. 2002). Feeding opportunities occur mainly during the daytime as indicated by the lack of surface flying by frigatebirds at night, with feeding peaks in the morning, and in the evening. Similarly, the feeding activity of skipjack tuna, the major tuna species with which seabirds associate and one of only 2 species of tuna (the other species is the yellowfin tuna) which exhibits a strong tendency to school in surface waters, takes place in the early morning and late afternoon (Froese & Pauly 2003). Although data on tuna foraging behaviour are few, these results reinforce the probability of a close association between frigatebirds and tunas and suggest that the location of foraging bouts of frigatebirds could therefore be a good indicator of the presence of subsurface predators, especially tuna species feeding close to the surface. Similarly, in the eastern tropical Pacific, tuna fishers call frigatebirds tuna birds because of their close association (L. Ballance pers. comm.).

### Predictability of feeding opportunities

To examine whether the location of subsurface predators is predictable and related to specific oceanographic features, it is necessary to separate long foraging trips from short trips. During the long foraging trips birds are not time constrained and are able to disperse extensively away from the central breeding place. Thus they should potentially be able to select specific oceanographic features where prey are abundant and their location predictable. Our results show that during long trips frigatebirds do not return to the same oceanographic sector from one trip to the next as many temperate and polar predators do. Foraging patches are scattered over the entire western Mozambique Channel (Fig. 6a). These results suggest that the location of foraging patches is probably not predictable, at least at a coarse scale. At a larger mesoscale, some patterns emerge. Birds do not forage equally in all directions from Europa but rather most foraging takes place in the western part of the Mozambique Channel where overall chlorophyll concentrations, although low (on average  $0.24 \text{ mg m}^{-3}$ ) are still higher than in the eastern part of the Channel. This east-west delineation may be due to a persistent field of mesoscale anticyclonic gyres, composed of 3 major eddies located from  $16^\circ \text{S}$  to  $25^\circ \text{S}$  moving very slowly southward (Schouten et al. 2003). Associated with these eddies are cyclonic vortices in the westernmost part of the Channel, that can enhance productivity (Zubkov & Quartly 2003). In addition to this eddy system, the coastal waters off Africa, especially the Sofala Bank, have very high productivity through the year due to the extent of the continental shelf and enrichment by large incoming rivers. Some individual frigatebirds visited this area from Europa, but most of the birds remained in unproductive oceanic waters and did not actively forage in waters more productive than those encountered while commuting. In these oceanic waters, the dynamics of the eddies system probably makes the precise location of zones of enhanced productivity and especially of feeding subsurface predators more unpredictable. However birds tended to avoid the centres of the cyclonic eddies (negative anomalies) where production is likely to be lower than at the edge or centre of anti-cyclonic warm mesoscale eddies (McGillicuddy et al. 1998, Lima et al. 2002). This preference for the edge of mesoscale eddies was also found in another seabird, the grey-headed albatrosses (Nel et al. 2001). Thus, during long foraging trips frigatebirds select large areas where overall productivity may be enhanced, but probably search more randomly at a coarse scale for dispersed prey patches whose precise location is not predictable.

During short trips when brooding, birds are time and energy constrained: they have to bring food frequently to their chick and thus have a restricted range of 150 km around the breeding island. During this time the foraging zone and foraging patches are concentrated in a specific sector to the northwest of Europa, corresponding to the Bassas da India–Jaguar Sea Mount where other top predators such as cetaceans, tuna and boobies concentrate (S. Jaquemet unpubl. data), perhaps as a zone of upwelling with increased enrichment. This area may be a zone of increased prey availability. Interestingly, this sector was not foraged by frigatebirds departing for long foraging trips, suggesting that the foraging yield there is lower than that of more distant waters, either as a result of strong interspecific competition close to the island or because this area is overall less productive than more distant waters in the west of the Mozambique Channel.

### Conclusions

The foraging strategy of this tropical species differs markedly from those described in temperate or polar regions. In these colder waters, birds foraging close to the colonies generally tend to concentrate around predictable features, such as those related to bathymetry or tidal forcing, at a small scale, or larger scale features such as fronts (see review in Hunt et al. 1999). Even the most pelagic species such as albatrosses, which share with frigatebirds some remarkable convergences, notably their energy efficient flight and long foraging, appear to concentrate consistently, or at least during some phases of the breeding cycle, on frontal areas or on shelf edges where productivity is enhanced (Weimerskirch 1998, Hyrenbach et al. 2002). Most species tend to return to the same area on successive trips, displaying a high degree of predictability. The results of this study provide the first information on the way a flying marine top predator forages in tropical waters. The results confirm what has been suspected of many tropical seabirds, i.e. frigatebirds do not cluster at specific oceanographic features. Instead they focus on areas with higher productivity on a regional scale, but the prey patches they feed on are clearly not predictable in space or time. The results also confirm that low cost and long range foragers should be favoured in tropical waters. Because of their close association with other subsurface predators like tuna, long-ranging seabirds like frigatebirds can be used to study the distribution of marine resources in the poorly known tropical oceanic waters.

**Acknowledgements.** We thank the Direction Régionale de l'Environnement (DIREN) of Ile de la Réunion for financial support, the Préfet de la Réunion and the Direction of Météo France for authorisation and support to work on Europa, the Forces Armées de la Zone Sud de l'Océan Indien (FAZSOI) for transport and logistical support on Europa. We thank M. Slepoukha (IRD-US ESPACE) for extracting the Sea WIFS data, L. Ballance and 3 anonymous referees for constructive comments.

## LITERATURE CITED

- Ainley DG, Boekelheide RJ (1983) An ecological comparison of oceanic seabird communities of the south Pacific ocean. *Stud Avian Biol* 8:2–23
- Ashmole NP (1971) Seabird ecology and the marine environment. In: Farner DS, King JR (eds) *Avian Biology*, Vol 1. Academic Press, New York, p 223–286
- Ashmole NP, Ashmole MJ (1967) Comparative feeding ecology of seabirds of a tropical oceanic island. *Peabody Mus Nat Hist Yale Univ Bull* 24
- Au DWK, Pitman RL (1986) Seabird interactions with dolphins and tuna in the eastern tropical Pacific. *Condor* 88:304–317
- Bailey RS (1968) The pelagic distribution of seabirds in the western Indian Ocean. *Ibis* 110:493–519
- 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: Adams NJ, Slotow RH (eds) *Proc 22nd Int Ornithol Congr, Durban, 20–22 Aug, 1998*. BirdLife South Africa Johannesburg, p 2057–2071
- Ballance LT, Pitman RL, Reilly SB (1997) Seabird community structure along a productivity gradient: importance of competition and energetic constraint. *Ecology* 78:1502–1518
- Bertrand A, Bard FX, Josse E (2002) Tuna food habits related to the micronekton distribution in French Polynesia. *Mar Biol* 140:1023–1037
- Block BA, Stevens ED (2001) *Tuna: physiology, ecology and evolution*. Academic press, San Diego
- Clarke MR (1986) *A handbook for the identification of cephalopods beaks*. Clarendon Press, Oxford
- Diamond AW (1975) Biology and behaviour of frigatebirds *Fregata* spp. on Aldabra Atoll. *Ibis* 117:302–323
- Flint EN, Nagy KA (1984) Flight energetics of free-living sooty terns. *Auk* 101:288–294
- Froese R, Pauly D (2003) *Fishbase*. World Wide Web electronic publication, [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org)
- Furness RW, Greenwood JJD (1993) *Birds as monitors of environmental change*. Chapman & Hall, London
- Haney JC (1987) Ocean internal waves as sources of small-scale patchiness in the seabird distribution on the Blake Plateau. *Auk* 104:62–70
- Harrison CS, Hida TS, Seki MP (1983) Hawaiian seabird feeding ecology. *Wildl Monogr* 85:1–71
- Hyrenbach KD, Fernandez P, Anderson DJ (2002) Oceanographic habitats of two sympatric North Pacific albatrosses during the breeding season. *Mar Ecol Prog Ser* 233:283–301
- Hunt GL, Mehlum F, Russell RW, Irons D, Decker MB, Becker PH (1999) Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. In: Adams NJ, Slotow RH (eds) *Proc 22 Int Ornithol Congr, Durban, 20–22 Aug, 1998*. BirdLife South Africa, Johannesburg, p 2040–2056
- Jaquemet S, Le Corre M, Weimerskirch H (2004) Seabird community structure in a coastal tropical environment: importance of natural factors and of Fish Aggregating Devices (FADs). *Mar Ecol Prog Ser* 268:281–292
- Kornilova GN (1980) Feeding of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, and bigeye tuna, *Thunnus obesus*, in the equatorial zone of the Indian ocean. *J Ichthyol* 20:111–119
- Lagarde F, Le Corre M, Lormée H (2001) Species and sex-biased predation on hatchling green turtles by frigatebirds on Europa Island, western Indian Ocean. *Condor* 103:405–408
- LeCorre M, Jouventin P (1997a) Kleptoparasitism in tropical seabirds: vulnerability and avoidance responses of a host species, the red-footed booby. *Condor* 99:162–168
- LeCorre M, Jouventin P (1997b) Ecological significance and conservation priorities of Europa Island (Western Indian ocean), with special reference to seabirds. *Rev Ecol Terre Vie* 52:205–220
- Lima ID, Olson DB, Doney SC (2002) Biological response of frontal dynamics and mesoscale variability in oligotrophic environments: biological production and community structure. *J Geophys Res* 107 (C8):10.1029/2000JC000393
- McGillicuddy DJ, Robinson AR, Siegel DA, Jannasch HW and 5 others (1998) Influence of mesoscale eddies on new production in the Sargasso Sea. *Nature* 394:263–266
- Nel DC, Lutjeharms JRE, Pakhomov EA, Ansorge IJ, Ryan PG, Klages NTW (2001) Exploitation of mesoscale oceanographic features by grey-headed albatross *Thalassarche chrysostoma* in the southern Indian Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 217:15–26
- Nesis KN (1987) *Cephalopods of the world. Squids, cuttlefishes, octopuses and allies*. T. F. H. Publications, New Jersey
- Pocklington R (1979) An oceanographic interpretation of seabirds distributions in the Indian Ocean. *Mar Biol* 51:9–21
- Potier M, Lucas V, Marsac F, Sabatié R, Ménard F (2002) Ongoing research activities on trophic ecology of tuna in equatorial ecosystems of the Indian Ocean. In: Ardill D, Anganuzi AA (eds) *Indian Ocean Tuna Commission Proceedings*. Commission (TOTC), Victoria 5:309–315
- Ribic CA, Ainley DG (1997) The relationships of seabirds assemblages to physical habitat features in Pacific equatorial waters during spring 1984–1991. *ICES J Mar Sci* 54:593–599
- Roger C (1994) Relationships among yellowfin and skipjack tunas, their prey-fish and plankton in the tropical western Indian Ocean. *Fish Oceanogr* 3:133–141
- Saetre R, Da Silva J (1984) The circulation of the Mozambique Channel. *Deep-Sea Res II* 31:508–585
- Seaman DE, Powell RA (1996) An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology* 77:2075–2085
- Schouten MW, de Ruijter PM, van Leeuwen PJ, Ridderinkhof H (2003) Eddies and variability in the Mozambique Channel. *Deep-Sea Res II* 50:1987–2003
- Smith MM, Heemstra PC (eds) (1986) *Smith's sea fishes*. Springer-Verlag, New York
- Spear LB, Ainley DG (1997) Flight speed of seabirds in relation to wind speed and direction. *Ibis* 139:234–251
- Spear LB, Balance LT, Ainley DG (2001) Response of seabirds to thermal boundaries in the tropical Pacific: the thermocline versus the Equatorial Front. *Mar Ecol Prog Ser* 219:275–289
- Thomas PT, Kumaran M (1962) Food of Indian tunas. *FAO Fish Rep* 6:1559–1667
- Veit RR (1999) Behavioral responses by foraging petrels to swarms of krill *Euphausia superba*. *Ardea* 87:41–50
- Vickery JA, Brooke M de L (1994) The kleptoparasitic inter-

- actions between great frigatebirds and masked boobies on Henderson Island, South Pacific. *Condor* 96:331–340
- Weimerskirch H (1998) Foraging strategies of southern albatrosses and their relationship with fisheries. In: Robertson G, Gales R (eds) *Albatross biology and conservation*. Surrey Beatty & Sons, Sydney, p 168–179
- Weimerskirch H (2001) The demography of seabirds and its relationship with the marine environment. In: Schreiber EA, Burger J (eds) *Biology of marine birds*. CRC Press, Boca Raton, FL, p 115–135
- 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
- Weimerskirch H, Chastel O, Barbraud C, Tostain O (2003) Frigatebirds ride high on thermals. *Nature* 421: 333–334
- Wood AG, Naef-Daenzer P, Prince PA, Croxall JP (2000) Quantifying habitat use in satellite tracked pelagic seabirds: application of the kernel estimation to albatross locations. *J Avian Biol* 31:278–286
- Worton BJ (1995) Using Monte Carlo simulation to evaluate kernel-based home range estimators. *J Wildl Manag* 59: 794–800
- Zubkov M, Quartly GD (2003) Ultraplankton distribution in surface waters of the Mozambique Channel—flow cytometry and satellite imagery. *Aquat Microb Ecol* 33: 155–161

*Editorial responsibility: Otto Kinne (Editor), Oldendorf/Luhe, Germany*

*Submitted: January 20, 2004; Accepted: April 8, 2004  
Proofs received from author(s): June 16, 2004*

## **ANNEXE 6**

### **Foraging strategy of a tropical seabird, the red-footed booby, in a dynamic marine environment**

Weimerskirch H., Le Corre M., **Jaquemet S.** & Marsac F. (2005)

Marine Ecology Progress Series, 288:251-261

## **ANNEXE 7**

# **Ocean control of the breeding regime of the sooty terns in the south-west Indian Ocean**

**Jaquemet S., Le Corre M. & Quartly G.D. (soumis)**

Deep-Sea Research I

## Ocean control of the breeding regime of the sooty terns in the South-West Indian Ocean

Jaquemet S.<sup>1\*</sup>, Le Corre M.<sup>1</sup> & Quartly G.D.<sup>2</sup>

1: Laboratoire ECOMAR, Université de la Réunion, 15 Avenue René Cassin, BP 7151, 97715  
St Denis Cedex messag 09, Ile de la Réunion, France

2: Southampton Oceanography Centre, Empress Dock, Southampton, Hants, UK

\*: Corresponding author

JAQUEMET Sébastien, Laboratoire ECOMAR, Université de la Réunion, 15 Avenue René  
Cassin, BP 7151, 97715 St Denis Cedex messag 09, Ile de la Réunion, France

Tel: 0-(262)-(262)-938689

Fax: 0-(262)-(262)-938685

e-mail : [sebastien.jaquemet@univ-reunion.fr](mailto:sebastien.jaquemet@univ-reunion.fr)



**Abstract:**

We studied the breeding phenology of the sooty terns (*Sterna fuscata*) at four major colonies of the Mozambique Channel and the Seychelles Archipelago (South-West Indian Ocean). We focused our analysis on the relation between time of breeding and Sea Surface Temperatures (SST), Chlorophyll Concentrations (CC) and tuna abundance in 500 km radii circles centred on Europa, Juan de Nova, Lys (Glorieuses Archipelago) and Bird (Seychelles Archipelago) Islands. The breeding is synchronized at all locations, but the seasons are very different. Europa and Bird Islands show a strictly austral winter seasonal reproduction, Juan de Nova a strictly summer seasonal reproduction, and Lys Island appears to have a 11 month breeding cycle. Over the 1997-2003 period, SST and CC showed clear seasonal signal related to the monsoon phenomena and the southern climate. Moreover, around the sites of seasonal colonies, oceanic structures that favour development and aggregation of prey take place during the seasonal blooms. We suggest that the important variation of SST at the month scale, which initiates the annual phytoplankton bloom, could be one of the proximal environmental cues that drive the laying at the seasonal colonies. Conversely, around Glorieuses the seasonal variations of the marine environment does not lead to the pronounced development of oceanic structures, and consequently, the more extended chlorophyll bloom could explain the non-seasonal breeding regime there. The seasonal plentiful long-line tuna catches around Juan de Nova Island and the peak of purse seine catches around Bird Island respectively were related to the breeding phenology of the terns at these locations. Around Glorieuses, the tuna fisheries were important and seasonal unlike the breeding regime. Finally, the amount of tuna catches around Europa Island was negligible and could not be related to the breeding activity. Further studies will help discern the advantages and inconveniences of seasonal and non-seasonal reproduction regime in response to unpredictable fluctuations of the marine environment.

**Key-Words:** Seabirds, *Sterna fuscata*, breeding phenology, SeaWiFS, Mozambique Channel, Seychelles Archipelago

## **Introduction**

Since breeding is energetically costly, seabirds should attempt to initiate breeding at a time that ensures optimal overlap between nutritional requirements and food availability (Lack 1968, Frederiksen et al 2004). Because individuals are tied to their colony while breeding, the distribution and abundance of food within their foraging range are the key factors affecting reproductive success (Chastel et al 1995), colony size (Cairns 1992, Parrish et al 1998) and breeding season (Le Corre 2001). Hence, seabirds may be able to rely on proximal environmental factors of their marine habitat which will allow them to initiate reproduction at the best time to ultimately optimise their breeding success.

