



HAL
open science

Variabilité du comportement de recherche alimentaire d'un oiseau marin tropical : le fou à pieds rouges (*Sula sula*)

Loriane Mendez

► **To cite this version:**

Loriane Mendez. Variabilité du comportement de recherche alimentaire d'un oiseau marin tropical : le fou à pieds rouges (*Sula sula*). Sciences agricoles. Université de La Rochelle, 2017. Français. NNT : 2017LAROS020 . tel-01804932

HAL Id: tel-01804932

<https://theses.hal.science/tel-01804932>

Submitted on 1 Jun 2018

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

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

UNIVERSITÉ DE LA ROCHELLE

ÉCOLE DOCTORALE
Sciences pour l'Environnement Gay Lussac

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC)
UMR 7372 - CNRS & Université de La Rochelle

THÈSE

présentée par :

Loriane MENDEZ

soutenue le 17 octobre 2017
pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université de La Rochelle

Discipline : Ecologie comportementale

VARIABILITE DU COMPORTEMENT DE RECHERCHE ALIMENTAIRE D'UN OISEAU MARIN TROPICAL : LE FOU A PIEDS ROUGES (*SULA SULA*)



JURY :

Matthieu LE CORRE
David GREMILLET
Yann TREMBLAY
Jérôme FORT
Henri WEIMERSKIRCH

Professeur, UMR Entropie - Université de la Réunion, Rapporteur
Directeur de recherche, CEFE-CNRS, Rapporteur
Chargé de recherche UMR MARBEC – IRD, Examineur
Chargé de recherche, LIENSs - Université de la Rochelle, Examineur
Directeur de recherche, CEBC - CNRS, Directeur de thèse

« Force et courage »

Et à toi, jeune fou.

REMERCIEMENTS

“Ma motivation est sans limite.” Qui aurait pu croire qu’une simple petite phrase allait m’ouvrir les portes du CEBC pour m’emmener jusqu’ici, 6 ans plus tard... et pour cela, je tiens à remercier en premier lieu Xavier Bonnet.

Je remercie ensuite chaleureusement mon directeur de thèse, Henri Weimerskirch. Merci de m’avoir confié ce très beau sujet et de m’avoir encadré comme tout thésard le désirerait : de façon juste, droite et à la fois très humaine. Je me considère extrêmement chanceuse pour cela.

Un grand merci à Christophe Guinet qui, sans le savoir, a joué un grand rôle dans mon intérêt pour la recherche scientifique. Fascinée dès l’âge de 10 ans par les documentaires sur les orques de Crozet, un de mes plus beaux accomplissements est d’avoir pu travailler à ses côtés et au sein de son équipe par la suite.

Merci également à Charly pour ces quelques mois où j’ai pu goûter de loin le monde polaire avant d’affronter celui des tropiques ! Merci pour ta gentillesse, ton sourire réconfortant et ta précieuse relecture de dernière minute.

Je remercie tous les collaborateurs et co-auteurs liés à ce travail, notamment Philippe Borsa, Janos Hennicke, Sebastian Cruz. Merci à Cédric Cotté de m’avoir accueilli au LOCEAN et de m’avoir familiarisé avec l’extraction de variables océanographiques. Merci également à Francis Marsac pour m’avoir reçu à l’Université de Cape Town et apporté tes connaissances sur le canal du Mozambique. Merci à Matthieu Le Corre pour l’accueil durant ces quelques mois à l’Université de la Réunion. Merci Sophie de m’avoir fait découvrir l’EMbC qui m’a beaucoup servi par la suite ! Merci évidemment à toutes les personnes qui ont participé à la collecte des données, sans qui ce travail aurait évidemment été impossible.

Je remercie également les membres de mon jury, et notamment les rapporteurs, d’avoir accepté d’évaluer ce travail.

Merci à Paco Bustamante et à Jennifer De La Corte Gomez pour les facilités administratives du côté de la Rochelle.

Merci de façon générale à toutes les personnes qui font tourner le labo, avec une attention particulière pour Delphine, Dominique Besson, Arnaud et Xavier Duchemin (tu m’auras manqué sur la fin !).

Avant cette expérience, je ne savais pas qu’il était possible d’avoir plusieurs vies dans une vie, et qu’à chaque endroit on pouvait y laisser un bout de son cœur à tout jamais. Allons-y dans l’ordre chronologique...

Special thanks to Ethan Estess, who prepared me emotionally for what was to follow... Merci aux super potes de début de thèse : ma super acolyte Guillemette et ce sacré Simon (je tacherai de voler du champagne à mon propre pot de thèse pour vous, promis), mais aussi Jacquie, Monica, Manrico... et une pensée spéciale pour Tibo Hestin.

Merci au petit monde parisien qui a ensuite pris la relève : Aurélie et Pauline, Johan, Alberto, et bien sûr Elodie et Marine. Merci à Alex Napoli pour ces précieux moments.

Oté la Réunion ! Merci à mon ninja Romain Lauret pour tout, tout, tout ce qu'on a pu vivre ensemble là-bas. Trop de bons trips, impossible à résumer.

MERCI AU PETIT MONDE DE STUDIOTIC ! (oui j'ai dû crier car on ne s'entend pas là-bas). Merci de m'avoir fait vibrer à travers tous ces bœufs, ces concerts... et nos répètes avec Minibar(d) ! Pensée spéciale à Romuald alias Sapphire alias une personne en or, tout simplement. Merci à Tic, Bibi, Tifric, les gars de Vacuum Road (un régala le tournage du clip). Merci aux Showdus, même si la grosse entorse sur les Chasseurs je m'en serai bien passé... mais Nico Guéniot a su se rattraper à Maurice alors ça va ! Merci à Loïc, Hannes, Mel, Océane... et tous les autres, la liste serait trop longue. Une vraie grande famille.

Un immense merci à Yohann qui a toujours été à mes petits soins. Merci à ma moufle qui a débarqué dans ma vie peu après, avec ses babines de lamantin, et qui va y rester ! Une pensée à ceux rencontrés trop tard, Edwina, Guillaume Bigot et mon petit JB... Merci aussi à Charline, tu as ouvert mon séjour là-bas et tu fermes mes remerciements réunionnais !

Comme si ce n'était pas assez, il a fallu que cette thèse m'entraîne à Cape Town... où j'ai pu y faire une de mes plus belles rencontres. *Kaisi Hai Paheli*. Merci pour ton inspiration et merci d'être toi, Keshav, tout simplement. Merci également à Phenyo pour ton énergie explosive et tes cours de fitness et de danse à 7 h du matin à UCT ! Merci à Daneejah, Virginie, Sarah, Kyathi, Anjli... pour tous ces moments de fou auprès de la Tabeul Montègne.

Petit tour express à Sainte-Marie, où je remercie Fifou et tout Cetamada pour l'invitation au congrès HWWC. Petit clin d'œil à Laurène et Laura Ceyrac. Je remercie évidemment Jean-Luc Jung, à la base de tout cela, et dont le soutien me va encore et toujours droit au cœur.

Merci à Aurélien Prudor pour m'avoir initié à la manipulation d'oiseaux, coupés du monde sur l'île Surprise, où une tortue n'a pas trouvé mieux que de venir pondre sur notre camp... et une tique de loger dans ton œil ! Merci au reste de l'équipage du Yandé : Gwendal Guttin, Eric Vidal, Hervé Jourdan, Yannick Le Vacon et Aubert Le Bouteiller. Je tiens à remercier à nouveau Henri pour m'avoir permis de rencontrer enfin les créatures qui se cachaient derrière mon écran d'ordinateur.

Nous voici de retour à Chizé.

Merci Dragan pour absolument tout ce que vivre en collocation avec toi a pu m'apporter, c'est à dire, pour faire court, du bonheur à l'état pur. So much fun in Chizé, Babylove ! Douce pensée pour Mendski et la (bien trop) courte période "real family".

Héloïse, tu sais exactement ce que je ressens... En plus d'avoir toujours été une vraie amie, finir cette thèse avec toi était une sacré expérience. Merci pour nos discussions nocturnes, nos échanges de ressentis, ton réconfort quotidien... Cette fin de thèse aurait clairement été beaucoup moins sympa sans toi. Merci pour tout, tout, tout ! Force et courage !

Juju, président, Juju, président ! Mon copain d'bureau, merci pour ton soutien au quotidien, nos petits échanges de résultats et de réflexions scientifiques... c'était ultra stimulant de travailler à tes côtés ! Et de se perdre dans des débats où l'on refaisait le monde... Merci pour tout ça.

Merci à la petite bande du midi, Camille, Rui, Anaïs, Sam et David ! Je remercie aussi ma jolie Chloé, Nathan, Candice, Anthony, Fanny, pour tous ces bons moments... festifs !

Merci à toute la team Ecology & Behaviour, on s'est vraiment bien éclatés à organiser tout ça et encore une fois on peut vraiment être fiers de nous !

"Chizé, si t'y mets un pied, t'y reviens toujours". Je remercie Cécile de m'avoir toujours montré l'exemple en ayant un peu d'avance sur moi – en bref de m'avoir toujours beaucoup inspiré. Merci à Adriana pour tous ces moments zumba et folie avec toi, Pierrick, Jeremie Jeune Chercheur, Marie, Paul, Thomas Foucart, Ayala, Licia... et tous les étudiants dont j'ai pu croiser la route. Pensée pour Big Ben et notre tuck jump sur Can't Hold Us. Ah, et merci Tit Alex (tu as cru que je t'avais oublié hein) pour les fiestas du passé... et le calme du présent ! Ta petite présence fait toujours plaisir.

Mention spéciale à Cécile Ribout que j'affectionne tout particulièrement, et Joëlle pour m'avoir donné goût au yoga et pour les jolies balades à la Réunion.

Clin d'œil à Sophie ma petite sirène-licorne-voisine de bureau. Merci Juliette pour ta douceur de vivre. Une pensée également pour Marine et Julie !

Grosse dédicace à tous ceux qui sont passés par mon cours de Bodysculpt ! Et tout particulièrement à mes petits chouchous Alicia et Fabien. Merci pour votre énergie et votre assiduité. Merci à toutes les salles de sport que j'ai pu croiser le long de ma route... Et tant qu'on y est, merci aux créateurs de Les Mills pour les shoot d'endorphines du Bodypump et du Bodyattack, merci à MyProtein et TheProteinWorks qui auraient pu être mes sponsors, et merci du fond du pec à Thibaud Delapart.

Et parce que la prise de conscience la plus importante de ma vie s'est produite pendant cette période, je me dois de remercier l'association L214, et toutes les jolies rencontres qui ont suivi dans le doux monde de la Véganie.

Pour terminer, retour à la base : merci à Auré, Jenni et Pierrot le loup, des personnes importantes dans ma vie sur qui je sais que je pourrai toujours compter.

Des personnes chères à mon cœur, il y en a donc beaucoup. Mais s'il fallait n'en garder qu'une petite poignée... alors sans hésiter je répondrais FDNV. Merci Sarah, Laura et Yuna pour notre amitié inconditionnelle, au-delà du temps et des frontières.

Ces remerciements seraient vides de sens si je ne parlais pas de celui qui a réussi à s'immiscer dans ma vie et apprivoiser mon cœur jour après jour. Merci pour absolument tout, Seb. Et en fait, 2017... c'était l'année de Bobby et Bobette !

Enfin, je remercie ma famille au complet, qui compte tellement à mes yeux, et tout particulièrement mes parents. Merci d'avoir toujours cru en moi, votre soutien aura été de loin le plus important. Merci de m'avoir initié si tôt aux voyages, à la musique... Merci d'avoir fait de moi la personne épanouie que je suis aujourd'hui.

LISTE DES PUBLICATIONS

Mendez L, Cotté C, Prudor A, Weimerskirch H (2016) Variability in foraging behaviour of red-footed boobies nesting on Europa Island. *Acta Oecologica* 72, 87-97

Mendez L, Borsa P, Cruz S, De Grissac S, Hennicke J, Lallemand J, Prudor A, Weimerskirch H (2017) Geographical variation in the foraging behaviour of the pantropical red-footed booby. *Marine Ecology Progress Series* 568, 217-230

Mendez L, Prudor A, Weimerskirch H. Ontogeny of foraging behaviour in juvenile red-footed boobies (*Sula sula*). *Scientific Reports* (accepté)

Mendez L, Prudor A, Weimerskirch H. Inter-population variation in the behaviour of juvenile red-footed boobies (*Sula sula*) (en préparation)

LISTE DES COMMUNICATIONS ORALES ET POSTERS

12^{ème} Conférence "Ecology & Behaviour", 27 juin – 1er juillet, Lyon, France – **Oral**

World Seabird Conference, 26 octobre – 30 octobre 2015, Le Cap, Afrique du Sud – **Oral**

Forum des Jeunes Chercheurs, 23 septembre 2015, Saint-Denis, La Réunion – **Oral**

Postgraduate Research Expo, 19 avril 2015, Le Cap, Afrique du Sud – **Poster**

Young Natural History scientists' Meeting, 12 février – 13 février 2015, Paris, France – **Poster**

Young Natural History scientists' Meeting, 2 février – 6 février 2016, Paris, France – **Poster**

Young Natural History scientists' Meeting, 7 février – 11 février 2017, Paris, France – **Poster**

World Seabird Twitter Conference, 12 avril 2017, #WSTC3

Secrétaire de l'AREB (Association des Rencontres Ecology & Behaviour), organisation de la **13^{ème} Conférence "Ecology & Behaviour"**, 19 juin – 23 juin 2017, Chizé, France

Encadrement d'étudiants du M1 "Biologie et Ecologie des Populations" de Poitiers : 19 septembre – 23 septembre 2016, 26 septembre – 30 septembre 2016, 17 octobre – 21 octobre 2016

TABLE DES MATIERES

CHAPITRE 1. INTRODUCTION GENERALE

1. Comportement de recherche alimentaire	2
2. Stratégies des oiseaux marins	4
2.1. Généralités	4
2.2. Facteurs intrinsèques	4
2.2.1. Effet du cycle de vie.....	5
2.2.2. Effet du sexe	6
2.3. Facteurs extrinsèques.....	6
2.3.1. Localisation de la ressource	6
2.3.2. Variabilité de la disponibilité en proies	9
2.3.3. Compétition intra- et interspécifique.....	10
2.4. Spécificités du milieu tropical.....	11
3. Objectifs de la thèse	13
4. Structure de la thèse	15

CHAPITRE 2. MODELE BIOLOGIQUE ET METHODOLOGIE GENERALE

1. Le fou à pieds rouges.....	17
1.1. Généralités	17
1.2. Cycle de reproduction	18
1.3. Comportement de recherche alimentaire	18
1.4. Statut de conservation et populations	20
2. Sites et périodes d'études	20
2.1. Europa – Au cœur du canal du Mozambique	21
2.2. Genovesa – Au sein de l'archipel des Galápagos	23
2.3. Christmas – Un territoire australien dans l'océan Indien.....	23
2.4. Chesterfield, Walpole et Surprise – Trois sites en Nouvelle-Calédonie	24
3. Collecte des données.....	25
3.1. Déclaration d'éthique et autorisations	25
3.2. Suivi télémétrique par GPS.....	25
3.3. Pose de balises et morphométrie.....	26
3.4. Suivis visuels et piège photographique	27

4. Méthodes d'analyses.....	28
4.1. Nettoyage des données.....	28
4.2. Description des trajets en mer	28
4.3. Détermination du comportement.....	29
4.3.1. First-Passage Time (FPT).....	30
4.3.2. Expectation Maximisation binary Clustering (EMbC).....	30
4.4. Associations en mer	32
4.5. Variables environnementales.....	32
4.5.1. Bathymétrie et activité tourbillonnaire.....	32
4.5.2. Concentration en chlorophylle.....	33
4.5.3. Zones prospectées vs non-prospectées	34
4.5.4. ARS vs transit.....	35
4.6. Kernels et cartes	35
4.7. Analyses statistiques	36

CHAPITRE 3. COMPORTEMENT DE RECHERCHE ALIMENTAIRE : DETERMINANTS INTRINSEQUES

1. Variabilité du comportement selon le stade de reproduction.....	39
1.1. Contexte et démarche.....	39
1.2. Résultats	40
1.3. Discussion	43
2. Variabilité du comportement selon l'âge (juvénile / adulte)	45
2.1. Contexte et démarche.....	45
2.2. Résultats	48
2.3. Discussion	57

CHAPITRE 4. COMPORTEMENT DE RECHERCHE ALIMENTAIRE : DETERMINANTS EXTRINSEQUES

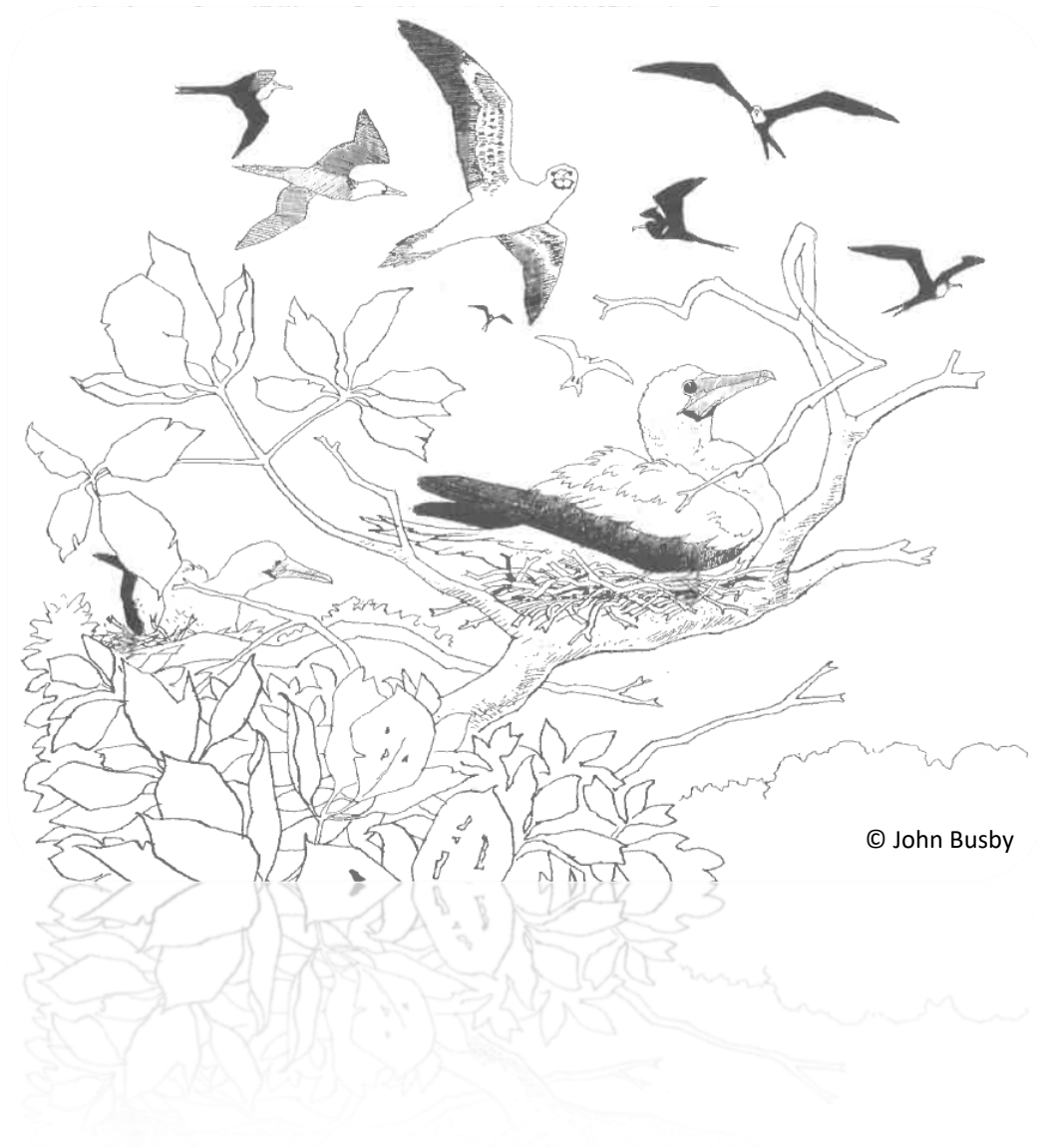
1. Variabilité interannuelle du comportement intra-colonie.....	64
1.1. Contexte et démarche.....	64
1.2. Résultats	66
1.3. Discussion	71
2. Variabilité du comportement inter-colonie chez l'adulte	73
2.1. Contexte et démarche.....	73
2.2. Résultats	75
2.3. Discussion	85

3. Variabilité du comportement inter-colonie chez le juvénile.....	90
3.1. Contexte et démarche.....	90
3.2. Résultats.....	91
3.3. Discussion.....	99

CHAPITRE 5. DISCUSSION GENERALE

1. Synthèse des résultats.....	104
1.1. Plasticité du comportement selon le stade de reproduction.....	104
1.2. Plasticité du comportement selon la variabilité environnementale annuelle.....	104
1.3. Plasticité du comportement inter-colonie.....	106
1.3.1. Plasticité des adultes.....	106
1.3.2. Le cas des juvéniles.....	107
1.4. Evolution du comportement des juvéniles.....	108
2. Structures communes des trajets.....	110
2.1. Trajets des adultes.....	110
2.2. Trajets des juvéniles.....	111
2.3. Comportement en ARS.....	111
3. Transfert social d'informations.....	112
3.1. Observations en mer.....	112
3.2. Suivi par appareil embarqué.....	113
3.3. Interactions sociales des juvéniles.....	114
4. Influence de l'habitat.....	115
4.1. Indicateurs de la présence de proies.....	115
4.1.1. Bathymétrie.....	115
4.1.2. Productivité primaire.....	116
4.1.3. Associations avec des prédateurs de subsurface.....	117
4.2. Compétition intra- et interspécifique.....	117
4.2.1. Compétition intra-colonie.....	117
4.2.2. Compétition inter-colonie.....	119
5. Plasticité comportementale et changement global.....	120
6. Conclusions et perspectives.....	122
BIBLIOGRAPHIE.....	125
ANNEXES.....	149

CHAPITRE 1. INTRODUCTION GENERALE



© John Busby

1. Comportement de recherche alimentaire

Le **comportement de recherche alimentaire** (*foraging*, en anglais) se définit comme l'ensemble des activités de recherche, de capture et d'ingestion de proies par un organisme. Ce comportement est particulièrement soumis aux mécanismes de la **sélection naturelle** (Stephens & Krebs 1986 78). En effet, les individus capables d'exploiter leur nourriture de la manière la plus efficace possèdent en général une meilleure **valeur sélective** (*fitness*) grâce à un taux de survie plus élevé et/ou une meilleure capacité à approvisionner leur descendance.

La notion de **stratégie de recherche alimentaire** correspond à un ensemble d'adaptations qui permettent à un individu de s'alimenter de manière optimale en fonction des contraintes temporelles et énergétiques auxquelles il est soumis (Stephens & Krebs 1986). En 1966, Mac-Arthur et Pianka établissent la **théorie de la stratégie optimale de recherche de nourriture** (*optimal foraging theory*), qui postule que les prédateurs adoptent des stratégies de façon à maximiser le rapport **bénéfice/coût** en recherchant des proies optimales avec le moins de contraintes possibles. Les proies optimales, à qualité nutritive égale, sont celles qui procurent au prédateur le plus d'énergie par rapport au coût de capture et d'ingestion. Lorsque les proies sont distribuées de façon hétérogène, les prédateurs devraient donc augmenter le temps passé dans les zones où la densité en proie est plus élevée. Selon le **théorème de la valeur marginale** (*marginal value theorem* ; Fig. 1.1), l'individu quitte la zone sur laquelle il se nourrit lorsque le taux d'énergie net obtenu dans cette zone devient égal au taux moyen de l'ensemble de l'habitat (Charnov 1976, Orians & Pearson 1979).

Les **prédateurs** qui recherchent leur nourriture à partir d'un **site central** (*central-place forager*) sont contraints de limiter leur zone de recherche alimentaire à proximité d'un site où ils doivent revenir régulièrement (Orians & Pearson 1979). C'est le cas par exemple de nombreux insectes sociaux, d'oiseaux et de mammifères, en particulier pendant la période de reproduction (Andersson 1981, Kacelnik 1984, Robson et al. 2004, Pinaud & Weimerskirch 2005, Weimerskirch 2007). Ce fonctionnement impose des **contraintes spécifiques** en termes de temps, de distance et d'énergie. L'individu doit compenser le coût de ses trajets d'alimentation, lié principalement à la distance parcourue et au mode de prospection, par la quantité de ressource acquise, afin de conserver un **bilan net d'énergie** une fois de retour au site central. L'énergie acquise doit être partagée entre les besoins propres de l'individu et ceux de sa descendance (Stearns 1992).

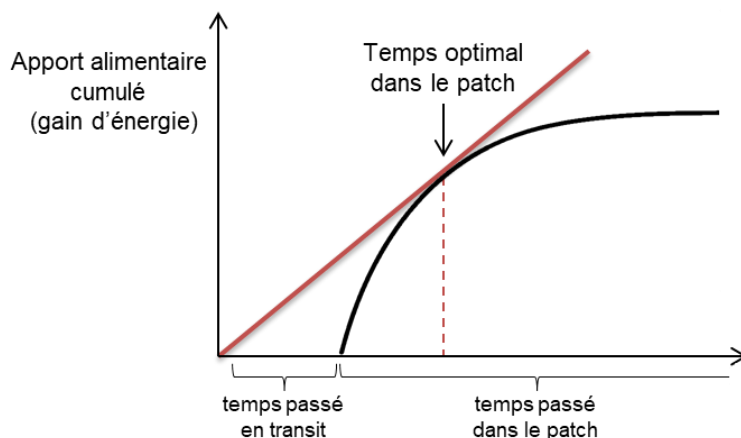


Figure 1.1. Illustration du théorème de la valeur marginale. Le temps optimal passé dans un patch est donné par la tangente à la courbe d'apport alimentaire cumulé.