At polar and temperate latitudes, the synchrony between food supply and breeding schedules is forced by the well marked seasonality. Several studies have already demonstrated correlation between spring temperature and breeding phenology, when prey are sufficiently abundant for breeding individuals to support high predation rate and to limit competition (Martin 1987, Lindberg et al 1997). In tropical zones the marine environment has, for a long time, been believed to have little seasonality and little productivity compared to higher latitudes (Ashmole 1971). Some studies, however, do not support this widely held notion (Shea & Ricklefs 1996, Le Corre et al 2003). Moreover in places where huge seasonal changes like monsoon or upwelling occur, populations show similar breeding patterns to those that exist at higher latitudes (Harrison et al 1983, Le Corre 2001).

In the southwest tropical Indian Ocean, at the Seychelles Archipelago (Feare 1976, 1981; Ramos et al 2002), at Aldabra Atoll (Diamond & Prys-Jones 1986) and at Europa Island in the South of the Mozambique Channel (Le Corre 2001, Le Corre et al 2003) several seabird species have marked seasonal breeding periods. These periods depend on various environmental factors being favourable for breeding. No study, however, clearly identified the changes of the marine environment that generate these favourable conditions for seabirds,

although Le Corre (2001) noted, at Europa Island, a matching between the presence of the cold subtropical waters in the vicinity of the island and the breeding periods of some species among which was the sooty tern (*Sterna fuscata*).

We study the timing of reproduction of the sooty tern at 4 majors colonies of the South-West Indian Ocean: three in the Mozambique Channel and one in the Seychelles Archipelago (Figure 1a). From south to north, we considered Europa (22°20'S, 40°22'E), Juan de Nova (17°03'S, 42°44'E), Lys (Glorieuses Archipelago 11°31'S, 47°22'E) and Bird Islands (Seychelles Archipelago, 3°53'S, 55°12'E). These islands are oceanic and are the regular breeding locations of several hundreds of thousands of breeding pairs of sooty terns (Feare 1976, Rocamora & Skerrett 2001, Le Corre & Jaquemet in press). Within this latitudinal range, breeding seasons are very different, with austral winter reproduction on Bird Island (Feare 1976, 1981, Rocamora & Skerrett 2001) and Europa (Le Corre 2001), and summer reproduction on Juan de Nova (Le Corre 2001, Le Corre and Jaquemet in press). Finally at Lys Island, sooty terns do not breed seasonally (Le Corre and Jaquemet in press). These 4 islands are in the same hemisphere and not very distant from one another, so why is there so much variability in the breeding regime of the sooty terns between these sites?

Since these colonies are very large, the food requirements are very important. We hypothesize that, except at Lys Island, there should be cyclic and predictable oceanic conditions around the breeding sites that largely increase the availability of food and make reproduction possible. The aim of this study is, hence, to identify the proximal environmental factors that underlie the breeding phenology of the sooty terns and to relate them to the general oceanic circulation in the South-West Indian Ocean that may explain changes in food available to seabirds.

## **Materials & Methods**

### *Study area*

We focus our analysis on the tropical South-West Indian Ocean and more precisely on the Mozambique Channel and the Seychelles area. Oceanographic conditions in both of these regions are highly influenced by the South Equatorial Current (SEC), itself seasonally varying in location and in intensity in response to the monsoon phenomenon (Piton & Magnier 1976, Donguy & Meyers 1996). After it reaches the East Madagascar coast at 15-20°S, the SEC divides, with one component, the North Madagascar Current flowing around the top of Madagascar (Swallow et al 1988) and then branching when reaching the Comoro Archipelago. The southern branch of this feeds the flow southward through the Mozambique Channel, whilst the northern branch, known as the East African Coastal Current, feeds the Equatorial Counter-Current or, in austral winter, reaches the Somalia Upwelling (Donguy 1974, Marsac 1992).

Hence the circulation of the Mozambique Channel is mainly derived from the SEC and has a dominant southward flow, along the African coast. The Davie Ridge (17°S), however, separates the channel into two distinct parts with very different circulation systems. In the northern part the circulation is dominated by a large anticyclonic gyre (Donguy & Piton, 1991, Schouten et al., 2003) that is limited to the south by the narrows of the channel. A number of deep anticyclonic eddies have been found along the Mozambican coast (de Ruijter et al., 2002). They appear to be generated by the pinching off of the instabilities of an eastward current that penetrates temporarily through the gap at 17°S (Ridderinkhof & de Ruijter 2003). A mooring across this constriction has revealed 4 to 5 eddies per year (Ridderinkhof & de Ruijter 2003), with Schouten et al. (2002) picking up a similar frequency for the anticyclonic eddies propagating poleward along the Mozambican coast. Quartly & Srokosz (2004) showed that these features often have a pronounced ocean colour signature as

they entrain productive waters from the coast, and advect them into the centre of the channel. In addition the southern part of the channel, in austral winter, is penetrated by subtropical upwelled waters (Stequert & Marsac 1986) and cyclonic eddies generated by the East Madagascar Current (Di Marco et al 2002, Quartly & Srokosz, 2004).

The Seychelles Archipelago is one of the numerous islands and banks that strew the current system constituted by the SEC and the Equatorial Counter-Current. These currents are present all year round but their boundary, which is a divergence zone, varies in latitude between 6-7°S in austral summer and 9-10°S in winter (Piton & Magnier 1976). To the north-west of the Seychelles, in austral winter, the South-West monsoon promotes the upwelling of Somalia and induces a drifting of the coastal African waters towards the Arabian Sea. These productive upwelled waters of the East African coast generate a large increase of the chlorophyll concentration that extends up to north of the Seychelles.

#### *Sooty tern breeding seasons*

We estimated laying dates on Europa (1995, 2002, 2003), Juan de Nova (2002, 2003) and Lys (2003, 2004) Islands by determining the age of randomly selected chicks from measurements of wing length using growth curve of Feare (1976) and assuming a mean incubation period of 28 days (Schreiber et al 2002). Seychelles data were from Feare (1976) on Bird Island, one of the largest and more seasonal sooty tern colonies of the archipelago (Feare 1981, Rocamora and Skerrett 2001).

#### *Oceanographic and tuna fishing data*

We used monthly mean Sea Surface Temperatures (SST), Chlorophyll Concentration (CC) and tuna catches in a 500 km radius circle centred on the breeding sites, assuming that this is the maximum foraging range of breeding sooty terns (Flint 1991). The SST data were

obtained from the IGOSS database (<http://ingrid.ldgo.columbia.edu>) from January 1997 to December 2003. We used composite CC data from the SeaWiFS sensor in 6-day periods from October 1997 to March 2004. Data for each period were composited by calculating the median of the observations at each 9\*9km pixel. Although the CC changes seasonally in response to the cycle of environmental forcing, the distribution of phytoplankton is very inhomogeneous. This is manifested by pronounced phytoplankton growth along the coasts (Figure 1b) prompted by local upwelling of nutrients or riverine input. Assuming that terns can adopt an optimal foraging strategy, we determine the appropriate measure of productivity of the environs by the 90th percentile of the CC within 500 km of the island. This is determined for each fifth of a month, and the median of these measurements taken as an indicator of the peak productivity within the region. Thus, for example, a high productivity is determined for Juan de Nova (Figure 2) as a sizeable part of the Madagascar coastline lies within reach of the tern colony on that island. Whereas the productivity determined for Europa is much lower, but has significant short-term (weekly) variability because of the pronounced effects of ephemeral events causing the advection of CC into mid channel, either from the west coast of Madagascar (Figure 1b) or, more commonly, from the Mozambican coast (Quartly & Srokosz, 2004). Zubkov & Quartly (2003) showed that in this region the ultraplankton (those ranging in size from 0.2µm to 5µm) were composed principally of eukaryotic algae, *Synechococcus* and *Prochlorococcus* in equal proportions. However, whilst the abundance of the first two species related closely to the satellite measurements, the abundance of *Prochlorococcus* was not easily determined from satellite data. Thus changes in phytoplankton composition may not always be reflected in satellite-derived values of CC.

Since the sooty terns are near-obligate commensal of surface tuna when feeding (Au & Pitman 1986), we included in our analysis the tuna fishing statistics from the Indian Ocean Tuna Commission (IOTC) statistics database with long-line and purse seine (surface) catches

respectively pooled in boxes of 5°\*5° and 1°\*1° of latitude and longitude (A. Fonteneau and F. Marsac IRD/IOTC unpubl. data). Indeed, the tuna catches in the area could be considered as an estimator of the tuna abundance (Fonteneau & Richard 2003). Moreover, in the south of the Mozambique Channel, Le Corre (2001) found that the breeding season of tuna-associated seabirds like red-footed boobies (*Sula sula*) and sooty terns was related to tuna catches.

### *Data analysis*

We firstly analyse the monthly mean SST and CC over the period 1997-2003 to identify the temporal variability of these parameters and describe the oceanic conditions around the colonies during breeding seasons. We use the time lag in the breeding peak between two successive seasons to evaluate the seasonality of the breeding on the different islands. Then we correlate the local trend changes (monthly) in the time series of SST and CC with the laying dates by using the cum-sum method (Ibanez et al. 1993). This method, which calculates the sum of the deviation of all individual data to the mean of the series, allows us to detect date of the changes of trend in the time series (Equation 1).

$$S_p = \sum_{i=1}^p x_i - p k \quad \text{With } S_p \text{ as cum-sum value, } x_i \text{ the } i^{\text{th}} \text{ observation and } k \text{ the mean of the series}$$

## **Results**

### *Oceanographic conditions*

The monthly means SST and CC calculated over the period 1997-2003 show clear seasonal signals (Figure 2a, b). The SST data show two well marked seasons and short transition periods, with the coldest period during austral winter, the hottest during austral summer and temperatures increasing with latitude from the south of the Mozambique Channel to the north



of the Seychelles Archipelago. Over the study period, waters surrounding Europa Island have the greatest short time variation (monthly) and the greatest seasonal change in temperature; Lys and Bird Islands have the smallest short time variation and the smallest seasonal amplitude respectively. However, no significant monthly variation occurred between locations over the studied period (all test  $t > 0.05$ ).

Although seasonal variations in CC occurred, they are independent of the latitude. Around both Europa and the Seychelles, which are the furthest apart, a chlorophyll bloom occurs in early winter to reach a maximum of primary production in winter. Around Juan de Nova, the CC has two peaks, one in summer and one during the transition period (April-May). Surprisingly, the largest CC around Juan de Nova occurs in summer when the SST are the warmest. Finally, around Lys Island CC is highest in late winter and the seasonal peak of chlorophyll extends longer than around the other islands. At the annual scale, the highest CC are observed around Juan de Nova and the Seychelles Islands and the smallest around Europa Island. Over the period 1997-2003, Juan de Nova and Lys Islands have the greatest short time variability after their main peaks of chlorophyll and the Seychelles the greatest seasonal and inter-annual variability.

#### *Sooty tern breeding phenology in relation to the marine environment*

Our data on laying dates for the sooty terns are highly correlated between years for Europa (all Spearman correlation rank  $p < 0.001$ ), Juan de Nova ( $r_s = 0.98$ ,  $p < 0.001$ ) and at the limit of the threshold of significance for Lys ( $r_s = 0.68$ ,  $p = 0.48$ ). Table 1 shows the mean laying peak by island and year and the time lag between successive mean peaks of laying. The small difference in dates between two successive laying peaks at Europa, Juan de Nova and Bird Islands indicates seasonal reproduction. On the other hand the larger time lag between

successive years in the mean laying dates on Lys Island suggests a non-seasonal breeding regime there.

For Europa, Juan de Nova and Bird Islands, there is a clear and evident relation between laying dates and both SST and CC (Figure 3 a, c, d). The laying begins just after the change of trend in the SST. In addition, the CC trend reaches a maximum a short time after the laying period and that corresponds in all cases to the yearly highest peak of chlorophyll. In 2003, around Lys Island, SST and CC showed seasonal trends that are, however, not clearly related with the laying period (Figure 3 b).

The monthly tuna catches are very different according to the locations and to the fishing gear used and are not clearly correlated with the breeding periods of the sooty terns (Figure 4). The long-line fishing activity show similar trends in the whole area with the maximum of catches in austral summer and little activity in winter. Purse seine catches around Juan de Nova and Lys are seasonal with a maximum of activity during the transition period between summer and winter. Around Seychelles the activity is marked by a variety of peaks of catches throughout the year. Finally around Europa, the catches are insignificant for both long-line and purse-seine fishing and could not be related to the breeding activity of the sooty terns.

## **Discussion**

The oceanographic conditions around the study sites are different but show marked seasonal signals characterized in particular by annual chlorophyll blooms, which are suitable for the development of marine organisms preyed on by top predators like seabirds. Our study demonstrates that the reproduction periods of the sooty terns at the studied locations in the South-West Indian Ocean match with these seasonal peaks of chlorophyll except for at Lys Island. In all the cases, the peaks of chlorophyll are following important variations of SST themselves induced by seasonal changes of the marine environment. In one case, these

seasonal changes of the environment occur with the apparition of physical structures that favour the deep enrichment of the water column, particularly, through upwelling processes; in the other case they do not. Thus we suggest that seasonal breeding regime at Europa, Juan de Nova and Bird Islands is driven by climate signals that strongly modify the structure of the marine environment and that non-seasonal breeding regime at Lys Island (Le Corre unpubl. data), already suspected (Diamond and Prys-Jones 1986, Le Corre 2001), occurs when seasonal changes do not drive the development of oceanic structures that greatly favour aggregation of organisms.

#### *Local environmental variations*

We clearly identify a correlation between the breeding season of sooty terns from Europa, Juan de Nova and Bird Islands and the seasonal variability of the local marine environment as was already demonstrated for other species at different latitudes (Forchhammer et al 1998, Ramos et al 2002, Frederiksen et al 2004). The large variation in SST on a short time, represented by a change of local trend in the analysis of the time series (figure 3), may be one of the proximal environmental cues that acts as the starter of the breeding period for sooty terns. This strong change in SST initiates the seasonal chlorophyll bloom and foretells the future availability of sufficient food around the breeding sites to support the large biomass intakes. Although the SST and the CC show similar seasonal trends around Lys Island, they seem to not induce a seasonal breeding regime there, and suggest that they do not drive sufficiently favourable conditions to optimise the breeding success of the terns. Such a situation is similar to that observed at Ascension Island in the equatorial Atlantic Ocean where sooty terns breed independently of the seasonal variation in the environment (Ashmole 1963). Moreover, a time lag of 11 months between the peak of laying during two consecutive

years (Le Corre unpubl. data) is similar to the one observed at Ascension Island (9 to 11 months) and reinforces the idea of a breeding activity not driven by the marine environment.

#### *Seasonal breeding regime and large-scale variability of the marine environment*

The seasonal variability of the marine environment at coarse scale (500km) around the breeding sites is as well marked as that observed in the tropical western Indian Ocean, which is under the control of the monsoon phenomenon and the southern climate (Donguy & Meyers 1996). Hence, the contrasted breeding regimes between Europa and Bird Islands on one hand and Juan de Nova on the other seem to be the consequences of the seasonal variation of the oceanic conditions in the area and the development of oceanic structures that favour the aggregations of marine organisms.

In austral winter in the south of the Mozambique Channel and in the north of the Seychelles Archipelago, the intensification and the northward drift of the Subtropical Convergence (Villacastin-Herrero et al 1996) and the activation of the South-West monsoon (Cushing 1971) respectively, favour the mixing of the euphotic layer leading to a decrease of SST, and an increase of the sea-surface salinity (Donguy & Meyers 1996). These conditions allow the development of phytoplankton blooms represented by a peak of the CC. As a consequence, in the sea around Seychelles, primary, secondary and tertiary production are higher between May and October than during the November-March period (Cushing 1971, Feare 1981), and such processes probably also occur around Europa Island. These blooms, afterwards, induce the aggregation of marine organisms like flying fish that are largely preyed on by sooty terns of these islands (Feare 1976, Jaquemet unpubl. data). The result is a large amount of food available around the colonies for breeding seabirds, which are limited in their foraging range (Flint 1991). Surprisingly the tuna catches around these two islands are not very plentiful during this season, although sooty terns are known to be commensal of surface schools of

tuna (Au & Pitman 1986). Around the Seychelles, however, the purse seine activity peaks slightly in winter, and suggests that there are good feeding opportunities in association with surface tuna schools. Finally, around Europa at the coarse scale of our study the tuna fishing seems to be negligible all year round and the abundance of the tuna could be underestimated. It could just be the consequence of the presence of a large Economic Exclusive Zone where little fishing activity occurs. Indeed, at a larger scale, significant winter catches were noted in the south of the Mozambique Channel and south of Madagascar (Le Corre 2001).

Although the summer seasonal reproduction of sooty terns from Juan de Nova was already known (Le Corre 2001), the size of the colony was only recently estimated (Le Corre & Jaquemet in press). The breeding of this huge colony (2,000,000 breeding pairs, the largest of the Indian Ocean) in austral summer, in the warm pool of the South-West Indian Ocean (Donguy & Meyers 1996), suggests a large amount of food available at this season. Although SST and CC are theoretically negatively correlated, the peak in chlorophyll and the plentiful long-line catches of tuna at this season for the area confirm the probably large availability of food in the vicinity of the island. This observations suggest particular ocean forcing that induce favourable conditions for the development of large phytoplankton biomass. It has been recently demonstrated that around five anticyclonic eddies per year pass through or form at the narrows of the Channel (Ridderinkhof and de Ruitjer 2003). This southward train of eddies has maybe led previous researchers to infer a cyclonic eddy centred on the Davie Ridge in summer (Saetre and Jorge da Silva 1984) and could explain the divergence of currents found by Piton and Magnier (1976). The interactions of these features advects water in the central part of the Channel and also leads to upwelling and enhancement of the biological production (McGillicuddy et al 1998, Lima et al 2002). The existence of this possible retention of waters is corroborated by the numerical dominance of fish larvae and post-juveniles in the diet of the sooty terns of Juan de Nova (Jaquemet unpubl. data). Indeed,

anticyclonic structures favour the aggregation and the development of zooplanktonic organisms by generating retention of phytoplankton biomass (Lima et al 2002) and passive drifting organisms like larvae. Finally, since Juan de Nova is on the edge of the continental shelf, the outflows of the Madagascar rivers during the rainy season could increase the input of terrigenous particles on to the slope of the shelf and also favour primary production.

#### *Non-seasonality of Lys Island breeding regime*

Conversely to Europa, Juan de Nova and Bird Islands, which are located in seasonally productive areas induced by large-scale oceanic forcing, Lys Island is less affected by major oceanic variations. The island, indeed, is south of the south-equatorial divergence, north of the Mozambique Channel circulation and far from seasonally existing oceanic structures like fronts or upwellings (Piton & Magnier 1976). This leads to a more extended primary production period with a less marked gradient than at southern and northern locations. The tuna catches are, in addition, plentiful during a large part of the year except during the peak of chlorophyll. This situation could lead to a greater unpredictability of the optimal oceanic conditions to breed and to irregular fluctuations of the feeding opportunities all year round. As a consequence the marine environment around the island seems to be less affected by marked seasonal changes inducing important aggregations of prey temporally and this has led to a non seasonal breeding regime there. Indeed, if seasonal changes occurred but have rather little effect on breeding success at different times of the year, breeding at less than annual intervals might be advantageous for sooty terns (Ashmole 1963). In this case the marine environment has favoured individuals that attempt to breed as often as they can, and it could explain the non-seasonality of the breeding regime of the sooty terns at Lys Island already noted (Diamond & Prys-Jones 1986, Le Corre 2001, Le Corre & Jaquemet in press). Such a situation in the breeding regime also occurs in the Seychelles Archipelago with a closely

related species, the bridle tern (*Sterna anaethetus*) that breeds each 8 months at Cousin Island (Diamond 1976). However the reasons why bridled terns breed every 8 months at a place where most other seabird species breed seasonally during austral winter, is not known (Diamond 1976). Interestingly, the reproduction at Lys Island is synchronised and the species undertakes second nesting attempts with very few success just after the first one failed (Feare 1976, Schreiber et al 2002). This suggests that the colonialism is a more important selective pressure than the food availability for the species in the area. These differences of reproductive strategies involve different life history traits between individuals of the populations. It hence shows the interest of intraspecific comparisons of the reproduction at different locations to understand the influence of the environment on the breeding as already studied in the Southern Ocean on an albatross species (Pinaud & Weimerskirch 2002).

In conclusion, we suggest that there is an oceanic control of the breeding phenology of the sooty terns of the South-West Indian Ocean. When the marine environment surrounding the colonies is seasonal and leads to the development of predictable oceanic structures aggregating preys, seasonal reproduction occurs. Conversely, when the seasonality of the marine environment does not lead to development of aggregating oceanic structures, non-seasonality of reproduction occurs. This hypothesis is reinforced by the seasonal reproduction, during winter, at Cosmoledo Atoll (9°43'S, 47°35'E) of a huge sooty tern colony (Rocamora et al 2003) in the southern part of the Seychelles Archipelago. Indeed, during the breeding period, the colony is on the edge of the divergence between the south-equatorial and the counter currents (Piton & Magnier 1976).

At the sight of this result and in the context of climate change, we could ask how sooty terns are able to respond to large climatic fluctuations of the ocean like El Niño Southern Oscillation. Indeed, several studies have already demonstrated the influence of large-scale weather events on the reproductive performances and dynamics of animal populations in

different locations (Schreiber & Schreiber 1984, Forchhammer et al 1998, Post & Forchhammer 2002, Ramos et al 2002, Frederiksen et al 2004). Further studies will help discern the advantages and inconveniences of seasonal and non-seasonal reproduction regime in response to unpredictable climatic fluctuations.

### **Acknowledgements**

The field work was financially supported by the DIREN-Réunion and logistically by the FAZSOI, to whom we are grateful. SJ benefits from a PhD grant from the French Ministère de l'Enseignement Supérieur de la Recherche. Help on field work from M. Salamolard, M. Charrier, F. Saint-Ange, T. Gesthemme S. Caceres, E. Robert and J. Emeras was appreciated. We are indebted to F. Marsac and A. Fonteneau from IRD-UR Thétis and the IOTC for the tuna catches statistics. SeaWiFS data were processed and provided by NASA/GSFC under the 'Mission to Planet Earth', with data management at SOC by L. Marsh. Comments by R. Wynn on a previous draft were greatly appreciated.

### **References**

- Ashmole, N. P. 1963 The biology of the wideawake or sooty tern *Sterna fuscata* on Ascension Island. *Ibis* 103b, 297-364.
- Ashmole, N. P. 1971 Seabird ecology and the marine environment. *In Avian Biology*, vol. 1 (ed. D. S. Farner & J. R. King), pp. 223-286. New-York.
- Au, D. W. K., Pitman, R. L., 1986 Seabird interactions with dolphins and tuna in the eastern tropical Pacific. *The Condor* 88, 304-317.
- Cairns, D. K., 1992 Population regulation of seabird colonies. New-York: M. Power.
- Chastel, O., Weimerskirch, H., Jouventin, P., 1995 Body condition and seabird reproductive performance: a study of three petrel species. *Ecology* 76, 2240-2246.



- Cushing, D. H., 1971 Survey of resources in the Indian Ocean and Indonesian sea, pp. 1-123.  
Rome: Indian Ocean Fishery Commission FAO.
- de Ruijter, W. P. M., Ridderinkhof, H., Lutjeharms, J. R. E., Schouten, M. W., Veth, C. 2002  
Observations of the flow in the Mozambique Channel. Geophysical Research Letters  
29, 1-4 doi. 10.1029/2001GL013714.
- Di Marco, S. F., Chapman, P., Nowlin, W. D. J., Hacker, P., and 4 others, 2002 Volume  
transport and property distributions of the Mozambique Channel. Deep-Sea Research  
II 49, 1481-1511.
- Diamond, A. W., 1976 Subannual breeding and moult cycles in the Bridled tern (*Sterna  
anaethetus*) in the Seychelles. Ibis 118, 414-419.
- Diamond, A. W., Prys-Jones, R. P., 1986 The biology of terns nesting at Aldabra Atoll, Indian  
Ocean, with particular reference to breeding seasonality. Journal of Zoology of  
London 210, 527-549.
- Donguy, J. R., 1974 Une année d'observations de surface dans la zone de mousson de la partie  
occidentale de l'océan Indien. Cahier ORSTOM (Série Océanographie) 12, 117-118.
- Donguy, J. R., Piton, B., 1991 The Mozambique Channel revisited. Oceanologica Acta 14,  
549-558.
- Donguy, J. R., Meyers, G., 1996 Seasonal variations of sea-surface salinity and temperature in  
the tropical Indian Ocean. Deep-Sea Research I 43, 117-138.
- Feare, C. J., 1976 The biology of the Sooty tern *Sterna fuscata* in the Seychelles and the  
effects of experimental removal of its eggs. Journal of Zoology of London 179, 317-  
360.
- Feare, C. J., 1981 Breeding schedules and feeding strategies of Seychelles seabirds. Ostrich  
52, 179-185.

- Flint, E. N., 1991 Time and energy limits to the foraging radius of Sooty Terns *Sterna fuscata*. *Ibis* 133, 43-46.
- Fonteneau, A. & Richard, N., 2003 Relationship between catch, effort, CPUE and local abundance for non-target species, such as billfishes, caught by Indian Ocean longline fisheries. *Marine and Freshwater Research* 54, 383-392.
- Forchhammer, M. C., Post, E., Stenseth, N. C., 1998 Breeding phenology and climate. *Nature* 391, 29-30.
- Frederiksen, M., Harris, M. P., Daunt, F., Rothery, P., Wanless, S., 2004 Scale-dependent climate signals drive breeding phenology of three seabirds species. *Global Change Biology* 10, 1214-1221.
- Harrison, C. S., Hida, T. S., Seki, M. P. 1983 Hawaiian seabird feeding ecology. *Wildlife Monography* 85, 71 pp.
- Ibanez, F., Fromentin, J. M., Castel, J., 1993 Application de la méthode des sommes cumulées à l'analyse de séries chronologiques océanographiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la Vie/Life Sciences* 316.
- Lack, D., 1968 *Ecological adaptations for breeding in birds*. London: Methuen.
- Le Corre, M., 2001 Breeding seasons of seabirds of Europa Island (southern Mozambique Channel) in relation to seasonal changes in the marine environment. *Journal of Zoology of London* 254, 239-249.
- Le Corre, M., Cherel, Y., Lagarde, F., Lormée, H. & Jouventin, P., 2003 Seasonal and inter-annual variation in the feeding ecology of a tropical oceanic seabird, the red-tailed tropicbird *Phaethon rubricauda*. *Marine Ecology Progress Series* 255, 289-301.
- Le Corre, M., Jaquemet, S., in press Assessment of seabird community of the Mozambique Channel and its potential use as indicator of tuna abundance. *Estuarine Coastal and Shelf Sciences*.

- Lima, I. D., Olson, D. B., Doney, S. C., 2002 Biological response to frontal dynamics and mesoscale variability in oligotrophic environments: Biological production and community structure. *Journal of Geophysical Research* 107, (C8):10.1029/2000JC000393.
- Lindberg, M. S., Sedinger, J. S., Flint, P. L., 1997 Effects of spring environment on nesting phenology and clutch size of Black Brant. *The Condor* 99, 381-388.
- Marsac, F., 1992 Etude des relations entre l'hydroclimat et la pêche thonière hauturière tropicale dans l'océan Indien occidental. PhD thesis Océanographie Biologique, pp. 353. Brest- France: Université de Bretagne occidentale.
- Martin, T. E., 1987 Food as limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecological Systems* 18, 453-487.
- McGillicuddy, D. J. J., Robinson, A. R., Siegel, D. A., 6 others, 1998 Influence of mesoscale eddies on new production in the Sargasso Sea. *Nature* 394, 263-266.
- Parrish, J. K., Lemberg, N., South-Oryshchyn, L., 1998 Effects of colony location and nekton abundance on the at-sea distribution of four seabird species. *Fisheries Oceanography* 7, 126-135.
- Pinaud, D., Weimerskirch, H., 2002 Ultimate and proximate factors affecting the breeding performance of a marine top-predator. *Oikos* 99, 141-150.
- Piton, B., Magnier, Y., 1976 Les conditions favorables à la présence de thons de surface dans les parages de Madagascar. *Travaux et Documents de L'ORSTOM* 47, 293-309.
- Piton, B., Pointeau, J. H., Ngoumbi, J. S., 1981 Atlas hydrologique du canal du Mozambique. *Travaux et Documents de l'ORSTOM* 132, 1-41.
- Post, E., Forchhammer, M. C., 2002 Synchronization of animal population dynamics by large-scale climate. *Nature* 420, 168-171.

- Quartly, G. D., Srokosz, M. A., 2004 Eddies in the southern Mozambique Channel. *Deep-Sea Research II* 51, 69-83.
- Ramos, J. A., Maul, A. M., Ayrton, V., Bullock, I., 5 others, 2002 Influence of local and large-scale weather events and timing of breeding on tropical roseate tern reproductive parameters. *Marine Ecology Progress Series* 243, 271-279.
- Ridderinkhof, H., de Ruijter, W. P. M., 2003 Moored current observations in the Mozambique Channel. *Deep-Sea Research II* 50, 1933-1955.
- Rocamora, G., Feare, C., Skerrett, A., Athanase, M., Greig, E., 2003 The breeding avifauna of Cosmoledo Atoll (Seychelles) with special reference to seabirds: conservation status and international importance. *Bird Conservation International* 13, 151-174. DOI: 10.1017/S0959270903003137
- Rocamora, G., Skerrett, A., 2001 Seychelles. *In Africa and associated islands* (ed. L. Fishpool and M. I. Evans), pp. 751-768. Newbury and Cambridge.
- Saetre, R., Jorge da Silva, A., 1984 The circulation of the Mozambique Channel. *Deep-Sea Research II* 31, 508-585.
- Schouten, M. W., de Ruijter, W. P. M., van Leeuwen, P. J., Ridderrinkohf, H., 2003 Eddies and variability in the Mozambique Channel. *Deep-Sea Research II* 50, 1987-2003.
- Schreiber, R. W., Schreiber, E. A., 1984 Central Pacific seabirds and the El Nino Southern Oscillation: 1982-1983 perspectives. *Sciences* 225, 713-716.
- Schreiber, E. A., Feare, C. J., Harrington, B. A., Murray, B. G. J., Robertson, W. B. J., Robertson, M. J., Woolfenden, G. E., 2002 Sooty Tern (*Sterna fuscata*). *In The Birds of North America*, vol. 665 (ed. A. P. a. F. Gills). Philadelphia, PA.
- Shea, R. E., Ricklefs, R. E., 1996 Temporal variation in growth performance in six species of tropical, pelagic seabirds. *Journal of Animal Ecology* 65, 29-42.

- Stequert, B., Marsac, F., 1986 La pêche de surface des thonidés tropicaux dans l'Océan Indien, vol. 282, pp. 1-213. Rome: FAO Document technique sur les pêches.
- Swallow, J., Fieux, M., Schott, F., 1988 The boundary currents east and north of Madagascar 1. Geostrophic currents and transports. *Journal of Geophysical Research* 93, 4951-4962.
- Villacastin-Herrero, C. A., Underhill, L. G., Crawford, R. J. M., Shannon, L. V., 1996 Sea surface temperature of oceans surrounding subequatorial Africa: seasonal patterns, spatial coherence and long-term trends. *South African Journal of Sciences* 92, 189-197.
- Zubkov, M. V., Quartly, G. D., 2003 Ultraplankton distribution in the surface waters of the Mozambique Channel-flow cytometry and satellite imagery. *Aquatic Microbial Ecology* 33 155-161.

Table 1-Mean laying peaks of the sooty terns according to the breeding sites

Breeding site	Year	N	Mean laying peaks ± SD (day)	Time lag between two successive laying peak (day)
Europa	1995	146	10/07 ± 8	
	2002	211	03/07 ± 7	
	2003	155	29/06 ± 5	4
	2004	146	30/06 ± 4	-1
Juan de Nova	2003	140	06/12 ± 11	
	2004	38	24/11 ± 5	12
Glorieuses	2003	78	01/04 ± 6	
	2004	177	29/2 ± 11	32
Bird Island	1974 <sup>a</sup>		June	

a: Feare 1976

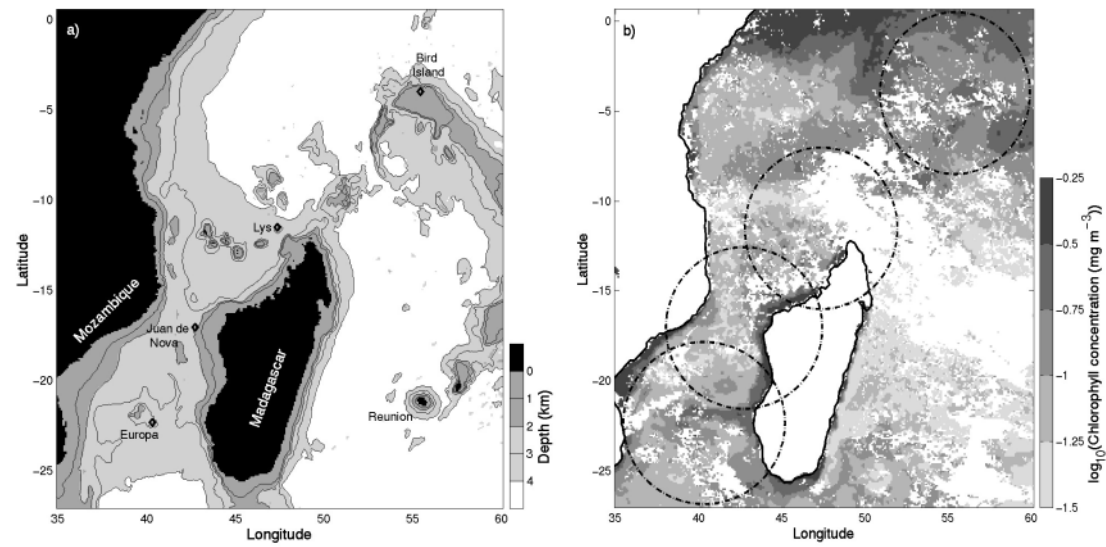


Figure 1- a) Map of the study area, showing main bathymetric features, with diamonds pinpointing the four colonies of sooty terns described in the text. b) Composite of Chlorophyll Concentration (CC) from SeaWiFS data for 13<sup>th</sup>-19<sup>th</sup> January 2004, with circles of radius 500 km indicating the maximum likely foraging range from the islands