Les proies sont souvent distribuées de façon discontinue sous forme d'agrégats ("patch"). Ces patches, de densité variable, sont séparés par des espaces possédant une plus faible concentration en proies. Afin de maximiser le temps passé dans les zones les plus favorables, les prédateurs marins peuvent adopter un **comportement en recherche restreinte**, appelé "**ARS**" (*area-restricted search*, Kareiva & Odell 1987). Ce comportement se caractérise par une diminution de la vitesse de vol accompagné d'une augmentation de la sinuosité. A l'inverse, un individu dans une zone défavorable tend à adopter un comportement de déplacement avec une vitesse relativement plus élevée et une faible sinuosité, que l'on appellera "**transit**". En cas de conditions défavorables qui entraînent une diminution de la ressource, les individus peuvent par exemple augmenter le temps passé à rechercher leurs proies (Monaghan et al. 1994), concentrer d'autant plus leur effort de recherche alimentaire au sein des zones ARS (Fauchald & Tveraa 2003) ou se rendre à des distances plus importantes du site central afin de rechercher d'autres zones où les proies peuvent être plus abondantes (Burke & Montevecchi 2009). Ces modifications de comportement peuvent parfois entraîner des conséquences négatives sur la condition corporelle de l'individu (Harding et al. 2011).

2. Stratégies des oiseaux marins

2.1. Généralités

La plupart des oiseaux marins se réunissent pour former de grandes **colonies** à terre pendant la saison de reproduction (Rolland et al. 1998, Coulson 2002). Leur accessibilité les rend alors relativement faciles à étudier par rapport à d'autres prédateurs marins qui passent leur vie entièrement en mer. De ce fait, les oiseaux marins sont depuis longtemps utilisés en tant que **modèles d'étude** pour répondre à diverses questions écologiques, dont celles relatives à la régulation de la taille de la population (Lack 1954, Ashmole 1963), l'influence de la contrainte du site central sur le comportement de recherche alimentaire (Orians & Pearson 1979, Costa 1991), la réponse des populations à la compétition intra- et interspécifique (Croxall & Prince 1980, Furness & Birkhead 1984, Lewis et al. 2001) et l'influence des conditions environnementales sur les traits d'histoire de vie (Lack 1968, Costa 1991, Weimerskirch 1992).

Pendant la saison de reproduction, les oiseaux marins sont contraints de rester à proximité des colonies pour assurer les soins parentaux et se comportent ainsi comme des **prédateurs à site central**. Se nourrissant exclusivement en mer, ils effectuent continuellement des **allers-retours** entre la colonie et les sites d'alimentation, en alternance avec leur partenaire. L'éloignement entre les sites où se situent leurs activités de reproduction et de recherche alimentaire représente une **contrainte majeure** pour l'acquisition des ressources alimentaires. Les oiseaux marins pélagiques peuvent ainsi effectuer régulièrement des trajets de plusieurs heures à plusieurs jours afin de se nourrir à des dizaines ou centaines de kilomètres de la colonie (Jouventin & Weimerskirch 1990, Awkerman et al. 2005, Hedd & Gales 2005).

Le **comportement de recherche alimentaire** varie tout au long de la vie des individus selon divers facteurs qui peuvent être **intrinsèques** (ontogénie, sexe, stade de reproduction) ou **extrinsèques** (liés à l'habitat).

2.2. Facteurs intrinsèques

Les oiseaux marins sont généralement soumis à différentes contraintes **intrinsèques** en fonction du **cycle de vie** (ontogénie et stade de reproduction ; Ricklefs 1983, Marchetti & Price 1989), du **sexe** (González-Solís et al. 2000, Phillips et al. 2004) ou de **l'âge des individus** (Weimerskirch et al. 2014)

2.2.1. Effet du cycle de vie

Pendant la **saison de reproduction**, les contraintes sont considérées comme plus importantes compte tenu des allers-retours nécessaires entre la colonie et les zones d'alimentation en mer. L'adulte doit adapter son comportement de recherche alimentaire en fonction de contraintes énergétiques et temporelles spécifiques à chaque **stade de reproduction** (Ricklefs 1983). L'individu est alors amené à effectuer des compromis dans l'allocation d'énergie et de temps entre les différentes activités. Lors de **l'incubation**, les deux partenaires du couple se relaient entre la garde du nid et des trajets en mer pour se nourrir. La pression est relativement faible, par rapport aux stades de reproduction suivants, car l'adulte a seulement besoin de subvenir à ses propres besoins. Après l'éclosion de l'œuf, le poussin reste entièrement dépendant des soins apportés par ses parents (protection et apport en nourriture) jusqu'à son indépendance. **L'élevage du poussin** présente alors les contraintes énergétiques les plus élevées pour les parents, qui doivent partager les ressources acquises entre leur propre approvisionnement et celui destiné au poussin. Cette pression peut être d'autant plus intense dans les colonies de grande taille où l'appauvrissement en proies autour de la colonie et la compétition peuvent entraîner des trajets en mer plus longs (Birt et al. 1987, Lewis et al. 2001). L'effet de la compétition sur le comportement de recherche alimentaire est discuté plus en détails plus loin dans ce chapitre.

Les **juvéniles** quittent en général la colonie dès leur envol et sont de suite indépendants de leurs parents (Burger 1980). Cependant, certaines espèces comme les fous tropicaux et les frégates montrent une longue **période de transition** où les juvéniles sont toujours nourris par leurs parents alors qu'ils sont capables d'effectuer des trajets en mer (Burger 1980). Cette **période de soins parentaux post-envol**, qui peut durer plusieurs mois (Nelson 1978, Langen 2000, Ridley & Raihani 2007), correspondrait à une **phase d'apprentissage et/ou de sélection des comportements les plus performants**, et en particulier ceux liés à la recherche alimentaire (Ashmole 1963). Peu d'informations sont disponibles à la fois sur le comportement des adultes pendant cette période de transition, et sur le **développement des compétences** de recherche et d'acquisition alimentaire des juvéniles.

Une fois que le juvénile est indépendant, les adultes se dispersent alors généralement en mer pour ne revenir nicher à terre qu'à la saison de reproduction suivante (Shaffer et al. 2006, Weimerskirch, Le Corre, Marsac, et al. 2006, Takahashi et al. 2008, Pinet et al. 2011). Le jeune individu est appelé "immature" lorsqu'il ne possède plus les caractères

du juvénile mais qu'il n'est toujours pas capable de se reproduire. Les **individus immatures**, tout comme **les adultes en dehors de la saison de reproduction**, sont soumis à des **pressions plus faibles** car ils ne dépendent plus du site central (= le nid), ce qui leur permet une plus grande flexibilité dans leurs déplacements.

2.2.2. Effet du sexe

Des différences dans le comportement de recherche alimentaire **selon le sexe** sont observées chez de nombreuses espèces d'oiseaux marins (González-Solís et al. 2000, Lewis et al. 2005, Cook et al. 2007, Pinet et al. 2012). Chez certaines espèces, un **dimorphisme sexuel** de taille peut entraîner des différences liées à **l'efficacité du vol** ou à des phénomènes de **compétition** (González-Solís et al. 2000, Shaffer et al. 2001, Weimerskirch et al. 2009). Le comportement de recherche alimentaire peut parfois différer selon le sexe en absence de dimorphisme sexuel (Gray & Hamer 2001, Lewis et al. 2002, Peck & Congdon 2006, Elliott et al. 2010). Ces différences résultent en général d'une **compétition intersexuelle** (Lewis et al. 2002, Peck & Congdon 2006, Welcker et al. 2009) ou d'un **investissement parental** différent selon le stade de reproduction (Elliott et al. 2010).

2.3. Facteurs extrinsèques

Le comportement de recherche alimentaire des oiseaux marins varie également en fonction de **contraintes extrinsèques** liées à différents **facteurs écologiques** de leur habitat (Dunn 1975, Smithers et al. 2003, White 2004). Trois types de facteurs écologiques sont généralement distingués : les facteurs **abiotiques** (e.g. bathymétrie, forçages issus du couplage océan-atmosphère), les facteurs **trophiques** (e.g. productivité primaire, concentration en proies) et les facteurs **biotiques** (e.g. compétition intra- et interspécifique).

La **disponibilité en proies**, qui résulte de l'ensemble de ces facteurs, est un des principaux paramètres qui influence le comportement de recherche alimentaire et, de façon plus générale, la survie et le succès de reproduction des oiseaux marins.

2.3.1. Localisation de la ressource

Les **proies** des oiseaux marins sont généralement réparties de manière très **hétérogène** dans l'espace et le temps, le plus souvent sous forme de **patches** (Lack 1968, Ashmole 1971).

Certains oiseaux **opportunistes** comme l'albatros hurleur (*Diomedea exulans*) tendent à rechercher leurs proies sur de vastes zones pouvant s'étendre sur plusieurs milliers de kilomètres (Fig. 1.2A). Ces oiseaux suivent leurs proies en utilisant une combinaison de repères visuels et olfactifs (Nevitt 2008). D'autres espèces peuvent se rendre dans des zones particulièrement productives en utilisant une stratégie de "navette" (*commuting*). Les trajets sont orientés dans une direction particulière pour atteindre des zones favorables où la productivité est accrue (Fig. 1.2B). Ainsi, l'albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophrys*) peut parcourir des milliers de kilomètres jusqu'à atteindre un bord de plateau continental ou un mont sous-marin, où les proies sont susceptibles d'être plus concentrées. La stratégie de navette s'observe le plus souvent dans les régions tempérées et polaires (Weimerskirch 2007). Certains habitats semblent être plus prévisibles que d'autres. Si les oiseaux côtiers retournent constamment dans les mêmes secteurs, la prévisibilité des ressources dans les eaux océaniques, en revanche, semble plus faible (Weimerskirch 2007).

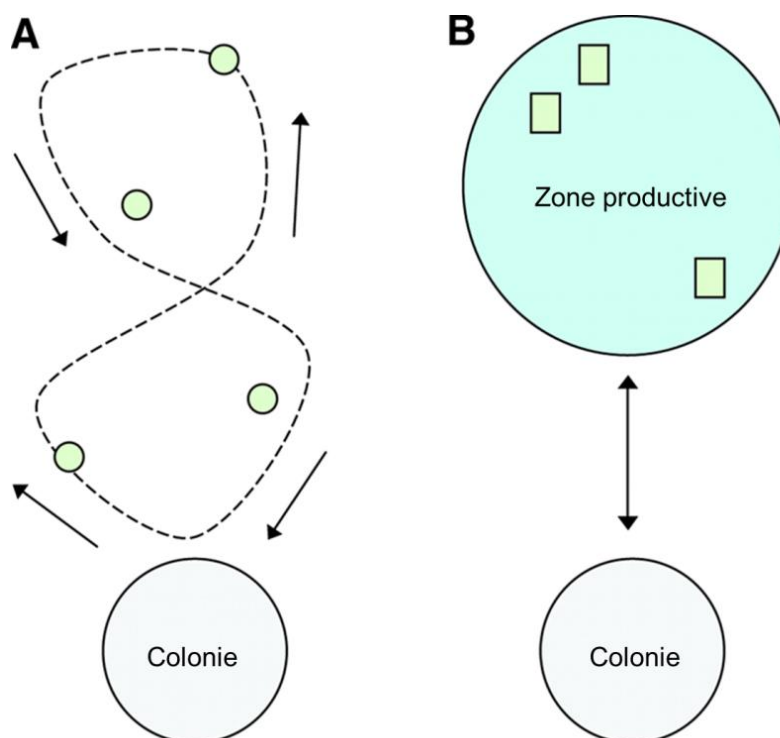


Figure 1.2. A) Stratégie opportuniste dans un environnement où les patches de proies (cercles verts) sont imprévisibles. B) Stratégie de navette (*commuting*) vers une zone productive prévisible où se répartissent différents patches de proies (rectangles verts). Les flèches indiquent le sens de déplacement de l'oiseau. Adapté de Nevitt (2008).

Un certain nombre de **phénomènes océanographiques** peuvent entraîner une augmentation locale de la production primaire par un mélange ou un apport de nutriments en surface (Longhurst & Harrison 1989). Ces phénomènes peuvent être le résultat de **structures bathymétriques** comme les monts sous-marins (Boehlert & Genin 1987) ou les bords du plateau continental (Springer et al. 1996) et de **forçages** issus des **processus d'échange océan-atmosphère** tels que le vent et les courants.