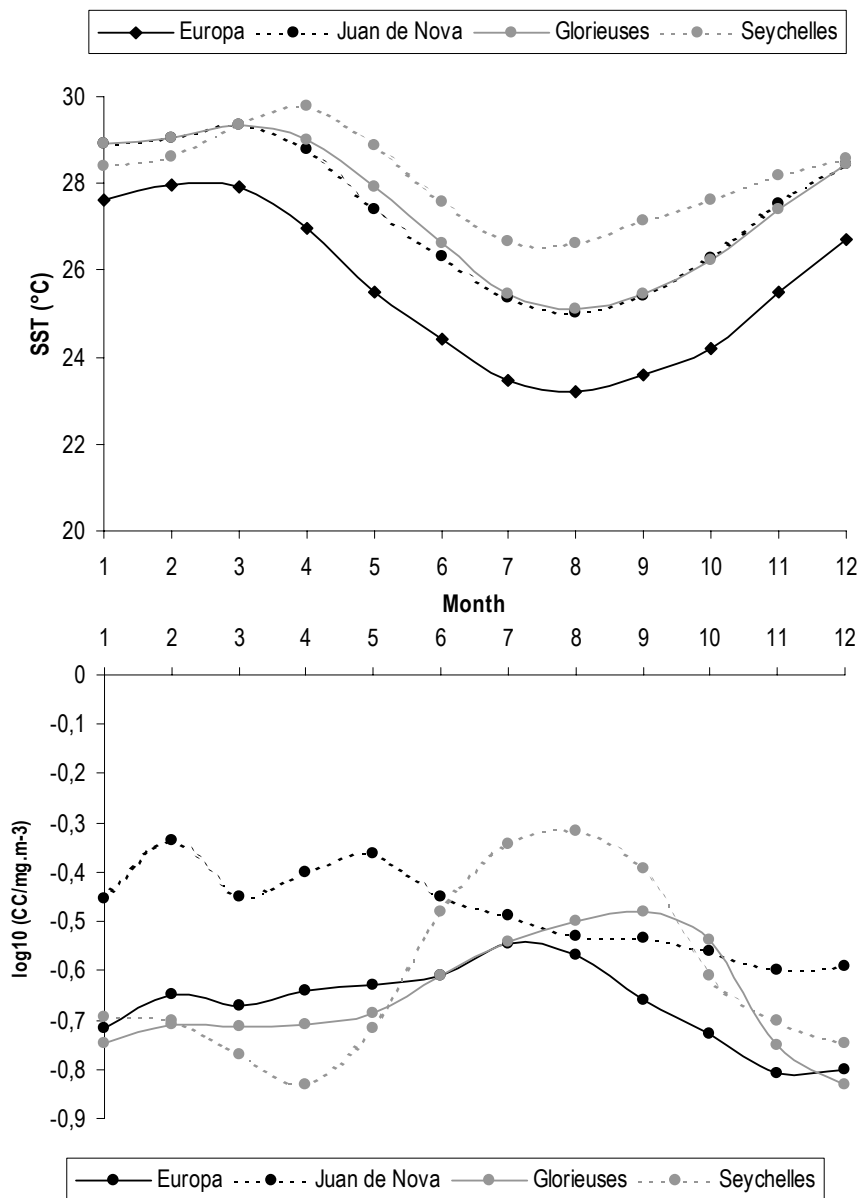


Figure 2- Monthly mean Sea Surface Temperatures (SST) and Chlorophyll Concentration (CC) in the vicinity (500 km) of Europa, Juan de Nova Islands and Glorieuses and Seychelles Archipelagos over the 1997-2003 period



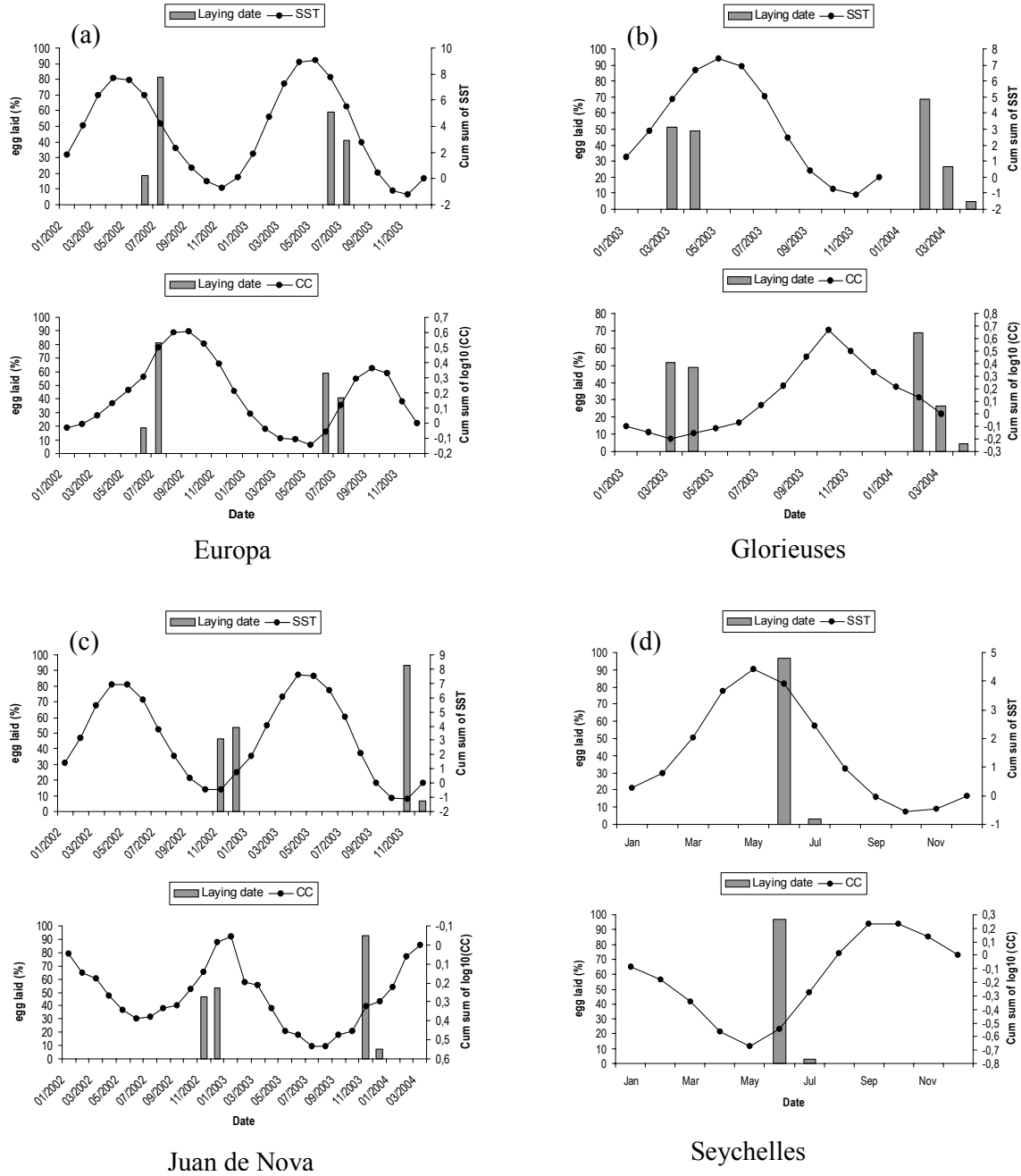


Figure 3-Correlation between the monthly percentage of eggs laid per island (see text) and the cum-sum of the monthly deviation of Sea Surface Temperature (SST) and Chlorophyll Concentration (CC) to the mean of the respective series. For the Seychelles, laying dates are from 1974 and mean SST and CC over the 1997-2003 period

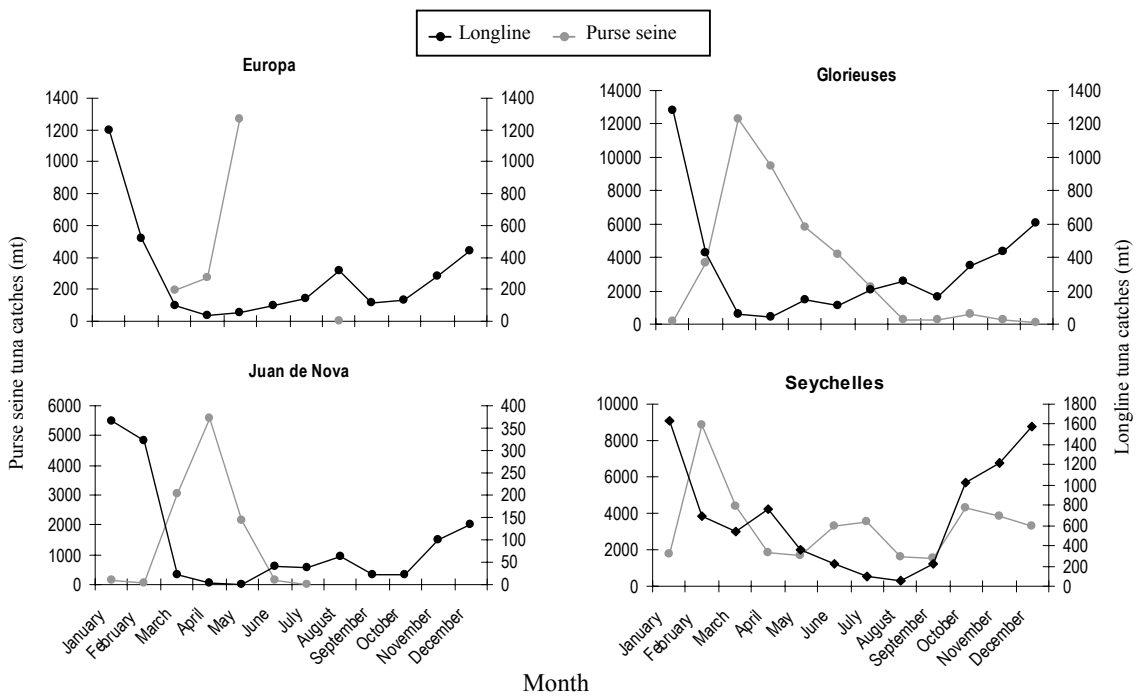


Figure 4-Monthly mean purse seine and long-line tuna catches (in metric tonnes) around Europa, Juan de Nova, the Glorieuses and the Seychelles over the period 1997-2002

## **ANNEXE 8**

### **Diet and feeding ecology of sooty terns *Sterna fuscata* from the Mozambique Channel**

**Jaquemet S., Le Corre M., Potier M. & Cherel Y. (en préparation)**

1 **Diet and feeding ecology of sooty terns *Sterna fuscata* from the Mozambique Channel**

2  
3 **Jaquemet S.<sup>1\*</sup>, Le Corre M.<sup>1</sup>, Potier M.<sup>2</sup> & Cherel Y.<sup>3</sup>**

4  
5 1 : Laboratoire d'Ecologie Marine, Université de la Réunion, 15 avenue René Cassin, BP  
6 7151, 97715 Saint Denis, Réunion Island, France

7 2 : Institut de Recherche pour le Développement, Centre de la Réunion, UR 109 Tethis, BP  
8 172, 97492 Sainte-Clotilde, Réunion Island, France

9 3 : Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UPR 1934 du CNRS, BP 14, 79360 Villiers-en-  
10 Bois, France

11  
12 \*: Corresponding author, [sebastien.jaquemet@univ-reunion.fr](mailto:sebastien.jaquemet@univ-reunion.fr)

13

14

15

16

17

18

19

20

21

22

23

24

25

26 **Abstract:**

27 Over three million pairs of sooty tern *Sterna fuscata* breed annually in the Mozambique  
28 Channel, mostly at three locations that are from the south to north of the channel Europa, Juan  
29 de Nova, and Glorieuses. Seasonal reproduction occur in austral winter at Europa and in  
30 austral summer at Juan de Nova whereas non-seasonal reproduction occur at Glorieuses.  
31 During two consecutive breeding seasons, the diet and the feeding ecology of the sooty tern  
32 were investigated and biomass flux estimated by breeding season and colony. At Europa,  
33 mean mass meal are heavier than at the other colonies and prey larger. The diet is mainly  
34 composed of epipelagic and mesopelagic fish, and flying squid. At Juan de Nova, sooty terns  
35 feed mainly on fish and especially on fish larvae of *Mullidae* and *Engraulidae*. At Glorieuses,  
36 the diet is composed of fish, fish larvae and flying squid. The feeding frequency at Europa  
37 and Juan de Nova was 1.1 and 1.2 meals per day respectively. The consumption of biomass  
38 during a breeding season was estimated for breeders and chicks of the three locations to  
39 31,000 tons. The body condition of the chicks were influenced by the age, the location and the  
40 year. Interannual and seasonal variation of body condition could occur and could be related to  
41 the productivity of the oceanic waters and the nature of the prey. As a consequence, long tern  
42 monitoring of the diet and feeding ecology of the sooty terns would be useful in the study of  
43 the surface fauna variability, and the body condition of fledgling chicks as bioindicator of the  
44 tuna abundance in the Mozambique Channel.

45

46 **Key-Word:** Seabirds, feeding ecology, body condition, mesopelagic fish, fish larvae,  
47 Mozambique Channel

48

49

50

51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65  
66  
67  
68

69 **Introduction**

70 The sooty tern *Sterna fuscata* is a pan-tropical seabird that nests synchronically on isolated  
71 oceanic islands typically in large dense colonies, sometimes numbering hundreds of  
72 thousands of pairs (Schreiber et al 2002). The species is a surface feeder (Ashmole 1971) that  
73 is dependent of schools of surface tuna to prey (Au and Pitman 1986). Despite it is the  
74 world's most numerous tropical seabird (Schreiber et al 2002) few aspects of its feeding  
75 ecology are known, although studies have been conducted in the Pacific Ocean (Ashmole

76 1963, Harisson et al 1983), in the Seychelles (Feare 1976) and in western Australia (Surman  
77 and Wooller 2003). The impact of the species on the inferior level of the marine ecosystems is  
78 not trivial since it have been recently estimated that its consumption ranked fourth of the  
79 world's seabird consumption and averages 3 Mt annually (Brooke 2004).

80 In the Indian Ocean the species is widely distributed but the major populations occur in the  
81 western part, especially in the Seychelles and the Mozambique Channel (Le Corre and  
82 Jaquemet in press, Feare et al submitted). In the Mozambique Channel breeding seabird pairs  
83 averages 3,056,000; more than 99% being sooty terns (Le Corre and Jaquemet in press). Most  
84 of the sooty terns of the Mozambique Channel (> 99%) breed annually at three locations (Le  
85 Corre and Jaquemet in press) that are from the south to the north of the channel : Europa  
86 Island (760,000 pairs), Juan de Nova Island (2,000,000 pairs), and Glorieuses Archipelago  
87 (270,000 pairs). At Europa and Juan de Nova seasonal reproduction occur in austral winter  
88 and austral summer respectively (Le Corre 2001), whereas at Glorieuses non-seasonal  
89 reproduction occur (Le Corre and Jaquemet in press).

90 Except in western Australia (Surman and Wooller 2003), no recent studies have investigated  
91 the diet and feeding ecology of the sooty tern. Moreover many studies on the diet were few  
92 quantitative but rather descriptive with few efforts on the identification of prey. A synthesis of  
93 the knowledge on the diet, however, indicates that the species prey mainly on epipelagic fish,  
94 reef fish larvae and flying squid (Ashmole 1963, Feare 1976, Harisson et al 1983, Hensley  
95 and Hensley 1995, Surman and Wooller 2003). Since results of the diet composition are  
96 generally express in volume of fresh prey rather than in reconstituted biomass, the importance  
97 of the most digested prey are probably underestimated. In the Mozambique Channel, until  
98 now, no study have been conducted on the diet and the feeding ecology of the sooty tern,  
99 although the species is known to have a contrasted breeding regime according to the locations  
100 (Le Corre 2001).

101 The main objectives of this work are, first, to study the food and feeding ecology of the sooty  
102 tern breeding in the Mozambique Channel. Since the three colonies we studied are huge and  
103 the breeding is synchronized in a particular colony, the availability of prey to feed breeders  
104 and chicks during a breeding season is necessary important. Moreover, adults are limited to an  
105 average foraging range of 500km when breeding (Flint 1991). Hence, it seems of interest to  
106 compare the diet and the feeding ecology of the species in relation to the variation of breeding  
107 season and regime (seasonal vs non-seasonal reproduction). Second, we investigate the  
108 impact of the species on the marine environment by estimating biomass removes by colonies  
109 during a breeding season. As the industrial fisheries landings are important in the  
110 Mozambique Channel (Fonteneau 1997), it seems pertinent to compare these catches to the  
111 removal of sooty terns. Finally, we ask whether the sooty tern could be use in the study of the  
112 surface fauna and as bioindicator of the tuna resources.