Lorsque de forts vents marins soufflent en surface, le déplacement des masses d'eau peut provoquer des **remontées d'eaux profondes** (*upwelling*), concentrées en éléments minéraux. Ces eaux permettent alors d'enrichir les eaux de surface en nutriments essentiels au développement du phytoplancton. D'autre part, la rencontre entre des masses d'eau possédant des propriétés physico-chimiques différentes peut également former un **front océanique** et entraîner, par un effet de convergence, une accumulation des nutriments. Des structures méso-échelle (10 – 300 km) telles que des **tourbillons**, qui jouent un rôle important dans le mélange et la rétention des différentes couches d'eau, peuvent se former à partir des variations de la hauteur de la surface de l'eau. A subméso-échelle (0,3 - 10 km), les **filaments** issus de l'étirement des masses d'eaux se distinguent par leurs propriétés physiques particulières. Certains de ces filaments représentent des veines de courant qui peuvent alors accélérer le transport de la production biologique. En effet, c'est essentiellement sur les bords des tourbillons et au sein des filaments que les vitesses verticales et les apports en nitrate sont les plus importants (Lévy et al. 2001, 2012). Toutes ces structures océanographiques jouent donc un rôle essentiel dans la **dispersion** et **l'agrégation des nutriments** et du **plancton**, qui attirent en conséquence les **proies** et leurs **prédateurs**.

Les oiseaux marins sont donc souvent associés à ces **structures océanographiques** (Fig. 1.3) comme les upwellings, les fronts, les bordures de plateaux continentaux, les monts sous-marins (Schneider 1982, Haney 1986, Croxall & Wood 2002, Weichler et al. 2004, Louzao et al. 2006, Vilchis et al. 2006, Weimerskirch et al. 2007, Freeman et al. 2010) ou encore les tourbillons et les filaments (Nel et al. 2001, Weimerskirch et al. 2004, Tew-Kai et al. 2009).

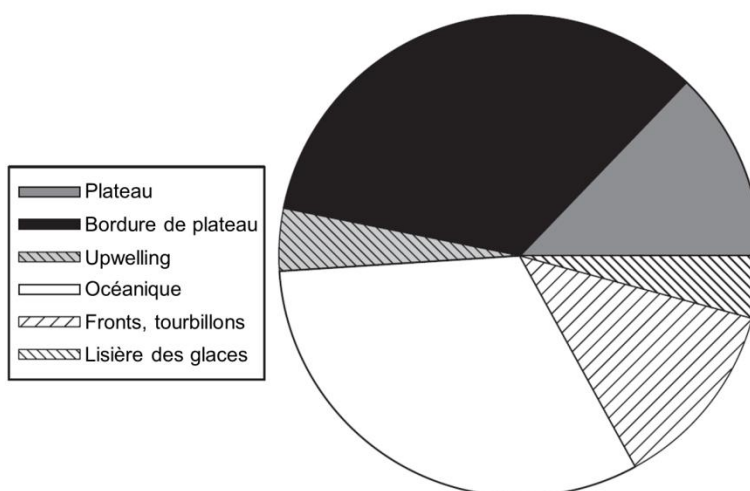


Figure 1.3. Principales structures océanographiques utilisées par les oiseaux marins (68 populations et 29 espèces). Adapté de Weimerskirch (2007).

2.3.2. Variabilité de la disponibilité en proies

De façon générale, les stratégies de recherche alimentaire sont fortement influencées par les **conditions environnementales locales** (Weimerskirch 1998, Burke & Montevecchi 2009) et varient considérablement selon les espèces (Shealer et al. 2002, Weimerskirch 2007). Par l'intermédiaire de la disponibilité des proies, la **variabilité climatique** influe sur le comportement de recherche alimentaire des oiseaux marins (Hunt 1999). Ces variations peuvent s'observer à plusieurs échelles spatiales (e.g. bassins océaniques, eaux autour de la colonie) et temporelles (e.g. saisons, années, décennies) (Piatt et al. 2007).

Un grand nombre d'espèces d'oiseaux marins possèdent ainsi une certaine **flexibilité comportementale** qui leur permet de répondre aux **fluctuations** modérées et à court terme de leurs ressources (e.g. Hamer et al. 1993, 2007, Croxall et al. 1999). Alors que certaines années peuvent être extrêmement productives, d'autres années peuvent présenter une productivité primaire considérablement réduite et entraîner des conditions écologiques **défavorables** pour les oiseaux marins (Ainley et al. 1995). En cas de faible disponibilité de leurs proies, les Alcidés peuvent modifier leur temps de recherche alimentaire au détriment du temps passé à la colonie afin de maintenir des taux d'approvisionnement normaux (Burger & Piatt 1990, Uttley et al. 1994, Litzow & Piatt 2003, Ronconi & Burger 2008). D'autres espèces comme le manchot à jugulaire (*Pygoscelis antarcticus*) favorisent plutôt le maintien d'un effort de recherche alimentaire constant face à une diminution de la

disponibilité des ressources (Croll et al. 2006). Les fous de Bassan (*Morus bassanus*) présentaient des stratégies de recherche alimentaire flexibles selon les années, en fonction des variations de la concentration et de la distribution de leurs différentes proies (Montevecchi et al. 2009).

2.3.3. Compétition intra- et interspécifique

La **compétition pour la ressource** peut entraîner des adaptations ayant pour but de réduire le chevauchement entre des niches écologiques (Gause 1934) et peut parfois expliquer les différences de comportement observées entre individus, populations ou espèces (Rome & Ellis 2004, Lance et al. 2005). Dans les colonies mixtes, les oiseaux marins peuvent être confrontés à la fois à des phénomènes de **compétition intra- et interspécifique**.

De façon générale, un nombre important d'individus qui se nourrissent proche d'une colonie peut entraîner un appauvrissement local des proies (Ashmole 1963, Furness & Birkhead 1984, Jovani et al. 2015). En 1963, Ashmole décrivait les possibles conséquences de la **compétition intraspécifique** sur la fitness des prédateurs à site central comme les oiseaux marins. Il émit l'hypothèse que plus une colonie abrite un grand nombre d'individus, plus les ressources situées dans les eaux autour de la colonie sont appauvries. Cet effet, appelé plus tard "halo de Ashmole" (Birt et al. 1987), pousserait les oiseaux issus de grandes colonies à rechercher leurs ressources plus loin, ce qui pourrait entraîner une diminution de leur succès reproducteur et, en conséquence, une régulation de la taille de la colonie (Fig. 1.4). Les études de plusieurs colonies de fous de Bassan (*Morus bassanus*) et de fous du Cap (*Morus capensis*) révélaient un important effet **densité-dépendant** issu de la compétition intraspécifique (Lewis et al. 2001, Grémillet et al. 2004). Au-delà de la compétition intra-colonie, **l'exclusion par les colonies adjacentes** peut également influencer l'orientation des trajets de recherche alimentaire (Grémillet et al. 2004, Wakefield et al. 2013).

D'autre part, les différences au niveau des compétences de vol et/ou de recherche de proies entre les **différents stades de vie** peuvent également entraîner une ségrégation spatiale. Ces différences, combinées à une potentielle compétition intraspécifique, pourraient alors influencer sur l'évolution de la taille des zones explorées autour de la colonie au cours du cycle de vie d'un individu (Polis 1984, Field et al. 2005).

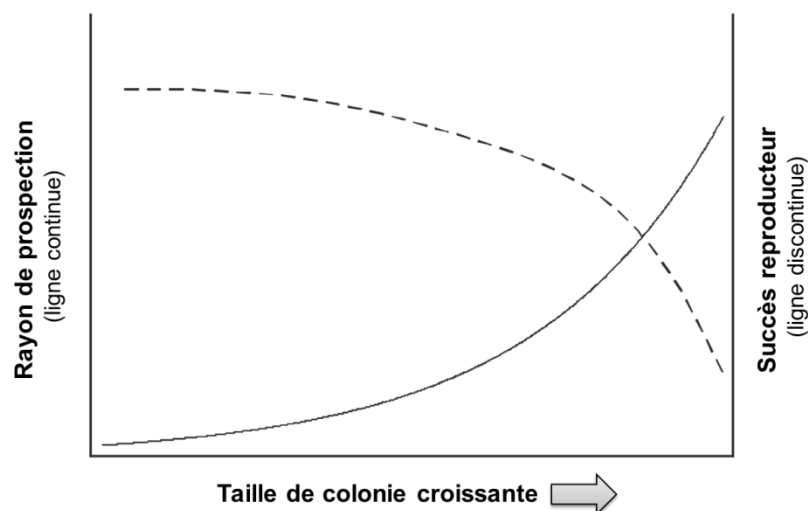


Figure 1.4. Illustration de l'hypothèse d'Ashmole (1963). À mesure que le nombre d'individus au sein de la colonie augmente, l'épuisement local des ressources entraîne une augmentation du rayon de prospection des trajets de recherche alimentaire et une diminution du succès reproducteur. Adapté de Gaston et al. (2007).

Enfin, la **compétition interspécifique** présente, mais également passée, peut avoir façonné des stratégies de recherche alimentaire propres à chaque espèce (Trivelpiece et al. 1987). La coexistence d'espèces possédant une morphologie et/ou des besoins écologiques similaires peut parfois s'expliquer par un partage des ressources (Schoener 1974). Ainsi, des oiseaux en présence d'espèces écologiquement proches peuvent diminuer la compétition en réduisant, voire en évitant, le chevauchement spatial de leurs zones d'alimentation (Weimerskirch et al. 1988, Ballance et al. 1997).

2.4. Spécificités du milieu tropical

Les eaux tropicales se caractérisent par une **productivité** globalement plus **faible** par rapport aux eaux tempérées ou polaires, ainsi que des ressources **moins abondantes** et **plus dispersées** (Longhurst & Pauly 1987, Ballance et al. 1997). La **saisonnalité** de la productivité primaire semble également **moins marquée** (Ballance et al. 2006, Jaquemet et al. 2007). La répartition des proies, ainsi que leur abondance, sont donc considérées particulièrement **éphémères** et difficilement **prévisibles** (Weimerskirch et al. 2007).

Toutefois, les eaux tropicales sont influencées par des **phénomènes** climatiques et océanographiques à **large échelle** comme **ENSO** (*El Niño Southern Oscillation*). Les

événements ENSO se produisent de façon imprévisible à peu près tous les 3 à 7 ans et sont connus pour affecter les stocks de ressources marines dans les tropiques (Schreiber & Schreiber 1984). Même si leur principal centre d'action se trouve dans l'océan Pacifique tropical, les effets des événements ENSO peuvent se propager beaucoup plus loin, notamment dans l'Océan Indien (Saji et al. 1999). La **variabilité interannuelle** du climat dans l'océan Indien est également influencée par le Dipôle de l'Océan Indien (IOD), qui peut causer certaines années des températures de surface de la mer, des vents et des précipitations anormales (Saji et al. 1999). Les différences interannuelles des conditions océanographiques peuvent également résulter de processus à plus **petite échelle** tels que l'advection côtière générée par le vent (Hickey 1979), ou des événements climatiques extrêmes comme les cyclones (Schreiber & Schreiber 1984, Schreiber 2001).

Si les premières études sur les stratégies de recherche alimentaires des oiseaux marins ont été réalisées dans les tropiques (Ashmole 1963, 1965), la majorité des études qui ont suivi se sont longtemps concentrées sur les milieux tempérés et polaires (Weimerskirch 2007) et la plupart des **études** sur les **oiseaux marins tropicaux** sont relativement **récentes** (e.g. Jaquemet et al. 2008, Weimerskirch et al. 2009, Paiva et al. 2010, Pinet et al. 2012). Les stratégies utilisées par les oiseaux marins tropicaux devraient être **spécifiquement adaptées** à ce milieu appauvri afin de réduire les coûts liés à la recherche alimentaire de proies peu abondantes et dispersées (Ballance et al. 1997). La stratégie des frégates, par exemple, est basée sur une recherche alimentaire sur de vastes étendues dans le but de détecter des patches de proies dont l'emplacement exact n'est pas prévisible (Weimerskirch et al. 2004).

L'**association des oiseaux marins** avec des **prédateurs marins de subsurface** (mammifères marins et grands poissons pélagiques ; [Fig. 1.5](#)) est une stratégie observée dans tous les écosystèmes marins (Thiebot & Weimerskirch 2013). Cependant, il semblerait que ces associations soient une stratégie d'alimentation particulièrement utilisée chez les **oiseaux marins tropicaux** (Au & Pitman 1986, Au 1991, Ballance et al. 1997, Jaquemet et al. 2004, 2005, Weimerskirch et al. 2004, Hebshi et al. 2008). Ces phénomènes d'association résultent de l'activité des prédateurs de subsurface, qui en concentrant et rapprochant les proies de la surface, les rendent **plus accessibles** aux oiseaux marins (Ashmole 1971). De plus, le mélange de prédateurs aériens et sous-marins s'avère particulièrement efficace pour déstructurer les bancs de poisson (Lett et al. 2014). La **composition** de ces assemblages d'espèces varie géographiquement mais également en fonction du contexte environnemental d'une région donnée. Dans le milieu tropical, les oiseaux marins semblent s'associer le plus souvent avec des thons et des dauphins (Au & Pitman 1986, Ballance et al.

1997, Hebshi et al. 2008, Tremblay et al. 2014). Les sternes fuligineuses (*Onychoprion fuscatus*) semblent dépendre entièrement de ces associations, notamment en poursuivant de petits thons (Au & Pitman 1986).

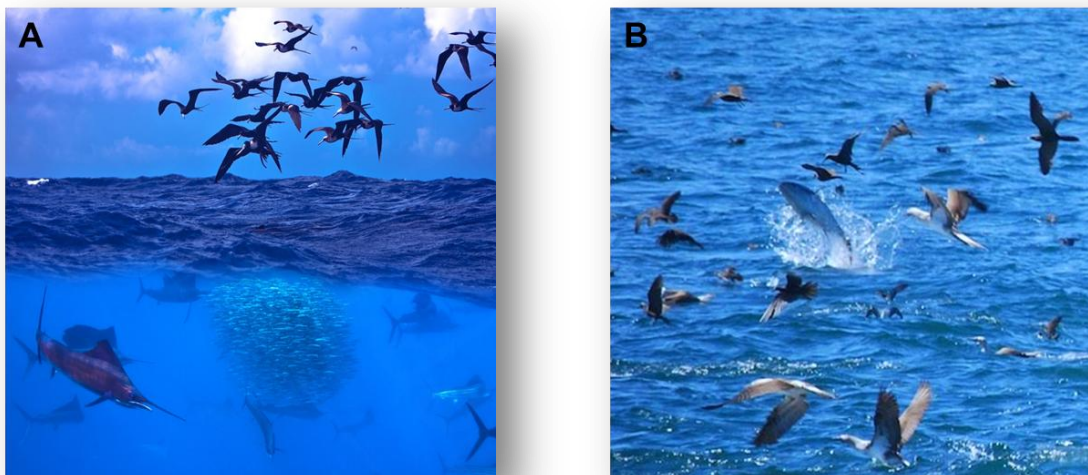


Figure 1.5. Exemples d'associations entre des oiseaux marins et des prédateurs de subsurface. A) Espadons et frégates superbes (*Fregata magnificens*). © Tony Ludovico. B) Thons et fous à pieds bleus (*Sula nebouxii*). © Mae and Len Sander.

3. Objectifs de la thèse

La **variabilité du comportement de recherche alimentaire** des oiseaux marins est due à de nombreux facteurs pouvant être liés au **cycle de vie** (sexe, âge, stade de reproduction) et à **l'environnement** (forçages physiques, productivité primaire, compétition pour la ressource).

Toutefois, aucune étude n'avait auparavant abordé tous ces différents facteurs de variation chez **une seule et même espèce d'oiseau marin**. Si la majorité des recherches se concentrent en général sur un nombre limité de facteurs de variation (Grémillet & Charmantier 2010), l'étude de **l'ensemble de ces paramètres** permet de comprendre au mieux la **plasticité comportementale** d'une espèce à différentes échelles spatiales et temporelles.

L'objectif de cette thèse est donc d'étudier la **variabilité** du **comportement de recherche alimentaire** d'une espèce **d'oiseau marin pantropical**, le **fou à pieds rouges** (*Sula sula*), en fonction de différents **facteurs intrinsèques** et **extrinsèques**. Deux principales questions étaient ainsi soulevées :

- Quel est le degré de flexibilité du comportement d'une même espèce ?
- Comment varie-t-il en fonction de différentes contraintes énergétiques et environnementales ?

Pour aborder ces questions, la variabilité du comportement de recherche alimentaire de l'espèce a été examinée à la fois **au sein d'une colonie**, et **entre différentes colonies**.

L'étude d'individus issus d'une même colonie permet d'estimer la flexibilité des stratégies de différents individus qui évoluent dans des conditions environnementales similaires. Dans ce cadre-là, la **variabilité intra-colonie** du comportement de recherche alimentaire des fous à pieds rouge d'Europa a été étudiée :

- selon le **stade de reproduction**, lors d'une même saison de reproduction
- selon **différentes saisons de reproduction** (= variabilité interannuelle), lors d'un même stade de reproduction (l'élevage du poussin)
- selon le **cycle de vie**, en comparant le comportement des **juvéniles** avec celui des **adultes**, afin de mieux comprendre comment les stratégies de recherche alimentaire sont acquises avec le temps.

Les différences observées entre différentes colonies d'une même espèce reflètent vraisemblablement des réponses adaptatives à la **variabilité environnementale** locale (Weimerskirch 2001, Rayner et al. 2008, Wolf et al. 2009, Nevoux et al. 2010). La variabilité **inter-colonie** du comportement de recherche alimentaire a donc également été étudiée :

- chez des **adultes** issus de **5 colonies différentes**, pendant un même stade de reproduction (l'incubation), afin de mieux comprendre l'influence du contexte environnemental local
- chez des **juvéniles** issus de **3 colonies différentes**, pendant la période de transition post-envol, afin d'explorer pour la première fois les spécificités de cette période dans différents contextes environnementaux.

4. Structure de la thèse

Avant d'examiner en détail toutes ces problématiques, le Chapitre 2 (Modèle biologique et méthodes) présente les principales informations à connaître sur le fou à pieds rouges, les zones géographiques étudiées, les données utilisées et les différentes analyses employées.

Les résultats de ce travail de thèse sont ensuite structurés en 2 grandes parties : l'influence des **facteurs intrinsèques** (= liés au cycle de vie) et des **facteurs extrinsèques** (= liés à l'habitat) de l'espèce.

Dans le Chapitre 3, la variabilité du comportement de recherche alimentaire est abordée en fonction du **stade de reproduction** (Chapitre 3.1) puis de l'**âge des individus** (juvénile/adulte) (Chapitre 3.2).

Dans le Chapitre 4, l'effet de l'environnement est examiné à l'**échelle interannuelle** dans une même colonie (Chapitre 4.1), chez des **adultes** issus de **différentes colonies** (Chapitre 4.2) et chez des **juvéniles** issus de **différentes colonies** (Chapitre 4.3).

Le Chapitre 5 (Discussion générale) intègre et interprète l'ensemble des résultats obtenus dans un contexte plus large, avant de conclure ce travail et de proposer des perspectives de recherche.

Enfin, ce travail de thèse ayant fait l'objet d'articles publiés ou en cours de soumission, ceux-ci sont intégrés en Annexe.

CHAPITRE 2. MODELE BIOLOGIQUE ET METHODOLOGIE GENERALE



1. Le fou à pieds rouges

1.1. Généralités

Le **fou à pieds rouges** (*Sula sula*, Linnaeus 1766) est un oiseau marin de l'ordre des Suliformes et de la famille des Sulidés. Présent dans une large bande autour de l'équateur, sa **distribution pantropicale** couvre l'océan Indien, l'océan Pacifique et l'océan Atlantique (Nelson, 1978). La famille des Sulidés comporte 6 autres espèces de fous tropicaux, ainsi que 3 espèces évoluant dans des eaux froides ou tempérées.

Le fou à pieds rouges est le plus **petit** représentant des Sulidés. Reconnaisable grâce à ses **pattes rouges** ainsi que son bec et sa gorge colorés de rose et de bleu, l'espèce présente un important **polymorphisme** au niveau de son plumage. Alors que certains morphes arborent un plumage entièrement blanc ou entièrement brun, de nombreuses phases intermédiaires sont également observées (Fig. 2.1A). Plusieurs morphes peuvent coexister au sein d'une même colonie, bien qu'un morphe soit souvent prédominant (Nelson 1978, Le Corre 1999). Les individus adultes présentent un **dimorphisme sexuel inversé**, avec des mâles environ 5 % plus petits et 15 % plus légers que les femelles (Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al. 2006). Le juvénile est entièrement brun et présente un bec et des pattes sombres, ainsi qu'un abdomen plus clair (Fig. 2.1B).



Figure 2.1. A) Adultes de fou à pieds rouges présentant différents plumages. B) Juvénile de fou à pieds rouges. © Loriane Mendez

1.2. Cycle de reproduction

Le fou à pieds rouges forme de grandes colonies sur de **petits îlots océaniques** ou en **péninsule d'îles** qui arborent une végétation relativement abondante (Nelson 1978). L'espèce se reproduit environ une fois par an, avec des fluctuations saisonnières plus ou moins marquées selon le site de reproduction (Remsen 2015). La phénologie est en général la même chaque année et les individus montre une synchronicité assez lâche.

Le début de la **saison de reproduction** du fou à pieds rouges est **souvent variable** (Nelson 1969, 1978), probablement en raison des eaux tropicales particulièrement **pauvres et imprévisibles** (Longhurst & Pauly 1987, Ballance et al. 1997). Bien que des pics dans les périodes de pontes soient généralement observés, celles-ci peuvent être étalées sur plusieurs mois (Nelson 1978). Certaines régions présentent une saisonnalité plus marquée dans le cycle de reproduction (Nelson 1978), qui semble liée au **pic de productivité annuel** (Ashmole 1971).

Contrairement aux autres espèces de fous qui nichent au sol, le fou à pieds rouge construit son **nid de branchages** en hauteur dans les arbres. Après la formation du couple et la copulation, la femelle pond un seul œuf, de couleur bleu pâle. Les deux partenaires se relaient ensuite entre la **garde du nid** et les **trajets d'alimentation en mer**. La période d'incubation dure environ 45 jours. A la naissance, les poussins possèdent un duvet blanc et restent au nid pendant environ 130 jours jusqu'à leur premier envol (Nelson 1969). Avant de devenir indépendants, les **juvéniles** traversent une longue **période de transition** d'une durée d'environ 90 à 180 jours. Pendant cette période post-envol, les juvéniles commencent à s'alimenter en mer tout en continuant à être nourris par leurs parents (Nelson 1969, Diamond 1974, Guo et al. 2010). Les individus acquièrent leur maturité sexuelle entre 2 et 6 ans (Cubaynes et al. 2011) et leur espérance de vie est d'environ 20 ans.

1.3. Comportement de recherche alimentaire

Le régime alimentaire du fou à pieds rouges est principalement constitué de **poissons volants** (Exocetidae ; [Fig. 2.2A](#)) et **calmars volants** (Ommastrephidae ; [Fig. 2.2B](#)). Le fou à pieds rouges peut attraper ses proies **en vol** lorsqu'elles surgissent de l'eau ou grâce à des **plongeurs**, qui lui permettent d'exploiter les 4 premiers mètres de la colonne d'eau et possiblement de poursuivre ses proies sous l'eau (Le Corre 1997). Les proies capturées mesurent en moyenne 10 à 22 cm et pèsent 50 à 100 g (Diamond 1974). Alors que le suivi télémétrique de fous à pieds rouges à Europa (canal du Mozambique) révélait un

comportement de recherche alimentaire strictement diurne (Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005, Young et al. 2010), de précédentes observations dans les îles Galápagos laissaient suggérer des trajets qui duraient parfois plus d'un jour (Nelson 1978, Schreiber et al. 1996).

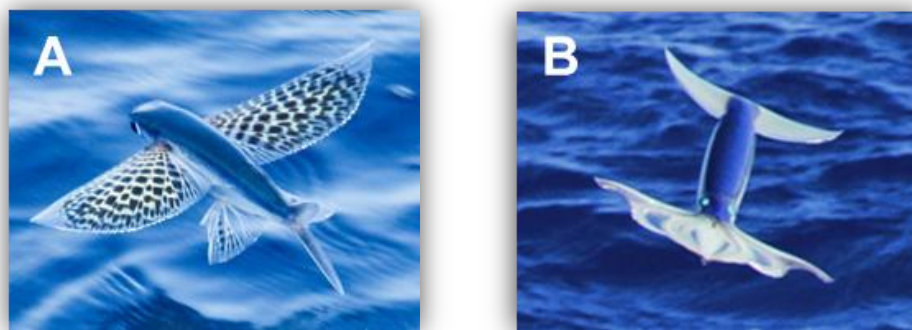


Figure 2.2. Exemples de proies du fou à pieds rouges. A) Poisson volant (Exocetidae). © Steve N. G. Howell. B) Calmar volant (Ommastrephidae). © BNPS.co.uk.