113

## 114 **Materials and methods**

115

### 116 *Study sites and dietary samples*

117 The study was conducted on three oceanic islands of the Mozambique Channel (Figure 1);  
118 Europa Island (22°20'S, 40°22'E), Juan de Nova Island (17°03'S, 42°44'E) and Lys Island  
119 (Glorieuses Archipelago 11°31'S, 47°22'E), respectively. During two consecutive breeding  
120 seasons we collected stomach contents of sooty terns, mainly on chicks. At Europa Island, in  
121 2002 and 2003, and at Juan de Nova Island, in 2003, stomach contents were sampled during a  
122 large part (> 1/3) of the chicks rearing period. In 2004, samples were collected at Juan de  
123 Nova Island during 2 days only. At Glorieuses the sampling period lasted nine or ten days at  
124 the end of May 2003 and 2004, but chicks were more than 1 month older in 2004. Contents  
125 were mainly collected at dusk when the parents go back to the colonies to feed their chicks.



126 Adults and chicks regurgitated spontaneously when handled. Before sampling we observed  
127 adults feeding their chicks to handle only birds that received a recent meal in order to obtain  
128 the fullest and the less digested content for analysis. To limit disturbance in the growth, birds  
129 were marked individually with a ring after they regurgitated to ensure that no chick was  
130 sampled more than once during a breeding season. Every sample was frozen on the field and  
131 analysed at the laboratory afterwards.

132

### 133 *Diet analysis*

134 In the laboratory stomach contents were thawed and weighed separately. Then, the different  
135 prey items were separated and weighed individually. In each sample, the total number of  
136 individuals of each prey item was estimated. Prey items were identified to the lowest taxum  
137 possible, using taxonomic keys (Smith & Heemstra 1986, Clarke 1986, Smale et al 1995),  
138 reference specimens, and characteristic elements (otoliths, squid beaks, caudal of fish, ...) of  
139 our own collection of prey. For fish, the fork length and caudal length were measured to the  
140 nearest 0.1mm and the fresh mass was estimated to the nearest 0.1g. For cephalopods, the  
141 Dorsal Mantel Length (DML) was measured to the nearest 0.1mm and the fresh mass was  
142 estimated at 0.1g. For crustaceans, the total length and the telson length have been measured  
143 to the nearest 0.1mm and the fresh mass estimated to the nearest 0.1g. The otoliths of fish and  
144 the beak of cephalopods were extracted, and we measured the Otolith Length (OL) and the  
145 Lower Rostral Length (LRL) for the beaks.

146 The importance of each prey in the diet was assessed using the percentage of individuals and  
147 the frequency of occurrence. To estimate the composition by mass of cephalopods,  
148 crustaceans, fish and other items, we calculated reconstituted biomass of prey using published  
149 (Smale et al 1995, Clarke 1986, Le Corre et al 2003) and our own allometric relationships.  
150 For certain species no equations was available, we used in such case the equation of a

151 taxonomically related species or with a similar morphology (Cherel et al 2002). The overall  
152 importance of each prey taxon in the diet was ranked using the Index of Relative Importance  
153 (IRI; Pinkas et al 1971):  $IRI = (N (\%) + M (\%)) * O (\%)$ ,  
154 where N is the numerical abundance, M the reconstituted biomass and O the occurrence.

155

156 Feeding overlap in the diet composition by number of prey and by reconstituted biomass was  
157 also measured between locations for the two years combined and between years for a location,  
158 using the Morisita-Horn Index (C<sub>mh</sub>; Magurran 1988) :  $C_{mh} = (2 \sum (a_{ni} * b_{ni})) / ((d_a + d_b) * aN * bN)$ , where:

160 -  $a_{ni}$  and  $b_{ni}$  are the number (or the reconstituted biomass) of the prey i in the diet of the  
161 sooty tern at the location (or year) a and b respectively

162 - aN and bN are the total number of prey (or the overall reconstituted biomass) in the diet of  
163 the sooty tern at the location (or year) a and b respectively

164 -  $d_a = \sum a_{ni}^2 / aN^2$  and  $d_b = \sum b_{ni}^2 / bN^2$

165 An index of 1 represents a complete overlap in the diet between two locations, whereas 0  
166 indicates no similarity in the diet composition. Finally, significant overlap in the diet is  
167 assumed for index values  $\geq 0.6$  (Magurran 1988).

168

### 169 *Feeding frequency and body mass variation*

170 At Europa, and Juan de Nova, in 2003, we studied the feeding frequency and the body mass  
171 variation of chicks older than 7 days. We enclosed chicks marked with colour-ring in a pen of  
172 0.5m high, hidden in the herbaceous vegetation, to reduce perturbations for parents and to  
173 avoid that chicks injured themselves by rubbing on the wire mesh. During 7 to 9 days we  
174 observed continuously with binoculars, from 6:00 to 24:00, the feeding activity of the parents  
175 from a hide. Every feeding event and the hour it occurred were noted for each chick. Every 6

176 hours, in addition, we weight the chicks (accuracy  $\pm 1$ g) to estimate the variations of the body  
177 mass and to identify feeding events that occurred between 24:00 and 6:00 or that we could  
178 have miss during the day time. During the 6h periods, an increase in body mass of at least 2g  
179 was considered to result from a feeding event.

180

### 181 *Body condition of chicks*

182 In addition to chicks handled for food sampling, the wing chord and the body mass of  
183 randomly selected individuals were measured during all the duration of the field work. For all  
184 years and locations we pooled all chick measurements and estimated the following  
185 relationship between the wing chord (mm) and the body mass (g):  $\text{body mass} = 50.747 * \ln(\text{wing chord}) - 99.758$ ,  $r^2 = 0.71$ ,  $p < 0.01$ . Using this relationship, a theoretical body mass  
186 (TM) at each wing chord was calculated. The age of all chicks was estimated with the wing  
187 chord measurement, using growth curves calculated for sooty terns from the Seychelles  
188 (Feare 1976). A Body Condition Index (BCI) was calculated for each chicks using the  
189 following equation (Le Corre et al 2003):  $\text{BCI} = 1 - (\text{residual OM}) / \text{TM}$  where,

190 - OM is the Observed Mass (g)

191 - residual OM is  $\text{TM} - \text{OM}$ .

192  
193 If  $\text{BCI} = 1$  then the chick had the expected body mass. Values  $> 1$  or  $< 1$ , respectively,  
194 indicate that the chick was heavier or lighter than expected for its age. We considered two age  
195 classes for the chicks: 1-30 days and older than 30 days. These classes correspond to two  
196 stages of development: downy and feathered chicks, for which the feeding frequency are  
197 approximately 2 feeds/ day to 1 feed / 2 days respectively (Feare 1976). We analysed the  
198 body condition of chicks according to the age classes, sites and years.

199

200 *Food consumption by breeders and chicks during the chick-rearing period*

201 The amount of food ingested by chicks of the different locations during a chick rearing period  
202 including 60 days of chick rearing and 30 days of post-fledgling cares (Schreiber et al 2002)  
203 was estimated. We used a model that includes the mean mass of a meal, the feeding frequency  
204 of the chicks and the population size (Le Corre & Jaquemet in press). Since no data on the  
205 feeding frequency at Glorieuses were available, we used the value of Europa Island, assuming  
206 that this could induce a severe bias. Following Karnovsky & Hunt (2002), we estimated the  
207 energy requirements of the breeding individuals during the breeding season at the different  
208 locations and after we calculated biomass removes from adults during a breeding season. For  
209 this, we used the published estimates of the number of breeding individuals (Le Corre &  
210 Jaquemet in press), the Field Metabolic Rate (FMR,  $\text{kJ}\cdot\text{day}^{-1}$ , Nagy et 1999), and the duration  
211 of the breeding activity of the adults in day (incubation and rearing periods totalling on  
212 average 120 days, Schreiber et al 2002). This gives us an estimation of the energy demand for  
213 breeding adults. Then, using a coefficient of assimilation for sooty terns of 0.8 (Schreiber et al  
214 2002) and a typical energy density of prey of  $5.5 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$  (Clarke and Prince 1980; Brooke  
215 2004), we evaluated a theoretical amount of food ingested by the adults during their breeding  
216 activity.

217

218 **Results**

219 We analysed 437 stomach contents of sooty terns sampled during the chicks rearing period,  
220 which overall contained 5254 prey items. The contents from Europa both years and those  
221 from Juan de Nova in 2004 were significantly heavier than the others, and the lightest of all  
222 being those from Glorieuses (Table 1). The mean number of prey per content do not differ  
223 between years for a location, but was significantly smaller at Europa compared to the other  
224 islands (Table 1). The number of families of prey in the diet was low ( $\leq 20$ ) whatever the

225 location and the year. The diet of the sooty terns of Glorieuses was the less diversify ( $\leq 10$   
226 families), and that of Europa in 2003 the more diversify (23 families). At Juan de Nova and  
227 Glorieuses, finally, the number of prey families was stable between years whereas at Europa it  
228 differed largely.

229

### 230 *Diet composition*

231 Sooty terns from the Mozambique Channel fed mainly on fish, fish larvae, and squids. On the  
232 other hand, whatever were the locations, crustaceans and other organisms were scarce in the  
233 diet (Table 2, Figure 2). By number, dominant prey were fish at Europa, fish larvae at Juan de  
234 Nova and Glorieuses, whereas by reconstituted mass cephalopods were dominant at Europa  
235 and Glorieuses and fish at Juan de Nova. Cephalopods and fish occurred in 75% and 81% of  
236 the contents at Europa, 46% and 85% at Juan de Nova, and 72% and 67% at Glorieuses. At  
237 Juan de Nova and Glorieuses, fish larvae were important prey that occurred in 84% and 60%  
238 of the contents, representing more than 20% of the reconstituted mass and 69% of the number  
239 of prey. Fish larvae were scarce at Europa and occurred in 11% of the contents only.  
240 Crustaceans were found in the contents at Europa (7.4 % of total number of prey), Juan de  
241 Nova (0.2 %), but were never collected at Glorieuses. Algae and insects were occasionally  
242 found in the contents and they never represented more than 0.1% of the reconstituted mass.

243 The cephalopods were mainly composed of flying squids from the family *Ommastrephidae*  
244 with the dominant species *Sthenoteuthis oualaniensis* that was present in 53% of the contents  
245 at Europa and Glorieuses, and of which the IRI value ranked first (Table 2). At Juan de Nova,  
246 the IRI value of *S. oualaniensis* ranked third and the species was present in 33% of the  
247 contents.

248 The fish and fish larvae preyed by sooty terns were epipelagic, mesopelagic and reef species.

249 Juveniles of small epipelagic fishes of the families *Carangidae*, *Exocoetidae*, and

250 *Hemiramphidae*, and of larger pelagic fishes of the families *Scombridae* and *Sphyraenidae*  
251 were eaten in various proportions by terns of the three islands (Figure 3). On the other hand,  
252 mesopelagic fishes (*Nomeidae*) were almost exclusively eaten at Europa where the family was  
253 numerically dominant in the diet (Figure 3). The second important fish preyed at Europa was  
254 *Decapterus* sp.. The *Decapterus* sp. were the dominant fish by number in the diet of the terns  
255 of Juan de Nova (29%), and scombrid fish were also important items (21% of the fish). At  
256 Glorieuses, the fish prey were numerically dominated by flyingfish (*Exocoetidae* 33% of the  
257 fish) and *Sphyraenidae* (26%) whereas *Carangidae* were scarce and mesopelagic fish never  
258 found (Figure 3). The proportion of fish larvae in the diet composition was closely related for  
259 Juan de Nova and Glorieuses and differed widely from Europa. The dominant family at  
260 Europa was the *Mullidae* (43% of the number of larvae); a large proportion of larvae,  
261 however, was not identified (42%). At Juan de Nova and Glorieuses, the *Engraulidae* were  
262 dominant by number, *Mullidae* and *Holocentridae* were the two others important families.  
263 The *Engraulidae*, however, were less important in mass and never exceeded 8% of the total  
264 reconstituted mass of the diet conversely to the *Mullidae* that are post-larvae with heavier  
265 individuals. As a consequence, *Mullidae* were the dominant species in the diet at Juan de  
266 Nova. (IRI ranked first) and also was an important prey of the diet of the sooty tern from  
267 Glorieuses.

268 Crustaceans of the diet of the sooty terns from the Mozambique Channel were pelagic  
269 shrimps, crabs and stomatopods. A single crab (*Portunidae*) and a single shrimp  
270 (*Acantheephyra sanguineus*) were found in the contents of Juan de Nova. At Europa, 12  
271 shrimps were recorded, 6 *Aristeidae* and 6 *Peneidae* that represented 0.4% of the total  
272 reconstituted mass; and 66 pelagic stomatopods *Natosquilla investigatoris* that were present  
273 in 2% of the contents and constituted 0.2% of the biomass.

274 Considering the characteristics of the diet previously described for the different locations,  
275 dietary overlap based upon the number of prey and reconstituted biomass differed (Table 3).  
276 The feeding overlap in number of individuals is significant between Juan de Nova and  
277 Glorieuses (93%) only and almost nonexistent between Europa and both Juan de Nova and  
278 Glorieuses (< 23%). By reconstituted biomass, on the other hand, the overlap is almost  
279 significant between all locations. It is more important between Europa and Glorieuses (89%)  
280 than between Juan de Nova and Glorieuses (67%). It was the smallest between Europa and  
281 Juan de Nova (54%). The feeding overlap between years for a location is important for all  
282 sites. It is the highest for Juan de Nova and the lowest for Europa (Table 3).

283

#### 284 *Prey size*

285 Using the OL (mm) and the LRL (mm), we compared the mean size and the length frequency  
286 distribution of some important prey according to the locations and reconstituted the body  
287 length of those prey. Whatever were the prey, they were always smaller at Glorieuses than at  
288 the other locations. However, *Exocoetidae* were not significantly smaller than those of  
289 Europa, and *Oxyporamphus micropterus micropterus*, and both *Holocentridae* did not differ  
290 significantly from those of Juan de Nova (all Mann-Whitney test > 0.05, Table 4). On the  
291 other hand, flyingfish from Juan de Nova were significantly larger than at Europa and  
292 Glorieuses, whereas *Decapterus* sp. were significantly smaller at Juan de Nova compared to  
293 Europa (all Mann-Whitney test < 0.01).

294 The mean size (Mann-Whitney test  $p > 0.05$ ) and the length distribution frequency  
295 (Kolmogorov-Smirnov test  $p > 0.05$ ) of the main fish larvae *Mulloidés* sp. were not  
296 significantly different between Europa and Juan de Nova, but both differed significantly from  
297 Glorieuses (all Mann-Whitney test  $p < 0.01$  and Kolmogorov-Smirnov test  $p < 0.01$  ; Table 4,  
298 Figure 4). At Europa and Juan de Nova there were at least two distinct classes of age whereas

299 at Glorieuses only a class of age occurred. In the 3 islands, however, the first mode was  
300 closely related, with OL between 0.9 and 1.0 mm. *Sthenoteuthis oualaniensis* were the larger  
301 at Europa and the smaller at Glorieuses (Table 4) and the length distribution differed  
302 significantly according to the locations (all Kolmogorov-Smirnov test  $p < 0.01$ , Figure 4). As  
303 observed for the *Mullidae*, at Glorieuses, the squids were almost all distributed in an only  
304 class of age whereas at Europa and Juan de Nova several classes of ages. At Juan de Nova,  
305 however, small individuals were more numerous than at Europa.

306

### 307 *Feeding frequency and body mass variation*

308 Sooty terns chicks aged of less than 30 days were fed more than once a day. The feeding  
309 frequency, in 2003, was not significantly different between Europa and Juan de Nova (Table  
310 5). Parents fed their chicks mainly at dusk and during the first part of the night (before  
311 midnight) at Europa and mainly in the afternoon at Juan de Nova (Figure 5). This results to an  
312 increase of the mean body mass of chicks by six hour periods during the peak of feeding  
313 (Figure 5). Surprisingly, the daily body mass change was inversely correlated to the feeding  
314 frequency, although no significant variations occurred between locations (Table 5).

315

### 316 *Body condition of chicks*

317 The body condition of chicks was significantly different according to the locations and the  
318 classes of ages (2-way ANOVA,  $p < 0.01$ ). The overall BCI (with all ages) was the lower for  
319 Glorieuses in 2004, but do not differ significantly from Juan de Nova 2004 (post-hoc Tukey's  
320 HDS test,  $p > 0.05$ ). The higher value was calculated for Glorieuses in 2003, but it did not  
321 differed significantly from Europa 2003 (post-hoc Tukey's HDS test,  $p > 0.05$ ). Considering  
322 all locations and years, the BCI of young chicks ( $< 30$  days) were significantly lower than  
323 those of old chicks. The lowest value of BCI was observed at Glorieuses in 2004 and the



324 highest at Europa in 2003 (Table 6). For the two classes of age, BCI were higher in 2003 for  
325 each location except Europa.

326 For chicks younger than 30 days, the higher BCI was for those of Europa in 2003 and the  
327 weaker at Europa in 2002, but did not differ significantly from those of Juan de Nova 2003  
328 and Glorieuses 2004 (Table 6). For chicks older than 30 days, they have the optimal condition  
329 at Europa in 2002, and the worst at Juan de Nova and Glorieuses 2004. Finally, only at  
330 Glorieuses in 2003, chicks of the two classes of age were in similar condition.

331 The mean body mass of old chicks from Europa were higher than at the other sites whereas  
332 those of Juan de Nova and Glorieuses were very similar whatever the years, as already  
333 observed for younger chicks (< 30 days, Table 6).