Le fou à pieds rouge est l'espèce la plus **pélagique** de la famille des Sulidés (Nelson 1978). Lorsqu'il part en mer, l'adulte s'éloigne en général rapidement de la colonie pour augmenter son effort de recherche alimentaire le plus souvent vers le milieu de son trajet avant de revenir à terre avec une vitesse soutenue. Une augmentation de la sinuosité couplée à une diminution de la vitesse suggère que l'oiseau se nourrit sur un **patch de proies** (Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005). Les fous à pieds rouges cohabitent souvent avec des **frégates**, qui peuvent parfois poursuivre les fous en plein vol afin de les obliger à régurgiter leurs proies pour s'en nourrir ensuite (Nelson 1978, Le Corre & Jouventin 1997a). Ce comportement, appelé "**cleptoparasitisme**", se rencontre également chez les Labbes et certaines espèces de Laridés (Brockmann & Barnard 1979).

Certaines études suggéraient que le fou à pieds rouges s'alimentaient dans des zones particulièrement **productives** (Ballance et al. 1997, Jaquemet et al. 2005, Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005). En revanche, l'absence de variation majeure de la concentration en chlorophylle autour de l'atoll de Palmyra (océan Pacifique nord) ne soutenait pas cette hypothèse (Young et al. 2010). Un des objectifs de cette thèse était donc de mieux comprendre le **comportement de recherche alimentaire** du fou à pieds rouges en lien avec la **productivité primaire**.

1.4. Statut de conservation et populations

Le fou à pieds rouges ne semble pas menacé à l'échelle mondiale. L'espèce est classée en "**préoccupation mineure**" sur la liste de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature). La population totale est estimée à plus d'un million d'individus répartis dans plusieurs centaines de petites îles dans les mers tropicales (Remsen 2015). En revanche, peu de colonies sont protégées et de nombreuses colonies ont disparus dans le sud de l'Atlantique et dans l'ouest de l'océan Indien au cours du dernier siècle (Feare 1978). La principale menace qui pèse sur l'espèce est la **destruction de son habitat**, à travers la déforestation et l'introduction d'espèces invasives. Le fou à pieds rouges peut également être touché en partie par le braconnage, la collecte d'œufs, la prédation par les espèces invasives telles que les rats, les perturbations causées par le tourisme et enfin l'industrie de la pêche, qui appauvrit les ressources. Malgré cela, le fou à pieds rouges semble être l'espèce de fou tropical la plus abondante, probablement en partie grâce à sa **nidification arboricole** (Nelson 1978). Les **effectifs** sont **très variables** selon les colonies, allant de quelques centaines de couples à Tromelin (Le Corre et al. 2015) à près de 25 000 couples sur l'atoll Palmyra dans l'océan Pacifique nord (Young et al. 2015) ou aux îles Cocos dans l'océan Indien (Baker et al. 2004) et jusqu'à 140 000 couples estimés aux Galápagos (Nelson 1969).

2. Sites et périodes d'études



Figure 2.3. Aire de répartition du fou à pieds rouges (en rouge) et localisation des différentes colonies étudiées (étoiles jaunes). Adapté de BirdLife International (2016).

2.1. Europa – Au cœur du canal du Mozambique

Europa est une petite île d'environ 30 km² située dans le **canal du Mozambique**, à 300 km des côtes de Madagascar et 500 km des côtes africaines (22,3°S, 40,3°E ; heure locale UTC+3). Elle fait partie des îles Éparses de l'océan Indien qui constituent l'un des cinq districts des Terres australes et antarctiques françaises (TAAF). Europa présente un environnement inhospitalier pour l'Homme et les nombreuses tentatives de colonisation ont toutes échoué. Depuis 1950, seule une présence militaire relevée régulièrement est présente à l'année. Europa possède une nature particulièrement bien préservée et fait l'objet de missions scientifiques notamment sur l'étude de la flore et de la végétation, des oiseaux marins et des tortues marines. L'île présente notamment l'un des sites de reproduction les plus importants pour la tortue verte (*Chelonia mydas*).

Europa abrite au total huit espèces d'oiseaux marins mais **aucune autre espèce de fou tropical**. Les fous à pieds rouges sont la cible du **cleptoparasitisme** des frégates du Pacifique (*Fregata minor*) et des frégates Ariel (*Fregata ariel*) (Le Corre & Jouventin 1997a). La population de fou à pieds rouges qui s'y reproduit est estimée à **2 800 – 3 800 couples**. Après avoir construit leur nid dans les arbres *Euphorbia stenoclada* (Le Corre & Jouventin 1997b), les phases de ponte et d'incubation des fous à pieds rouges ont généralement lieu à la fin du mois d'août et en septembre. L'élevage du jeune se termine l'année d'après avec la phase post-envol de février à avril.

Le **jeu de données** de télémétrie des fous à pieds rouges d'Europa a été collecté au cours de **5 missions sur le terrain**, couvrant au total **4 saisons de reproduction**. Des adultes ont été suivis en 2003, 2011, 2012 et 2013 pendant les phases d'**incubation** et d'**élevage** du poussin (entre septembre et novembre). En 2014, des **adultes** ainsi que des **juvéniles** ont été suivis pendant la **période de transition post-envol** des juvéniles (de janvier à mars). Deux principales vagues de déploiements de GPS ont été conduites (25 janvier – 2 février et 15 février – 17 février). Trois périodes consécutives de 12 jours ont ensuite été définies : (P1) 27 janvier – 7 février, (P2) 8 février – 19 février, (P3) 20 février – 4 mars. Des suivis à terre et des comptages ont également été réalisés en parallèle. Quelques données opportunistes collectées lors de missions suivantes en 2014 et 2015 sont également rapportées dans ce rapport. L'ensemble du jeu de données issu d'Europa a permis d'étudier la **variabilité intra-site** du comportement de recherche alimentaire en fonction de **facteurs intrinsèques** tels que le **stade de reproduction** ([Chapitre 3.1](#)) et **l'âge des individus** ([Chapitre 3.2](#)), mais également en fonction de **facteurs extrinsèques** telle que la **variabilité environnementale** annuelle ([Chapitre 4.1](#)).

CHAPITRE 2. MODELE BIOLOGIQUE ET METHODOLOGIE GENERALE

Tableau 2.1. Jeu de données issu des suivis par GPS d'individus de fous à pieds rouges provenant de différentes colonies.

Site	Position	Année de reproduction	Période d'étude	Nombre de trajets (nombre d'individus)			
				Incubation	Elevage	Post-envol	Juvéniles
Europa	40,3°E 22,3°S	2003	09/08 – 23/09	9 (9)	8 (8)	-	-
		2011	18/09 – 16/10	-	33 (21)	-	-
		2012	20/10 – 02/11	-	39 (28)	-	-
		2013-2014	23/09 – 16/10 27/01 – 04/03	34 (13) -	126 (26) -	- 63 (7)	- 333 (34)
Walpole	168,9°E 22,6°S	2014	20/09 – 24/09	13 (7)	-	-	-
Chesterfield	158,4°E 9,9°S	2012	27/05 – 02/06	25 (17)	-	-	-
Genovesa	-89,9°E 0,3°S	2009	13/11 – 25/11	37 (26)	-	-	-
		2014	10/11 – 25/11	42 (36)	-	-	278 (18)
Christmas	105,6°E 10,5°S	2014	29/07 – 22/08	39 (15)	-	-	-
Surprise	164,0°E 18,8°S	2015	24/11 – 29-11	-	-	23 (6)	95 (10)

2.2. Genovesa – Au sein de l’archipel des Galápagos

Genovesa est une île volcanique de 14 km² dans l’**archipel des Galápagos**, à l’est de l’**océan Pacifique** (-89,9°E, 0,3°S ; heure locale UTC-6). Au centre de l’île se trouve le lac Arcturus, qui contient de l’eau salée et des sédiments âgés de moins de 6 000 ans. Au sud de l’île, un cratère submergé forme la baie de Darwin, qui est entourée de falaises propices à la nidification de nombreuses espèces d’oiseaux marins. L’île est inhabitée mais deux endroits de l’île peuvent recevoir des visiteurs pendant durant la journée.

Genovesa abrite une des plus grandes populations connues de fous à pieds rouges, estimée à **140 000 couples** (Nelson 1978). De nombreuses autres espèces d’oiseaux marins sont présentes, dont une plus petite population de **fous de Nazca** estimée à plus de 1 000 couples (H. Weimerskirch, obs. pers.).

Les **données télémétriques** ont été collecté lors de **2 missions** sur le terrain en 2009 (13 novembre – 25 novembre) et 2014 (10 novembre – 25 novembre) sur des **adultes** en **incubation**. En 2014, des **juvéniles** durant la phase post-envol ont également été équipés de GPS.

2.3. Christmas – Un territoire australien dans l’océan Indien

L’île de **Christmas** (105,6°E, 10,5°S, heure locale UTC+7) est un territoire extérieur australien situé dans l’**océan Indien** à 345 km au sud-ouest de Java. Christmas est la pointe émergente d’un mont sous-marin dont la base se trouve à plus de 2000 m de profondeur (Gray 1981). L’île couvre une superficie totale de 136 km² et est habitée par un peu plus de 2 000 habitants. De nombreuses espèces sont endémiques de par l’isolement géographique de l’île et la faible pression anthropique qui s’y exerce. Près des deux tiers de la superficie de l’île sont déclarées parc national.

Environ **12 000 couples** de fous à pieds rouges se reproduisent au nord-ouest de l’île qui abrite deux autres espèces de fous tropicaux (James & McAllan 2014) : le **fou brun** (5 000 couples) et le **fou d’Abbott** (2 500 couples). Ce dernier est une espèce endémique classée "**en danger** " sur la liste de l’UICN.

Les données télémétriques analysées ont été obtenues lors de **2 missions** sur le terrain : en 2010 (20 juillet – 20 août) sur des **adultes** en **incubation** et en 2014 (29 juillet au 10 septembre) sur des adultes en **incubation** et en cours d’**élevage** du poussin.

2.4. Chesterfield, Walpole et Surprise – Trois sites en Nouvelle-Calédonie

Les îles **Chesterfield** (158,4°E, 9,9°S ; heure locale : UTC+11) forment un archipel de 120 km de long pour 70 km de large situé en Nouvelle Calédonie, à environ 550 km au Nord-Ouest de la Grande Terre. Environ **7 200 – 7 300 couples** de fous à pieds rouges nichent dans l'archipel (Borsa et al. 2010), dont la surface de terre cumulée est inférieure à 10 km². Deux autres espèces de fous sont également présentes : le **fou masqué** (280 – 500 couples) et le **fou brun** (3 800 – 5 800 couples) (Borsa et al. 2010). L'appellation "Chesterfield" tout au long de la thèse regroupe des données collectées en 2012 (27 mai – 2 juin) sur 2 îlots très proches (île Longue et îlot du Mouillage). Les individus étudiés étaient tous des **adultes** en **incubation**.

Walpole (168,9°E, 22,6°S ; heure locale UTC+11) est une petite île de 2 km² inhabitée de Nouvelle-Calédonie, située à 180 km au sud-est de la Grande Terre. D'origine volcanique, l'île est bordée de falaises et ses nombreuses émergences et submersions au cours des derniers cycles de glaciation ont entraîné la formation d'une calotte corallienne. Dix espèces d'oiseaux marins s'y reproduisent, dont le **fou brun** (270 – 800 couples) et une plus **petite population** de fous à pieds rouges (Spaggiari et al. 2007).

Surprise (163,97°E, 18,78°S ; heure local : UTC+11) est un petit îlot de sable corallien de 0,3 km² au sein de l'atoll d'Entrecasteaux en Nouvelle-Calédonie, situé à environ 200 km au nord-ouest de la Grande Terre. Particulièrement boisée, l'île accueille 90 % de la population de fous à pieds rouges de l'atoll (Robinet et al. 1997), soit environ **3 000 couples** (Spaggiari et al. 2007). Surprise abrite également une petite population de **fous bruns** (720 couples) et de **fous masqués** (300 couples) (Spaggiari et al. 2007). La majorité des pontes sont observées de mai à juillet, avec des éclosions se produisant la plupart du temps entre fin juin et début août (Robinet et al. 1997). En décembre, les jeunes individus sont des juvéniles capables de voler depuis peu de temps ou des immatures volant déjà plusieurs semaines. Le suivi des fous à pieds rouges de Surprise a eu lieu en 2015 (24 novembre – 29 novembre). Tandis que la majorité des adultes sur l'île s'occupaient de leur juvénile pendant la phase de transition post-envol, quelques **adultes** retardataires qui **élevaient encore leur poussin** ont été équipés de GPS, ainsi que des **juvéniles** durant leurs premiers vols.

3. Collecte des données

3.1. Déclaration d'éthique et autorisations

Chaque oiseau était **manipulé à deux reprises** au total, lors de la pose et de la récupération de la balise GPS quelques jours plus tard. Une fois capturé, l'oiseau était rapidement placé dans un sac en tissu opaque afin de **réduire le stress** induit par la manipulation, dont la durée ne dépassait jamais 10 minutes. Le poids des balises GPS représentait environ **3 % du poids** de l'adulte et n'excédait pas les seuils généralement recommandés à ne pas dépasser pour limiter la modification du comportement naturel (Kenward 2000). Une fois relâché, l'oiseau revenait rapidement vers son nid ou son perchoir et reprenait un **comportement naturel**. Aucun abandon de nid n'a été observé après manipulation. Selon les sites étudiés, les procédures employées sur le terrain ont été validées au préalable par le préfet des Terres Australes et Antarctiques Françaises, le parc national des Galápagos, le Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie et le parc national de l'île de Christmas.

3.2. Suivi télémétrique par GPS

Les données collectées à l'échelle de l'individu offrent des informations clés pour comprendre les tendances observées au niveau de la population (Sutherland 1996). L'utilisation de **balises télémétriques** dans le but de suivre le déplacement des animaux dans leur milieu naturel s'est considérablement développée durant ces deux dernières décennies (Hart & Hyrenbach 2009). La **miniaturisation des appareils** grâce aux avancées technologiques permettent aujourd'hui d'équiper des organismes de plus en plus petits (Naef-Daenzer et al. 2005, Daniel Kissling et al. 2014). Selon le type d'appareil, les données peuvent être transmises à distance grâce à un signal envoyé à travers le réseau satellite, ou stockées directement sur l'appareil et nécessitant donc que celui-ci soit récupéré.

Dans cette étude, toutes les données de position des oiseaux ont été estimées grâce à des **balises GPS** nécessitant d'être récupérées afin de récolter les données enregistrées. Les balises déployées étaient des appareils i-GotU Mobile Action Technology (32 mm x 22 mm, 20 g), sauf celles posées à Europa en 2003 (appareils Technosmart, 40 mm x 30 mm, 30 g). La **fréquence d'enregistrement** allait d'une position toutes les **10 secondes** à une position toutes les **5 minutes** selon les sites et les périodes d'étude.



Figure 2.4. Pose de balise GPS sur un individu juvénile de fou à pieds rouges à l'île Surprise (Nouvelle-Calédonie). © Loriane Mendez

3.3. Pose de balises et morphométrie

Les oiseaux marins formant souvent de très grandes colonies, il est rarement possible d'équiper de balises GPS tous les individus d'une population. La majorité des études doivent donc se contenter d'étudier un **échantillon de la population** en fonction des moyens logistiques et financiers mis à disposition.

Une fois sur le terrain, un **repérage** est réalisé afin de sélectionner de manière aléatoire les individus à équiper, en évitant ceux qui paraissent vulnérables (blessés ou anormalement maigres). L'observation des heures de départ et de retour en mer des oiseaux permet d'estimer au préalable la durée des trajets afin **d'optimiser le paramétrage** des balises GPS, de façon à trouver un compromis entre la résolution du suivi et la durée de l'enregistrement (limité par la batterie).

Les individus sont **capturés à la main ou** à l'aide d'une **canne télescopique** de 6 mètres lorsqu'ils nichent en hauteur dans les arbres. L'extrémité de la canne comporte un nœud coulant en fil de nylon, qui, une fois passé autour du cou de l'oiseau, se resserre lorsque l'oiseau est tiré au sol. Une fois attrapé, l'oiseau est ensuite placé dans un sac en tissu opaque puis **pesé** à l'aide d'une balance portable à crochet. Différentes **mesures morphométriques** peuvent être généralement effectuées telles que la longueur du culmen, la hauteur du culmen et la longueur des ailes. La balise GPS est fixée aux 3 ou quatre 4 centrales sous la queue de l'oiseau à l'aide de ruban adhésif Tesa® (Fig. 2.4). Un marqueur coloré non-nocif pour l'oiseau permet de laisser une trace discrète et temporaire, suffisante

pour une identification à distance. Lorsque les 2 partenaires d'un même nid étaient étudiés, seul l'un d'entre eux était marqué afin de pouvoir les distinguer facilement. Lors de la seconde capture, la balise GPS est récupérée et l'oiseau est à nouveau **pesé** afin d'estimer le gain ou la perte de poids. Le **sexage** des oiseaux se faisait soit à l'oreille (les mâles ont un cri plus aigu que les femelles, (Nelson 1978) soit d'après les mesures, les femelles étant plus grandes que les mâles (Nelson 1978, Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al. 2006). Le prélèvement d'échantillon de sang lors de certaines missions a permis également de réaliser des sexages moléculaires (Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al. 2006)

3.4. Suivis visuels et piège photographique

Lors de la mission menée à Europa en 2014, des **suivis à terre par observation visuelle** ont été entrepris en plus du suivi télémétrique. Les suivis étaient menés au lever et au coucher du soleil afin d'étudier respectivement le comportement des oiseaux **au départ** de la colonie (n = 14 jours) et **au retour** (n = 6 jours). Les observations étaient effectuées à partir d'un point fixe surélevé sur une dune (10 m de haut) située à 20 m du bord de mer, entre 500 m et 1 km de la colonie. Pendant 30 min à 3 h selon les suivis, l'**heure**, la **taille** et la **composition** de chaque **groupe d'individus** quittant la colonie pour aller en mer (le matin) et revenant à la colonie (le soir) dans un champ de vision d'environ 500 m de large en direction de la mer était rapportées. Les adultes et les juvéniles étaient facilement différenciés grâce à la couleur de leur plumage et de leur bec. Un groupe d'oiseau était défini comme plusieurs individus qui se suivaient en général à moins de 5 mètres (pas plus de 15 – 20 mètres) dans une même direction. Les différents groupes, espacés d'une dizaine à quelques centaines de mètres les uns des autres, se distinguaient facilement.

Afin d'estimer la fréquence de nourrissage du jeune par les adultes, des **caméras** Scoutguard SG 550 ont été installées près de certains nids. La détection d'un mouvement activait le déclencheur afin d'enregistrer une photographie toutes les 5 secondes. Le cadrage était choisi selon les perchoirs de préférence des juvéniles, reconnaissables à la pile de guano présente en dessous. D'après les observations sur le terrain, tous les évènements de nourrissage se produisaient autour de nid. Cependant, la **fréquence de nourrissage** pouvait être sous-estimée si des évènements de nourrissage se produisaient en dehors du cadre de la camera. Au total, les données issues de 3 nids ont pu être exploitées : 1 nid suivi en 2014 (18 février – 2 mars) et 2 nids suivis en 2015 lors d'une mission ultérieure (20 février – 7 mars et 9 mars – 1er avril). Ces 3 suivis correspondaient respectivement aux périodes + 15 jours, + 60 jours et + 80 jours après l'envol du juvénile.

Des rondes ont été menées après le coucher du soleil (entre 21 h et 23 h) ou avant le lever du soleil (entre 5h et 6 h) afin de déterminer la **présence** ou **l'absence** des **juvéniles sur leur nid pendant la nuit**. Vingt à 25 nids ont été suivis 15 jours, 60 jours, 80 jours et 155 jours après l'envol du poussin. Ces observations ont permis de relier la présence du juvénile sur le nid et la fréquence de nourrissage par les adultes (calculée grâce au piège photographique) afin d'estimer à quel moment les juvéniles quittent définitivement le nid et deviennent indépendants.

4. Méthodes d'analyses

4.1. Nettoyage des données

Afin de décrire le **comportement général** des populations échantillonnées, les rares trajets dont la durée s'éloignait excessivement de la distribution générale des valeurs (*outliers*) et qui semblaient refléter un comportement exceptionnel ont été retirés du jeu de données. Les trajets particulièrement longs enregistrés pendant le cyclone "Guito" qui a traversé le canal du Mozambique entre le 18 et le 22 février 2014 ont notamment été exclus des analyses. Les trajets tronqués (dus à des problèmes de batterie) n'ont également pas été pris en compte.

4.2. Description des trajets en mer

La **durée du trajet** était calculée entre le moment où l'oiseau quitte la colonie en s'envolant en direction de la mer et celui où il se pose à terre à son retour. La **distance totale parcourue** représentait la distance cumulée parcourue le long du trajet entre le point de départ et de retour. Le **rayon de prospection** du trajet revenait à la distance maximale observée entre le point de départ de l'oiseau et la position la plus éloignée de la colonie. La **proportion de temps au repos**, où l'oiseau est posé à la surface de l'eau, représentait la proportion de temps où sa vitesse était inférieure à $10 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ (Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al. 2005).

Les **périodes de nuit** ont été définies entre la fin du crépuscule civil du soir (l'aube) et le début du crépuscule civil du matin, c'est-à-dire lorsque le centre du Soleil se situe à plus de 6° sous l'horizon (en considérant un horizon idéalisé situé à 90° du zénith).

4.3. Détermination du comportement

Un nombre important de méthodes sont proposées dans la littérature scientifique pour identifier les différents comportements d'un individu le long de son trajet, en particulier le comportement de recherche en zone restreinte (ARS), comme par exemple la tortuosité (Benhamou 2004), la méthode du *First-Passage time* (Fauchald & Tveraa 2003), le temps de résidence (*Residence Time*, Barraquand & Benhamou 2008), l'entropie positionnelle (Guilford et al. 2004), la méthode des paysages fractals (*Fractal landscape method*, Tremblay et al. 2007), des modèles de représentation d'états (*State-space models*, Anderson-Sprecher & Ledolter 1991, Jonsen et al. 2007), ou encore l'*Expectation-Maximization Binary Clustering* (EMbC, Garriga et al. 2016). Dans toutes ces différentes approches analytiques, la vitesse de déplacement et la sinuosité de la trajectoire jouent un rôle clé dans la détection des zones où les individus augmentent leur effort de recherche (Benhamou & Bovet 1989, Bartumeus et al. 2008, Thiebault & Tremblay 2013).

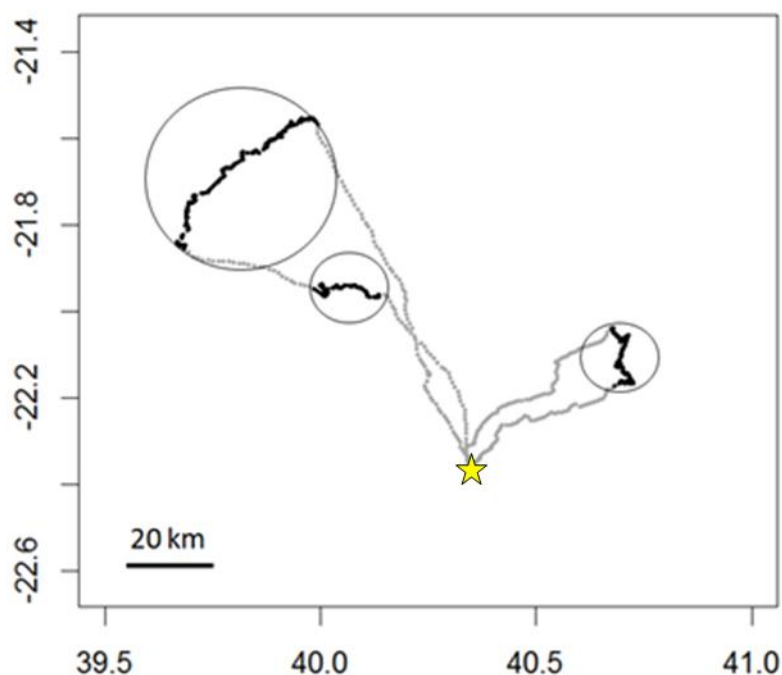


Figure 2.5. Exemple de trajets en mer de 2 fous à pieds rouges nichant sur l'île d'Europa (étoile jaune). Les portions de trajet où les individus adoptent un comportement de recherche en zone restreinte (ARS) sont indiquées par des cercles.

Au cours des différents chapitres de cette thèse, deux de ces méthodes ont été utilisées : le *First-Passage Time* (FPT) et l'*Expectation-Maximization Binary Clustering* (EMbC).

4.3.1. *First-Passage Time* (FPT)

Le *First-Passage Time* (FPT) représente par définition le temps nécessaire à un individu pour traverser un cercle d'un rayon donné le long de sa trajectoire (Fauchald & Tveraa 2003). L'effort de recherche est calculé tout au long du trajet en faisant glisser ce cercle sur chaque position du trajet. Les **zones ARS** correspondent aux portions de trajet dont la valeur de FPT est supérieure à la valeur moyenne du trajet. Cette méthode est communément utilisée pour l'étude du comportement de recherche alimentaire de prédateurs marins tels que l'éléphant de mer austral (*Mirounga leonina*) (Thums et al. 2011, Dragon et al. 2012) et de nombreuses espèces d'oiseaux marins (Weimerskirch et al. 2007, Pinaud 2008, Hamer et al. 2009, Paiva et al. 2010).