334

#### 335 *Estimation of the food consumption by chicks*

336 The estimation of the biomass intakes necessary to feed chicks during the rearing period for  
337 the three locations is 5269 tons (Table 7). Although the parameter affecting mainly the model  
338 is the size of the breeding population, the heavier meals and the higher feeding frequency at  
339 Europa lead to a ratio of the proportion of the total breeding pairs against the total food  
340 consumption higher than 1 while it is of only 0.5 at Glorieuses where the mean meals mass  
341 were the lighter. This model is simple but emphasizes, however, the huge availability of  
342 certain prey groups in the vicinity of the breeding sites. Hence, in austral summer more than  
343 1000 tons of fish larvae are consumed by chicks of Juan de Nova only. Similarly, more than  
344 130 tons of mesopelagic fishes are consumed by the chicks of Europa. The overall energy  
345 requirements for adults from the different locations are high (Table 7), considering their  
346 relatively small FMR. This leads to an estimation of the amount of food consumed by the  
347 breeders during their breeding activity of 25,490 tons, and to more than 30,700 tons by the  
348 part of the population involved in the reproduction (i.e. adults and chicks, Table 7).

349

350 **Discussion**

351 Our results demonstrate that, in the Mozambique Channel, sooty terns do not have the same  
352 diet according to the breeding locations. This diet is based on a limited number of key species,  
353 as observed in western Australia (Surman and Wooller 2003), that differed according to the  
354 locations. At Europa in the south of the channel where seasonal winter reproduction occurred,  
355 individuals prey mainly on flying squids and juveniles of epipelagic and mesopelagic fish. At  
356 Juan de Nova in the central part of the channel where summer reproduction occurred, sooty  
357 terns feed mainly larvae of epipelagic and reef fish. At Glorieuses in the north of the channel  
358 where the reproduction is non-seasonal, individuals prey on flying squids, juveniles and  
359 larvae of epipelagic fish, and larvae of reef fish. This suggests that the distribution of prey  
360 changes with seasons and locations. Since breeding populations of the three islands are huge  
361 (Le Corre and Jaquemet in press) and adults are limited in their foraging range during chicks  
362 rearing period (Flint 1991), large aggregations of prey necessarily occurred in the vicinity of  
363 the breeding sites. Moreover these aggregations are probably predictable when seasonal  
364 reproduction of sooty terns occurred, and are less temporally marked when non-seasonal  
365 reproduction occurred. Such situations lead to contrasted feeding ecology in the different  
366 locations, but in all of them large amount of biomass are removed by breeding season.

367

368 *Diet composition and prey size*

369 In the Mozambique Channel, flying squids and fish form the bulk of the food of the sooty  
370 terns (Table 8), as observed at Ascension (Ashmole 1963) and Hawaii (Harrison et al 1983) in  
371 the Pacific Ocean, and in the Seychelles (Feare 1976) and the Australian coast (Surman and  
372 Wooller 2003) in the Indian Ocean. Precise data on the diet of the sooty terns are, however,  
373 scarce and not easily comparable (Table 8). In the Mozambique Channel the nature of the

374 different prey is highly variable, resulting in various diet composition according to the  
375 locations. At Europa in one hand, sooty terns prey mainly on larger pelagic organisms; at Juan  
376 de Nova on the other hand, they prey mainly on fish larvae. Finally, at Glorieuses, the diet  
377 seems to be intermediate between the two others. In all locations, many species occurred in  
378 few number, indicating that sooty terns are not very selective in their diets and rather  
379 opportunistic as already observed in Hawaiian waters (Harisson et al 1983), in the Dry  
380 Tortugas (Hensley and Hensley 1995), and western Australia (Surman and Wooller 2003).  
381 Interestingly the interannual feeding overlap in biomass was significant ( $> 0.6$ ) at each  
382 location, suggesting that a minimum mass of meal is required but that the nature of the prey is  
383 less important.

384 At Europa the stomach contents were the heaviest and the mean number of prey per content  
385 the smallest, indicating that the mean size of prey is larger than at the other locations. This  
386 results particularly of the main importance of *Sthenoteuthis oualaniensis* present in the  
387 content, which are significantly larger than those captured at Juan de Nova and Glorieuses.  
388 The carangid fish *Decapterus sp.*, which are also important prey of sooty terns at Europa, are  
389 larger than those found in the contents of Juan de Nova. Finally, mesopelagic fishes  
390 (*Cubiceps sp.* particularly), which represent large prey compared to the overall organisms  
391 eaten, were numerous at Europa only, particularly in 2003 and also explained the lowest  
392 feeding overlap observed at this location compared to the others. The presence of these  
393 pelagic prey is related to the overall enrichment of the waters in the south of the channel in  
394 austral winter. Indeed, the primary production is the higher in the area in winter (Quartly and  
395 Srokosz 2004) and tuna are abundant (Le Corre 2001) leading probably to an increase of the  
396 overall feeding opportunities for breeding terns.

397 At Juan de Nova, the diet is based on fish essentially and on fish larvae especially, which are  
398 small prey. The *Mullidae* and the *Engraulidae* represent more than 50% of the number of prey

399 and 25% of the biomass. Considering the large number of individuals, the overall biomass of  
400 fish larvae rest, however, relatively modest compared to the less numerous larger fish and  
401 squids. In most pelagic seabirds (Le Corre et al 2003), chick-rearing adults forage in the open  
402 ocean and strive to collect the “target payload mass” as quickly as possible (Schaffer 1990).  
403 In this condition, fish larvae are theoretically of few interest compared to larger prey. Hence,  
404 the numerical dominance of fish larvae indicates that these prey are very abundant around  
405 the breeding site and that it is probably more advantageous for adults, because less  
406 energetically costly, to forage on such aggregations than preying on larger organisms more  
407 patchy distributed. Numerical dominance of fish larvae in the diet of sooty terns have  
408 previously been observed in other breeding locations (Harrison et al 1983, Surman and  
409 Wooller 2003), especially the main presence of goatfish, which were also commonly eaten in  
410 spring at Hawaii (Harrison et al 1983). The feeding overlap observed between years for Juan  
411 de Nova, although in 2004 contents were collected during two days when chicks were one  
412 month older, was high. This traduces a similar availability of prey during two consecutive  
413 seasons and all along a breeding season. This could explain that Juan de Nova is one of the  
414 larger colonies of the Indian Ocean (Le Corre and Jaquemet in press), because of the high  
415 predictability and availability of prey in the vicinity of the colonies during all the breeding  
416 season.

417 At Glorieuses, where the reproduction is non-seasonal (Le Corre and Jaquemet in press), the  
418 stomach contents are the lightest. Prey are also of smaller sizes compared to Europa and Juan  
419 de Nova and the diversity of prey is the lowest. This suggest that the prey availability is less  
420 important and that seasonal aggregations of prey are probably less marked than around the  
421 two other locations. If no seasonal changes of the marine environment occurred or have rather  
422 little effect on breeding success, breeding at less than annual intervals might be advantageous  
423 for sooty terns (Ashmole 1963). Hence the breeding regime of the terns at Glorieuses may

424 traduce few seasonal changes of the marine environment and this may result of the position of  
425 the island, which is yearly through the South Equatorial Current flow (Swallow et al 1998).  
426 The moderate feeding overlap in number of prey between years reinforces the idea of a less  
427 predictable environment. As in Juan de Nova, however, the fish larvae are numerically  
428 dominant and this suggests that fish larvae are more abundant in the northern part of the  
429 channel compared to the southern one. The winter season is also perhaps not favourable for  
430 the reproduction of the coral reef species in the area. The study of the diet of sooty terns from  
431 Glorieuses, when reproduction will occur in winter, could give us more information about  
432 this.

433

434 *Feeding frequency, daily mass changes and body condition of chicks*

435 The feeding frequency observed at Europa and Juan de Nova slightly differed, with a higher  
436 feeding frequency at Europa than at Juan de Nova. These values were, however, close of these  
437 recorded in the Seychelles for chicks younger than 30 days, with more than a meal per day  
438 (Feare 1976). Although they do not differ significantly, daily body mass changes were weaker  
439 in 2003 at Europa than at Juan de Nova, and these changes were inversely correlated with the  
440 feeding frequency. This probably results from the age of the chicks that were in overall  
441 younger at Europa than Juan de Nova (Table 5). For both locations, the mean daily mass  
442 changes over the short study period (< 10days) are inferior to those observed at Hawaii for  
443 chicks younger than 29.5 days (Brown 1976). The hatching date plays an important role in the  
444 growth of the chicks and seems to be related to the reproduction experience of the adults  
445 (Brown 1976). Since our chicks were born in the peak of hatching, the weaker daily mass  
446 increase do not seem related to the hatching date of chicks but rather to the age of the chicks.  
447 Indeed, variation in the increments of young chicks depends more on the age than on variation  
448 of food availability (Shea and Ricklefs 1996).

449 The body condition of chicks over the rearing period traduce the quality of their diet that is  
450 influenced by the ability of adults to forage and the productivity of the marine environment,  
451 expressed in overall availability and nature of prey in the waters surrounding the colonies.  
452 The high BCI in 2003 whatever were the locations suggest that the ocean was more  
453 productive this year compared to the others. The environment could also change over a  
454 breeding period judging from the difference of body condition between young and older  
455 chicks at Europa in 2002. Weather events could also influence the body condition of  
456 individuals like at Juan de Nova in 2004 where the mean BCI is weak after the colony was hit  
457 by a tropical cyclone as already noted for sooty terns of Midaway Island that were negatively  
458 affected by the 1982-83 ENSO event (Shea and Ricklefs 1996). Finally, it is of interest to note  
459 that the body condition of chicks from Glorieuses are not significantly weaker than on the  
460 other locations, although the mean meal mass is weaker at this location, suggesting that either  
461 the feeding frequency is higher at this location or that individuals are adapted to lighter meals  
462 and have perhaps a higher assimilation rate. In the state of uncertainty, we opt in the model of  
463 consumption in the Glorieuses for a high feeding rate and hence used this of Europa, which  
464 higher than this of Juan de Nova.

465

#### 466 *Impact of breeding sooty terns on the marine environment*

467 With their high abundance sooty terns have an elevated energetic demand when breeding.  
468 They are, hence, responsible of large biomass removed from the marine ecosystems of the  
469 Mozambique Channel as recently suggested at the world scale, where the species ranked  
470 fourth in the seabird world consumption (Brooke 2004). Our model indicates that almost  
471 31,000 tons of biomass are removed during a breeding season by adults of sooty terns from  
472 Europa, Juan de Nova and Glorieuses for themselves and their chicks. Our model is not free  
473 from bias since we do not consider any chicks mortality and use the same feeding frequency

474 during all the rearing period while this frequency decreases for chicks older than 30 days  
475 (Feare 1976). If we add the consumption of the non-breeders, however, the biomass removes  
476 are comparable to the industrial tuna fisheries landings of the Mozambique Channel (46,000  
477 tons.year<sup>-1</sup>) as already suggested for the area (Le Corre and Jaquemet, in press). Interestingly,  
478 this finding is similar to a recent estimation of the food consumption of the world's seabirds  
479 that are comparable to the world fisheries landings (Brooke 2004). The fact that seabirds have  
480 similar removes than the fisheries landings do not implies, however, competition between  
481 seabirds and fishermen (Brooke 2004). Our result indicates that tropical seabirds are an  
482 important component of the marine ecosystems generally and of the pelagic food webs of the  
483 Mozambique Channel particularly. The patterns of biomass flux to sooty terns, however,  
484 show strong temporal and spatial variations that probably reflect the underlying patterns of  
485 primary and secondary production, as already observed for other important seabird  
486 populations (Karnovsky and Hunt 2002). The use of stable isotopic could help to determine  
487 the foraging area and the trophic level of the individuals outside their breeding season as  
488 already demonstrated for sub-antarctic species (Cherel al 2002).

489

#### 490 *Seabirds as bio-indicators of the marine environment*

491 The important presence, at Europa, of mesopelagic fish in the diet of a surface feeder  
492 (Ashmole 1971) is puzzling. How the deep-sea fishes become available to surface-feeder  
493 seabirds remains to determined. Since sooty terns are commensal of surface tuna to feed (Au  
494 and Pitman 1986) and could feed at night (Gould 1967), one can imagine that at night such  
495 species migrate to the surface perhaps helped in that by feeding schools of tunas. An  
496 epipelagic stage of these species being possible. Moreover, the more important presence of  
497 such organisms in 2003 at Europa compared to 2002 indicates a different in the availability of  
498 prey around the island in two consecutive years. The abundance of fish larvae in the diet of

499 the sooty terns of Juan de Nova and Glorieuses traduce their important availability at the  
500 surface in the vicinity of these islands during two consecutive years, and suggest high  
501 recruitment at these periods in the area. In all the cases, our study confirms the potential use  
502 of seabirds as indicator of spatial and temporal variation of the surface fauna as already  
503 demonstrated in the Pacific (Ashmole and Ashmole 1968), in the Southern Ocean (Cherel and  
504 Weimerskirch 1999) and off Japan (Deguchi et al 2004). Similarly, the difference of body  
505 condition of chicks, especially before fledgling, from one season to another could reflect  
506 differences in the productivity of the waters or variation of tuna abundance (Le Corre and  
507 Jaquemet in press) in the vicinity of the colonies since sooty terns are commensal of such  
508 marine predators (Au and Pitman 1986). Hence long term monitoring of the diet of the sooty  
509 terns from the Mozambique channel could reveal temporal and geographical patterns in  
510 foraging conditions that could reflect variation in the marine environment and resource level.  
511 A similar monitoring have already been started on a summer seasonal breeding species at  
512 Europa the re-tailed tropicbird *Phaethon rubricauda* (Le Corre et al 2003). Comparative  
513 studies of the diet of summer and winter breeders could help to draw up a picture of the  
514 surface fauna of the Mozambique Channel, with references to the life cycle of the species.

515

### 516 *Conclusion*

517 Our study demonstrates that the sooty terns of the Mozambique Channel are an important top  
518 predator of the pelagic waters when breeding. They have a diet based on key species that vary  
519 according to the locations and the seasons, but are also opportunistic and could feed on a large  
520 diversity of prey including mesopelagic fishes. The study of their diet enquires on the  
521 availability of marine organisms in the waters surrounding their breeding sites and the body  
522 condition of chicks reflects the productivity of the ocean.



523 Since they are commensal of surface tuna to feed (Au and Pitman 1986), it could be of  
524 interest to study the diet of surface tuna of the same area at the same time, as already done off  
525 Hawaii (Harrison and Seki 1987), to know if there is a segregation of the prey between these  
526 top predators or competition for the resources. Such study could give cues on the possible  
527 impact of the purse seine fisheries on the dynamic of the sooty tern populations.

528

529

530

531

532

533

534

535

536

537

538

539

540

541

542

543

544

545

546 Table 1-Synthesis of the main characteristics of the dietary samples of the sooty terns of the Mozambique Channel according to the year and the  
 547 locations. sd: standard deviation. Values per line with different letters are significantly different from each other at  $p < 0.05$  at least.  
 548

	Europa		Juan de Nova		Glorieuses	
	2002	2003	2003	2004	2003	2004
Sampling period (days)	45	69	21	2	10	9
Number of samples	84	110	101	44	50	48
Mean wet mass of sample $\pm$ sd (g)	$18.8 \pm 12.4^a$	$20.3 \pm 14.5^a$	$15.8 \pm 8^b$	$18.8 \pm 8.9^a$	$6.7 \pm 4.5^c$	$10.0 \pm 4.8^d$
Number of prey	424	659	2003	740	813	615
Number of families	13	23	17	16	11	10
Mean number of prey per sample $\pm$ sd	$5.0 \pm 5.5^a$	$6.0 \pm 6.7^a$	$19.8 \pm 22.4^b$	$17.0 \pm 16.5^b$	$17.6 \pm 30.4^b$	$12.8 \pm 14.2^b$

549



Unidentified Exocoetidae	27	13.9	47	4.3	99.5	1.6	17	25	17.2	37	1.3	89.6	2.4	13	31	31.6	59	4.1	87.9	6.3	5
Hemiramphidae																					
<i>Oxyporamphus micropterus micropterus</i>	5	2.6	6	0.6	40.4	0.6	18	51	35.2	82	3.0	301.7	8.1	5	21	21.4	31	2.2	73.9	5.3	7
Myctophidae																					
<i>Diaphus</i> sp.	1	0.5	1	0.1	3.3	0.1	27														
Unidentified Myctophidae	1	0.5	1	0.1	3.2	0.1	27														
Nomeidae																					
<i>Cubiceps capensis</i>	10	5.2	43	4.0	121.7	2.0	12														
<i>Cubiceps pauciradiatus</i>	10	5.2	14	1.3	34.1	0.5	16	1	0.7	1	<0,1	3.0	0.1	23							
<i>Cubiceps</i> sp.	33	17.0	128	11.8	319.9	5.1	4	1	0.7	1	<0,1	3.0	0.1	23							
<i>Psenes arafurensis</i>								5	3.4	5	0.2	33.0	0.9	18							
Scombridae																					
<i>Auxis</i> sp.	1	0.5	2	0.2	40.0	0.6	24														
Unidentified Scombridae	11	5.7	15	1.4	129.6	2.1	13	48	33.1	117	4.3	185.4	5.0	6	9	9.2	9	0.6	21.2	1.5	11
Sphyraenidae																					
<i>Sphyraena acutipinnis</i>	4	2.1	26	2.4	61.0	1.0	7														
<i>Sphyraena</i> sp.	23	11.9	46	4.2	104.4	1.7	8	22	15.2	31	1.1	92.8	2.5	15	30	30.6	47	3.3	93.4	6.7	6
Sternoptichidae																					
Unidentified Sternoptichidae								1	0.7	1	<0,1	3.3	0.1	23							
Trichiuridae																					
Unidentified Trichiuridae	3	1.5	5	0.5	22.7	0.4	20														
Unidentified Fish	36	18.6	52	4.8	216.1	3.5	5	23	15.9	48	1.7	151.5	4.1	11	22	22.4	30	2.1	65.2	4.7	8
<b>Fish Larvae and Post-Larvae</b>	<b>22</b>	<b>11.3</b>	<b>122</b>	<b>11.2</b>	<b>85.0</b>	<b>1.4</b>		<b>122</b>	<b>84.1</b>	<b>2051</b>	<b>74.7</b>	<b>1192.9</b>	<b>32.1</b>		<b>59</b>	<b>60.2</b>	<b>986</b>	<b>69.0</b>	<b>282.5</b>	<b>20.2</b>	
Acanthuridae																					
<i>Acanthurus</i> sp.								1	0.7	3	0.1	2.1	0.1	23							
Unidentified Acanthuridae	1	0.5	1	0.1	1.0	<0,1	27														
Apogonidae																					
<i>Apogon cookii</i>								1	0.7	2	0.1	0.4	<0,1	23	1	1.0	3	0.2	0.6	<0,1	19
Engraulidae																					
Unidentified Engraulidae	1	0.5	5	0.5	0.8	<0,1	26	42	29.0	1060	38.6	169.6	4.6	2	22	22.4	689	48.2	110.2	7.9	2
Hemiramphidae																					
Unidentified Hemiramphidae								1	0.7	1	<0,1	0.3	<0,1	24							
Hemulidae																					
<i>Pomadasys</i> sp.	1	0.5	1	0.1	0.9	<0,1	27														
Unidentified Hemulidae															1	1.0	14	1.0	4.2	0.3	16
Holocentridae																					
<i>Myripristis</i> sp.								23	15.9	41	1.5	19.3	0.5	16	9	9.2	13	0.9	5.8	0.4	12
<i>Sargocentron</i> sp.								61	42.1	208	7.6	128.9	3.5	4	13	13.3	58	4.1	34.6	2.5	9
Unidentified Holocentridae	2	1.0	3	0.3	2.1	<0,1	25	1	0.7	1	<0,1	0.7	<0,1	24							
Istiophoridae																					
Unidentified Istiophoridae								1	0.7	1	<0,1	3.0	0.1	23							
Monacanthidae																					
Unidentified Monacanthidae								1	0.7	1	<0,1	1.7	0.1	23							
Mullidae																					
<i>Mulloidis</i> sp.	13	6.7	56	5.2	70.0	1.1	11	78	53.8	559	20.4	840.8	22.6	1	33	33.7	147	10.3	117.7	8.4	4
Synodontidae																					
<i>Synodus</i> sp.	3	1.5	5	0.5	1.8	<0,1	22														
Tetraodontidae																					
<i>Lagocephalus lagocephalus</i>								2	1.4	2	0.1	1.0	0.0	23							
Unidentified Fish Larvae	5	2.6	51	4.7	8.4	0.1	15	23	15.9	172	6.3	25.8	0.7	9	13	13.3	62	4.3	9.3	0.7	10
<b>Others</b>	<b>2</b>	<b>1.0</b>	<b>2</b>	<b>0.2</b>	<b>0.6</b>	<b>&lt;0,1</b>		<b>1</b>	<b>0.7</b>	<b>1</b>	<b>&lt;0,1</b>	<b>0.2</b>	<b>&lt;0,1</b>		<b>5</b>	<b>5.1</b>	<b>8</b>	<b>0.6</b>	<b>1.6</b>	<b>0.1</b>	
Unidentified algae	2	1.0	2	0.2	0.6	<0,1	26														
Insects																					
<i>Orthoptera</i> sp.								1	0.7	1	0.1	0.2	<0,1	23	5	5.1	8	0.6	1.6	0.1	14
<b>Total</b>	<b>194</b>		<b>1083</b>	<b>100.0</b>	<b>6230.5</b>	<b>100.0</b>				<b>2743</b>	<b>100.0</b>	<b>3720.4</b>	<b>100.0</b>				<b>1428</b>	<b>100.0</b>	<b>1395.0</b>	<b>100.0</b>	

550 Table 3-Morisita's Horn overlap index of dietary composition based upon number and  
551 reconstituted mass in italic, per year for each locations.

552

	Glorieuses	Juan de Nova	Europa	
	Number of prey			
Europa	0.229	0.188	0.436	<i>0.681</i>
Juan de Nova	0.927	0.949	<i>0.708</i>	<i>0.543</i>
Glorieuses	0.573	<i>0.709</i>	<i>0.667</i>	<i>0.889</i>
	Reconstituted mass			

553

554

555

556

557

558

559

560

561

562

563

564

565

566

567

568

569

570

571

572

573 Table 4–Size comparison of some important prey of the diet of the sooty terns according to the location, values are given mean  $\pm$  standard  
 574 deviation. OL: otolith length, LRL: lower rostral length of cephalopod beak, FL: fork length, DML: dorsal mantel length of cephalopods. Values  
 575 with different letters by line are significantly different at  $p < 0.05$

	Europa			Juan de Nova			Glorieuses		
	n	OL/LRL (mm)	Reconstituted FL/DML (mm)	n	OL/LRL (mm)	Reconstituted FL/DML (mm)	n	OL/LRL (mm)	Reconstituted FL/DML (mm)
<b>Exocoetidae</b>	18	1.49 $\pm$ 0.41 <sup>a</sup>	45 $\pm$ 22	18	2.08 $\pm$ 0.85 <sup>b</sup>	49 $\pm$ 15	26	1.42 $\pm$ 0.59 <sup>a</sup>	38 $\pm$ 11
<i>Oxyporamphus micropterus</i>	3	3.20 $\pm$ 0.99	91 $\pm$ 20	41	2.67 $\pm$ 1.03 <sup>a</sup>	71 $\pm$ 23	25	2.14 $\pm$ 0.80 <sup>a</sup>	60 $\pm$ 17
<i>Decapterus</i> sp.	22	2.27 $\pm$ 0.46 <sup>a</sup>	87 $\pm$ 20	98	1.65 $\pm$ 0.42 <sup>b</sup>	59 $\pm$ 18			
<i>Sargocentron</i> sp.				109	1.41 $\pm$ 0.36 <sup>a</sup>	26 $\pm$ 7	27	1.35 $\pm$ 0.24 <sup>a</sup>	25 $\pm$ 4
<i>Myripristis</i> sp.				30	1.89 $\pm$ 0.57 <sup>a</sup>	26 $\pm$ 9	7	1.69 $\pm$ 0.51 <sup>a</sup>	29 $\pm$ 16
<i>Mulloidies</i> sp.	13	1.23 $\pm$ 0.21 <sup>a</sup>	40 $\pm$ 5	256	1.31 $\pm$ 0.29 <sup>a</sup>	43 $\pm$ 7	13	1.08 $\pm$ 0.13 <sup>b</sup>	38 $\pm$ 4
<i>Sthenoteuthis oualaniensis</i>	215	1.28 $\pm$ 0.38 <sup>a</sup>	66 $\pm$ 9	91	0.95 $\pm$ 0.41 <sup>b</sup>	58 $\pm$ 10	169	0.72 $\pm$ 0.24 <sup>c</sup>	53 $\pm$ 6

576 Table 5- Feeding frequency and daily body mass variation of less than 30 days old chicks  
577 according to the locations.

Studied locations	Number of chicks	Age of chicks (range)	Study duration (day)	Mean feeding frequency $\pm$ sd (meal.day <sup>-1</sup> )	Mean daily body mass change $\pm$ sd (g.day <sup>-1</sup> )
Europa 2003	12	[7-14]	9	1.2 $\pm$ 0.5 <sup>a</sup>	1.7 $\pm$ 1.9 <sup>a</sup>
Juan de Nova 2003	24	[9-29]	7	1.1 $\pm$ 0.4 <sup>a</sup>	2.7 $\pm$ 2.7 <sup>a</sup>

578

579

580

581

582

583

584

585

586

587

588

589

590

591

592

593

594

595

596

597

598

599

600 Table 6- Body condition and mass of chicks by age classes according to locations and years.  
 601 n: number of chicks, BCI: body condition index, SD: standard deviation. Values with  
 602 different letters are significantly different from each other at  $p < 0.05$

	1-30 (days)			> 30 days		
	n	BCI $\pm$ SD	Mass (g) $\pm$ SD	n	BCI $\pm$ SD	Mass (g) $\pm$ SD
Europa 2002	228	0.87 $\pm$ 0.27 <sup>a</sup>	59 $\pm$ 31 <sup>a</sup>	75	1.22 $\pm$ 0.12 <sup>e</sup>	171 $\pm$ 17 <sup>d</sup>
Europa 2003	64	1.27 $\pm$ 0.29 <sup>b</sup>	101 $\pm$ 42 <sup>b</sup>	143	1.12 $\pm$ 0.16 <sup>f</sup>	178 $\pm$ 23 <sup>e</sup>
Juan de Nova 2003	133	0.88 $\pm$ 0.17 <sup>a</sup>	73 $\pm$ 22 <sup>c</sup>	106	1.02 $\pm$ 0.13 <sup>g</sup>	139 $\pm$ 28 <sup>f</sup>
Juan de Nova 2004	0			38	0.88 $\pm$ 0.15 <sup>h</sup>	130 $\pm$ 27 <sup>g</sup>
Glorieuses 2003	67	1.11 $\pm$ 0.13 <sup>c</sup>	98 $\pm$ 26 <sup>b</sup>	11	1.16 $\pm$ 0.10 <sup>c,e,f</sup>	141 $\pm$ 13 <sup>f,g</sup>
Glorieuses 2004	14	0.96 $\pm$ 0.20 <sup>a</sup>	84 $\pm$ 30 <sup>b,c</sup>	172	0.85 $\pm$ 0.20 <sup>h</sup>	138 $\pm$ 30 <sup>f,g</sup>

603  
 604  
 605  
 606  
 607  
 608  
 609  
 610  
 611  
 612  
 613  
 614  
 615  
 616  
 617  
 618  
 619  
 620  
 621



622 Table 7- Estimation of the biomass consumed by chicks during the rearing period according  
 623 to the locations and that of breeders during a breeding season.

	Europa	Juan de Nova	Glorieuses
Breeding population (pairs)	760,000	2,000,000	270,000
Mean meal mass (g)	19.5	17.3	8.3
Mean feeding frequency (meal.day <sup>-1</sup> )	1.2	1.1	1.2
Rearing period (days)	90	90	90
Daily biomass intakes (tons)	17.8	38.1	2.7
-----			
Seasonal biomass intakes for chicks (tons)			
Total	1600.6	3425.4	243.5
Cephalopods	952.3	733.0	132.9
Crustaceans	8.0	6.9	0
Epipelagic fish	485	1544.9	61.1
Mesopelagic fish	132.8	41.1	0
Fish larvae	22.4	1099.6	49.2
Numb. of chicks (%) / total biomass intakes (%)	1.2	0.9	0.5
-----			
Breeding indiv. energy demand (kJ.season <sup>-1</sup> )	4.4*10 <sup>10</sup>	1.6*10 <sup>11</sup>	1.6*10 <sup>10</sup>
Seasonal biomass intakes by breeders (tons)	6393.9	16826.2	2271.5

624

625

626

627

628

629

630

631

632

633

634

635

636

	Hawaii Harisson et al 1983 (n = 356)		Ascension Pacific Ashmole 1963	Dry Tortugas Hensley and Hensley 1995	Seychelles Feare 1976	Western Australia Surman and Wooller 2003 (n = 449)		Europa Present Study (n = 194)		Juan de Nova Present study (n = 145)		Glorieuses Present study (n = 98)	
	% N	% V	% N	% N	% N	% N	% V	% N	% M	% N	% M	% N	% M
<b>Cephalopods</b>	<b>33.5</b>					<b>23.6</b>	<b>68.1</b>	<b>31.3</b>	<b>59.5</b>	<b>5</b>	<b>21.4</b>	<b>17.8</b>	<b>54.6</b>
Ommastrephidae	26.1	40.7	Present	Present	Regularly present			28.8	55.7	4.4	20.2	17.1	53.5
<b>Fish</b>	<b>66</b>					<b>45.9</b>	<b>27.8</b>	<b>61.1</b>	<b>40.1</b>	<b>94.9</b>	<b>78.4</b>	<b>81.6</b>	<b>45.3</b>
Carangidae	3.8	6.7		Regularly present	Present	3.9	1.6	13.1	18.7	8.1	21.8	0.2	0.4
Engraulidae				Present	Present	< 0.1	0.1	0.5	< 0.1	38.6	4.6	48.2	7.9
Exocoetidae	12.1	8.5	Present	Regularly present	Regularly present	0.2	0.3	5.8	2.1	1.6	3.6	4.2	6.5
Hemiramphidae	0.2	0.1	Present	Regularly present	Present			0.6	0.6	3	8.1	2.2	5.3
Holocentridae	4.9	1.5		Regularly present				0.3	< 0.1	9.1	4	5	2.9
Mullidae	20.7	14.0		Regularly present	Regularly present	10.8	7.3	5.2	1.1	20.4	22.6	10.3	8.4
Nomeidae	3.3	2.8	Present	Regularly present				17.1	7.6	0.3	1.1		

638 Table 8- Comparison of the diet of the sooty terns at different breeding localities by number of prey (%N), volume (%V) or reconstituted mass  
639 (%M), when data available  
640

641 Legend to the figure

642

643 Figure 1-Map of the Mozambique Channel showing the location of Europa, Juan de Nova and

644 Glorieuses

645

646 Figure 2- Distribution of the main components (%) in the diet of sooty terns according to the

647 location. For the wet mass, the fish category includes fish and fish larvae.

648

649 Figure 3- Composition of the diet by number (%), for the main families of fish and fish larvae

650 according to the locations.

651

652 Figure 4- Frequency of distribution of the otolith length (OL) and of the lower rostral length

653 (LRL) of the lower beak of the main fish larvae *Mulloidés* sp. and cephalopod *Sthenoteuthis*

654 *oualaniensis* according to the locations. N: number of food samples, n: number of individuals.

655

656 Figure 5- Distribution of the number of meal (%) in vertical bars and of the mean body mass

657 variation  $\pm$  sd (g) in plot with vertical lines during the day at Europa 2002 (A), Europa 2003

658 (B), and Juan de Nova 2003 (C)

659

660

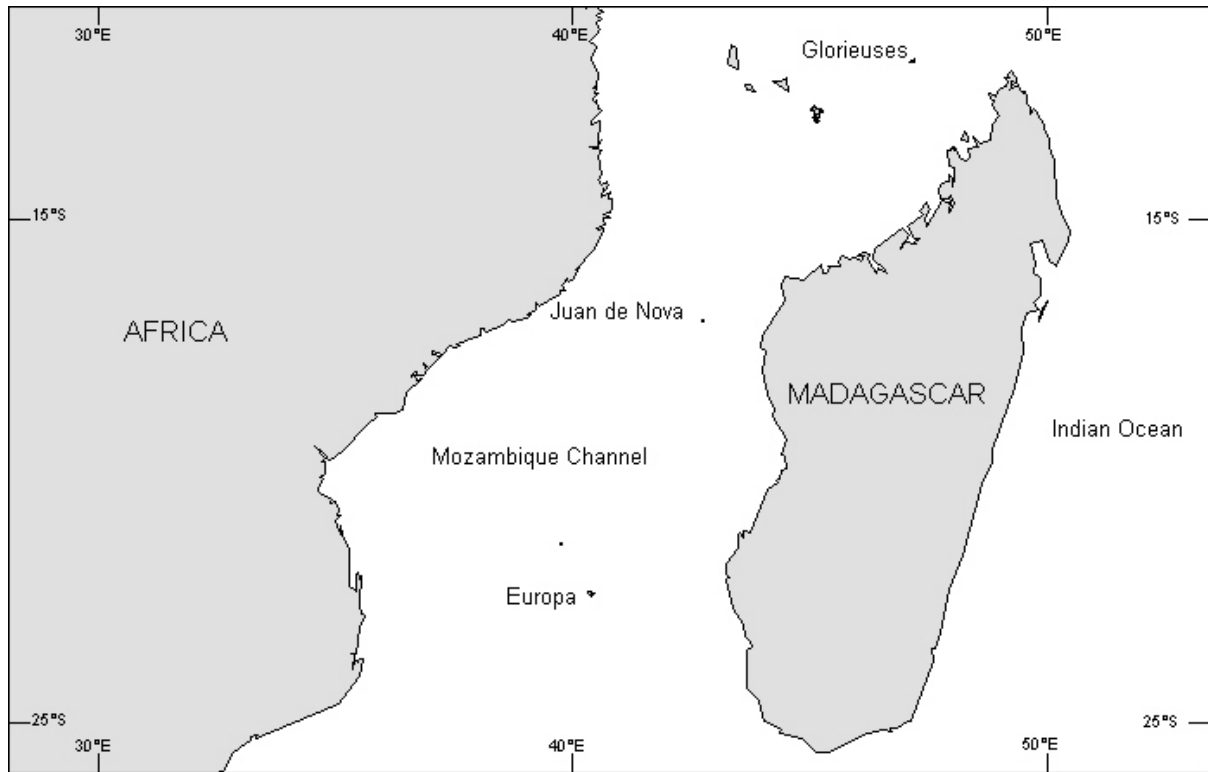
661

662

663

664

665



666  
667  
668  
669

Figure 1

670  
671  
672  
673  
674  
675  
676  
677  
678  
679  
680  
681

682  
683  
684  
685  
686  
687  
688  
689  
690  
691  
692  
693  
694  
695  
696  
697  
698  
699  
700  
701  
702  
703  
704  
705  
706  
707  
708  
709  
710  
711  
712  
713

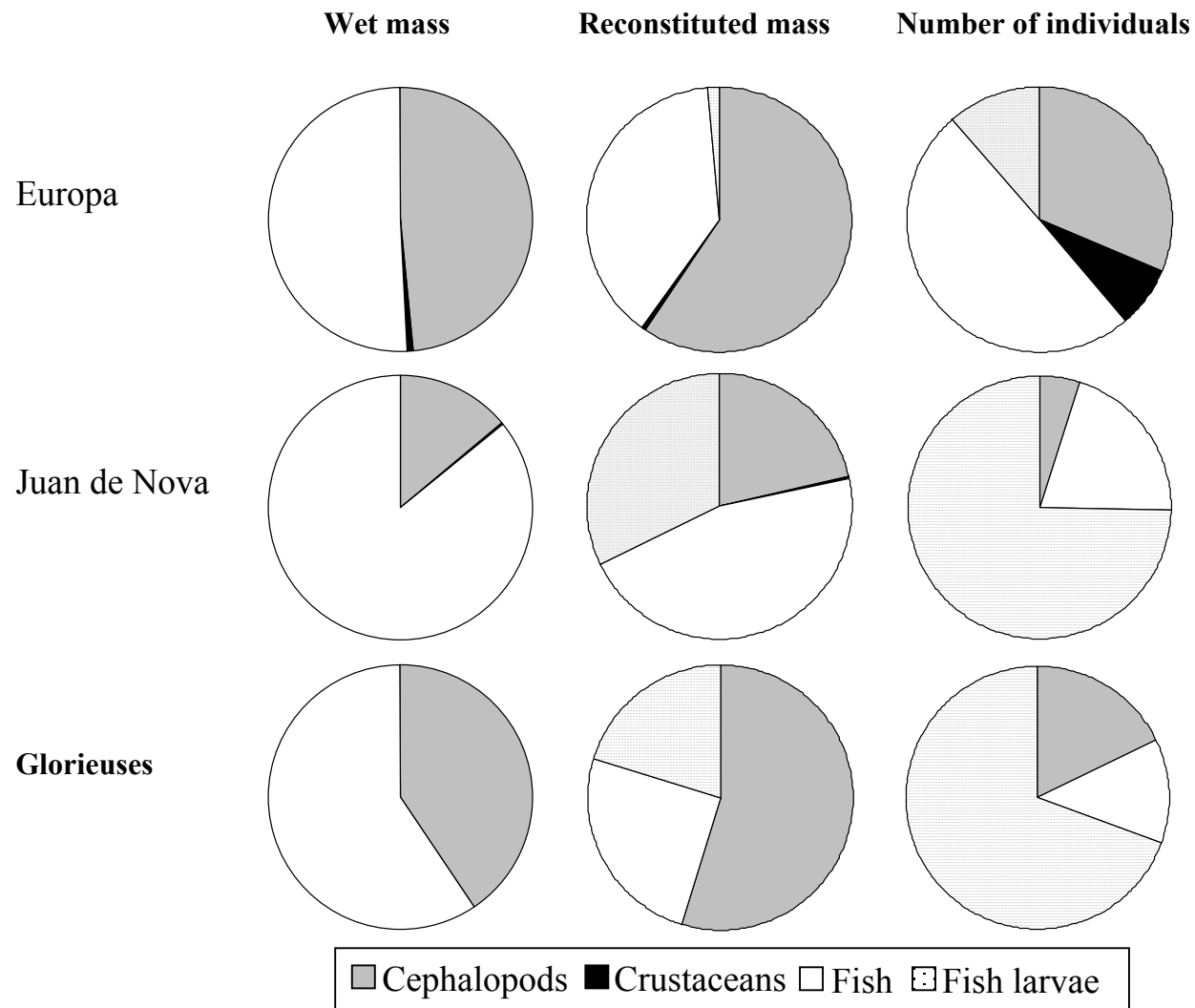


Figure 2

714  
 715  
 716  
 717  
 718  
 719  
 720  
 721  
 722  
 723  
 724  
 725  
 726  
 727  
 728  
 729  
 730  
 731  
 732  
 733  
 734  
 735  
 736  
 737  
 738  
 739  
 740  
 741  
 742  
 743  
 744  
 745  
 746  
 747  
 748  
 749  
 750  
 751  
 752  
 753  
 754  
 755  
 756  
 757  
 758  
 759  
 760

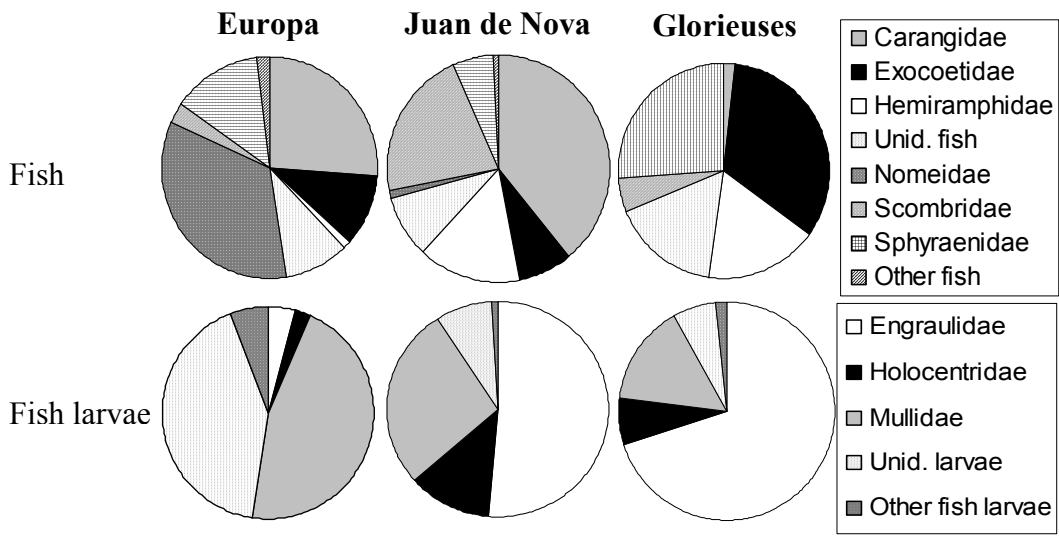
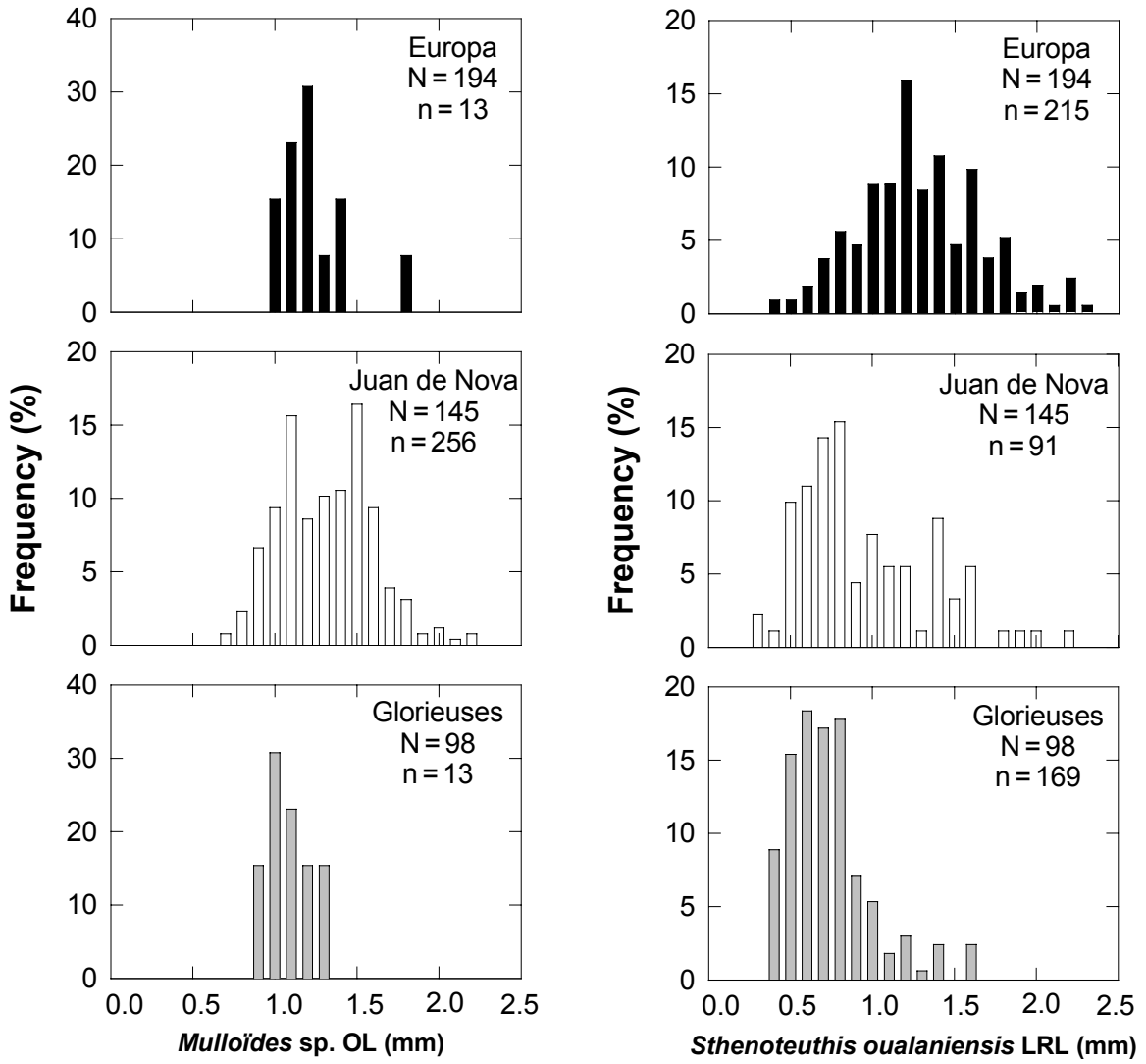


Figure 3



761  
 762 Figure 4  
 763  
 764  
 765  
 766  
 767  
 768  
 769  
 770  
 771  
 772  
 773  
 774  
 775  
 776  
 777  
 778  
 779  
 780

781  
782  
783  
784  
785  
786  
787  
788  
789  
790  
791  
792  
793  
794  
795  
796  
797  
798  
799  
800  
801  
802  
803  
804  
805  
806  
807  
808  
809

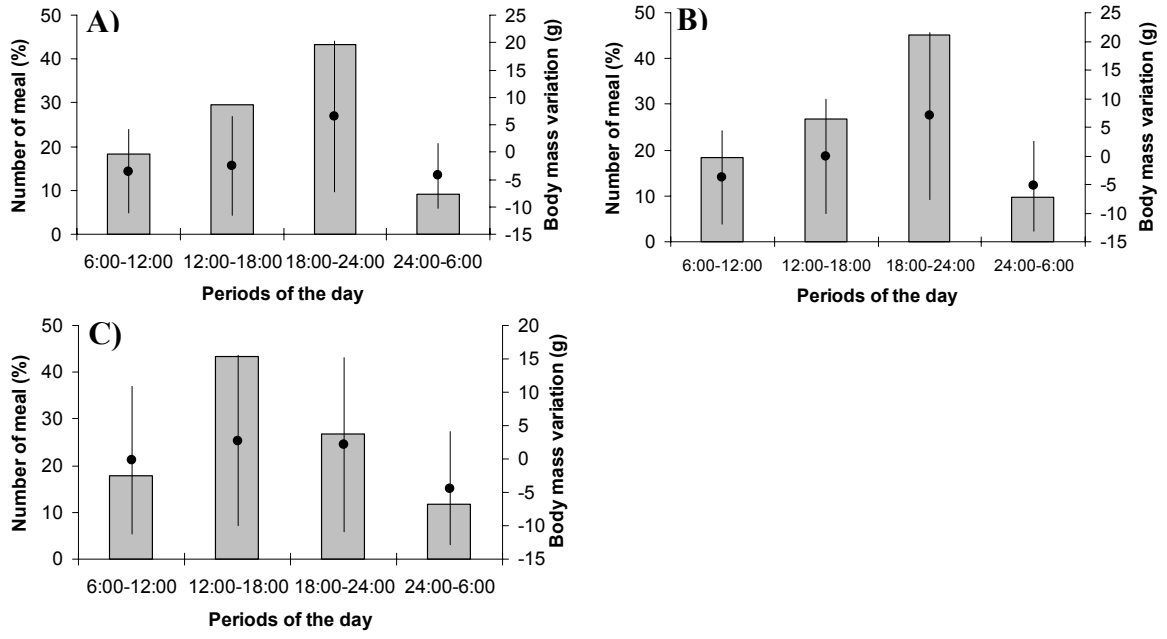


Figure 5



---

**RESUME** : L'étude des réseaux trophiques nécessite une compréhension des phénomènes naturels relatifs à la distribution et l'abondance des organismes dans leur environnement. Les oiseaux marins tropicaux ont une distribution hiérarchique qui dépend de la position de leurs colonies vis à vis des structures physiques du milieu favorisant la production biologique, et de la capacité de dispersion des oiseaux, qui est fortement influencée par leur statut (reproducteur, migrateur, ...). A macro-échelle ( $10^3$ km) cette distribution reflète les limites de leurs habitats, à méso-échelle ( $10^2$ km) la présence de structures qui agrègent les proies et à micro-échelle ( $10^1$  km), la présence temporaire en surface, de proies rendues accessibles le plus souvent par les bancs de prédateurs en chasse, tels que les thons. Dans le sud-ouest de l'océan Indien, plus de 6 millions d'oiseaux sont présents, dont 99% sont des sternes fuligineuses. Elles se reproduisent de façon saisonnière en hiver austral aux Seychelles et à Europa, en été austral à Juan de Nova. La concentration en chlorophylle plus élevée autour des colonies saisonnières favorise le développement de chaînes alimentaires qui aboutissent aux sternes. La position des Glorieuses semble avoir favorisé une reproduction sub-annuelle, soutenue par la présence de proies autour des colonies toute l'année. Les prélèvements de biomasse effectués par les sternes en reproduction sont estimés à plus de 55 000 tonnes par an, dans le canal du Mozambique. Ces prélèvements concernent des calmars, des poissons pélagiques et des larves de poissons, avec des proportions variables suivant les sites.

---

**MOTS-CLES** : Sud-ouest Océan Indien, Iles Eparses, Réunion, prédateurs apicaux, réseaux trophiques, distribution hiérarchique, reproduction saisonnière, régime alimentaire, prélèvements de biomasse, *Sterna fuscata*

---

**TITRE (Anglais)** : Role of the tropical seabirds in the oceanic food web in the south-west Indian Ocean

---

**ABSTRACT** : The study of the food web requires the understanding of natural processes related to the distribution and abundance of organisms in their environment. Tropical seabirds show a hierarchical distribution that depends on the position of their colonies in relation to the physical structures of the environment, which favours biological production and to their dispersion capability, which is strongly affected by their status (breeder, migrant, ...). At macro-scale ( $10^3$ km), this distribution reflects the boundaries of their habitat, at meso-scale ( $10^2$ km) the presence of structure aggregating prey, and at micro-scale ( $10^1$ km), the temporary presence at the surface, of prey driven by foraging marine predatory schools, mostly tunas. In the south-west Indian Ocean, more than 6 million of birds are present, of which 99% are sooty terns. They breed seasonally, in austral winter, at the Seychelles and at Europa, in austral summer at Juan de Nova. High chlorophyll concentration found around islands during breeding season favours the development of the food web that leading to the terns. The location of the Glorieuses Islands drives a sub-annual breeding regime, led by the presence of prey in the vicinity of the colony all year round. Sooty tern biomass removed during the reproduction, is estimated at 55,000 tons yearly, in the Mozambique Channel. The ain preys are squids, pelagic fishes and fish larvae, in various proportions according to the location.

---

**KEY WORDS** : South-west Indian Ocean, Eparses Islands, Réunion Island, top predators, food web, hierarchical distribution, seasonal reproduction, diet, biomass removed, *Sterna fuscata*

---

**DISCIPLINE** : Océanologie biologique

---

Laboratoire d'Ecologie Marine, Université de la Réunion, 97715 St Denis Cedex. FRANCE

---