Pour cela, les trajets ont été **interpolés** de façon linéaire pour obtenir une position tous les 50 m afin d'obtenir un pas régulier. Le FPT a été calculé à chaque position du trajet en utilisant des gammes de rayons allant de 0,1 à 0,9 km, 1 à 10 km, 12 à 20 km et 25 à 100 km avec une incrémentation respective de 0,1 km, 0,5 km, 2 km et 5 km. Pour chaque trajet, les pics dans la distribution de la variance log-transformée du FPT en fonction du rayon du cercle ont été identifiés. Ces pics indiquent généralement l'**échelle** à laquelle l'individu augmente son effort de recherche (Pinaud 2008). Chaque trajet était ensuite séparé en segments homogènes avec la méthode de Lavielle en utilisant le package R *adehabitatLT* (Calenge 2006). Les segments dont la valeur moyenne de FPT était supérieure à celle du trajet total étaient alors identifiés en ARS (Fig. 2.5). L'analyse a été conduite sur le logiciel R selon le script de Pinaud (2008). Divers paramètres ont été ensuite estimés tels que le **nombre de zones ARS par trajet**, la **distance totale parcourue** en ARS, la **distance maximale** à la colonie des zones ARS et la **proportion de repos** au sein des zones ARS.

4.3.2. *Expectation Maximisation binary Clustering* (EMbC)

L'*Expectation Maximisation binary Clustering* (**EMbC**) est une variante de l'algorithme espérance-maximisation utilisé dans l'estimation du maximum de vraisemblance des modèles de mélanges gaussiens (Garriga et al. 2015). Cet algorithme **multivarié de classification non-supervisée** permet d'identifier les **différents comportements** adoptés le long d'un trajet selon la **vitesse et la sinuosité**.

Tous les trajets ont été linéairement **interpolés** au préalable de façon à obtenir des trajets réguliers (une position toutes les 2 minutes). En fonction du jeu de données que l'on choisit d'analyser, l'algorithme identifie **automatiquement** les valeurs de délimitation (minimum et maximum) de **vitesse** et de **sinuosité** qui **optimisent la définition de 4 clusters** bien distincts. Chaque position GPS était alors affectée d'un des 4 comportements possibles en fonction de sa vitesse et de sa sinuosité : au **repos** (vitesse et sinuosité faibles), en **recherche intensive** (vitesse faible et forte sinuosité), en **transit** (haute vitesse et faible sinuosité) et en **recherche extensive** (haute vitesse et forte sinuosité). Le comportement de recherche extensive reflétait de larges virages avec une vitesse soutenue, pouvant être interprété comme un déplacement entre des zones de recherche intensive. Le comportement de repos correspondait au moment où l'oiseau est posé à la surface et se laisse dériver en fonction des courants de surface (Weimerskirch et al. 2002). Une procédure de lissage inclus dans le package a été appliquée afin de mieux tenir compte des associations temporelles. Les analyses ont été conduites avec le package *EMbC* sur le logiciel R 3.1.2 (R Development Core Team 2014).

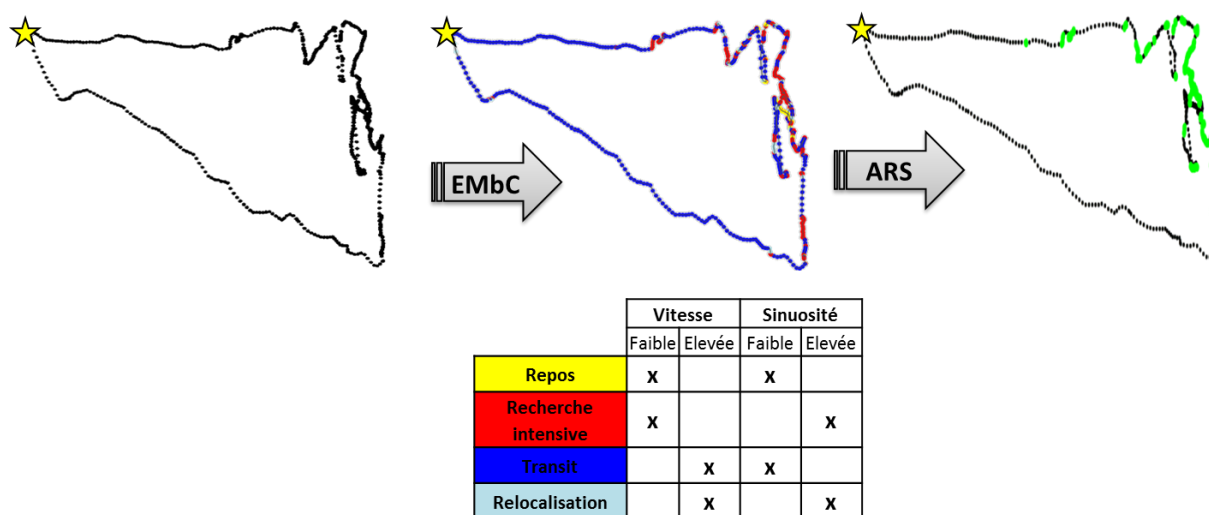


Figure 2.6. Schématisation de la classification du comportement grâce à l'algorithme *Expectation Maximisation binary Clustering* (EMbC) et de l'identification des zones de comportement en recherche restreinte (ARS).

Une **zone ARS** était définie comme une succession de positions présentant des valeurs de vitesse et de sinuosité au-dessus d'un seuil défini par l'algorithme (Fig. 2.6). Une portion de trajet était considérée en ARS lorsqu'elle présentait au moins 3 positions successives (i.e. 4 min) identifiées en "recherche intensive". Lorsque 2 zones ARS étaient séparées par moins de 4 positions GPS (i.e. 10 min) identifiées dans un autre comportement, celles-ci étaient fusionnées. Le **nombre de zones ARS par heure**, leur **durée** et leur **distance maximale** ont ensuite été calculées. La **position moyenne** de chaque zone ARS était définie par la longitude et la latitude médiane.

4.4. Associations en mer

La littérature scientifique ne présente, à notre connaissance, aucune méthode pour déterminer des **associations entre individus** à partir de données télémétriques. Après avoir testé plusieurs valeurs de distances et d'intervalles de temps, une association était définie lorsque les différences de latitudes et de longitudes entre 2 positions étaient inférieures à $0,002^\circ$ (soit 222 m environ en considérant que $1^\circ \approx 111$ km à l'équateur) dans un intervalle de temps de 30 secondes. Toutes les associations ont été soigneusement vérifiées visuellement. Les associations identifiées à moins de 50 m du nid n'ont pas été prises en compte afin d'étudier uniquement les associations en mer. Les trajets ne comprenant qu'un seul évènement d'association isolé n'ont pas été pris en compte afin d'ignorer les cas où 2 oiseaux pouvaient se croiser sans pour autant s'associer.

4.5. Variables environnementales

4.5.1. Bathymétrie et activité tourbillonnaire

Les valeurs de **bathymétrie** ont été extraites à l'aide du package R *marmap* (Pante & Simon-Bouhet 2013) à partir des données GEBCO (General Bathymetric Chart of the Ocean) avec une résolution d'1 minute d'arc.

L'**énergie cinétique tourbillonnaire** (EKE) a été calculée telle que $EKE = 1/2 * (U^2 + V^2)$, où U et V sont respectivement les composants zonal et méridien du courant géostrophique issus de données d'altimétrie. L'EKE est estimée à partir des **anomalies du niveau de la mer** (SLA) et représente l'énergie associée à la partie turbulente de l'écoulement d'un fluide.

4.5.2. Concentration en chlorophylle

Le **phytoplancton** représente l'ensemble des organismes autotrophes en suspension dans l'eau, à l'origine de 75 % de la productivité primaire océanique (Falkowski & Raven 2013). La **chlorophylle a** (appelée simplement "chlorophylle " par la suite) est un pigment photosynthétique qui donne une coloration verte aux organismes du phytoplancton. De ce fait, la mesure de la couleur d'eau est communément utilisée pour estimer la concentration en phytoplancton à la surface de l'eau. La couleur de l'eau est mesurée par satellite (Fig. 2.7) dans le cadre des missions SeaWiFs (*Sea-viewing Wide Field-of-view Sensors Project*) organisées par la NASA (*National Aeronautics and Space Administration*).

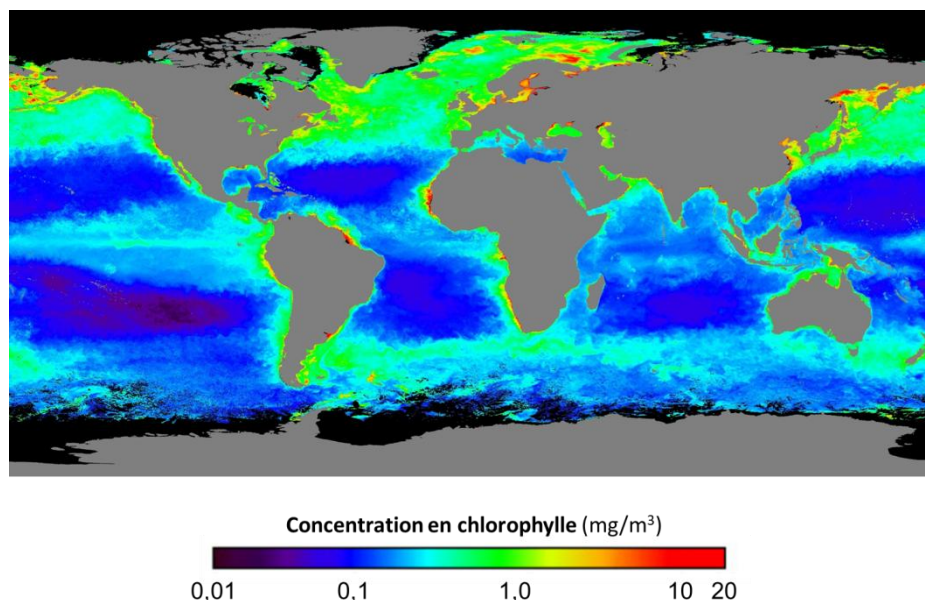


Figure 2.7. Concentration de la chlorophylle à l'échelle mondiale mesurée par le satellite SeaWiFs et le spectroradiomètre MODIS sur le satellite Aqua de la NASA (21/03/2006 – 20/06/2006). Crédit : NASA/Jesse Allen/Earth Observatory/SeaWiFS Project/Goddard Space Flight Center/ORBIMAGE.

Situé à la base des réseaux trophiques marins, l'abondance du phytoplancton est souvent liée à celle des niveaux trophiques supérieurs (Aebischer et al. 1990, Piontkovski & Williams 1995, Platt et al. 2003). Le lien entre le **phytoplancton** et les **prédateurs supérieurs marins**, qui se trouvent en position apicale des chaînes trophiques, se fait par toute une gamme d'organismes invertébrés et vertébrés de tailles intermédiaires. Les premiers

échelons de la chaîne trophique sont constitués de **micro-zooplancton** (e.g. ciliés, dinoflagellés hétérotrophes) et de **macro-zooplancton** (e.g. euphausiacés, amphipodes, décapodes). Alors que certains oiseaux marins comme les manchots se nourrissent principalement de macro-zooplancton, la plupart des **prédateurs supérieurs marins** (oiseaux, mammifères marins et grands poissons) se nourrissent d'organismes planctonivores tels que des **petits poissons** et des **céphalopodes**.

Les données de concentration en chlorophylle obtenues par satellite sont très souvent utilisées pour mieux comprendre les **stratégies d'alimentation** et la **répartition spatiale des oiseaux marins** pendant la saison de reproduction (Baduini & Hyrenbach 2003) ainsi que la **phénologie** de leur reproduction (Jaquemet et al. 2007). En effet, une intensification de la lumière dans la zone euphotique, riche en nutriments, peut alors entraîner le développement de **blooms phytoplanctoniques**. La productivité biologique est donc souvent saisonnière et résulte en des fenêtres temporelles, de durées variables, particulièrement propices à la reproduction des oiseaux.

Le principal problème de la mesure de chlorophylle par images satellites est la couverture nuageuse. Les images dites "**composites**" (images moyennes de l'ensemble des images disponibles sur une période) sont alors communément utilisées. Les **concentrations mensuelles composites de chlorophylle** ont été extraites à l'aide du package R *rerddap* (Chamberlain 2016) à partir des données collectées par le satellite MODIS-Aqua à une résolution spatiale de 4 km. La **concentration composite sur 11 jours** a été calculée sur le logiciel GNA Octave (Eaton et al. 2014) à partir des produits GlobColour à une résolution spatiale de 4 km.

4.5.3. Zones prospectées vs non-prospectées

Afin d'étudier la variabilité du comportement de recherche alimentaire en fonction du site (cf. [Chapitre 4.2](#)), la zone accessible, la zone prospectée et la zone accessible mais non prospectée ont été définies pour chaque site d'étude. La **zone accessible** était définie par un cercle autour de la colonie dont le rayon correspondait à la distance maximale atteinte par les oiseaux du site étudié. La zone **prospectée** était délimitée par le polygone convexe minimum qui comprenait toutes les zones ARS du site d'étude. La **zone accessible mais non prospectée** était définie comme la zone accessible à laquelle la zone prospectée était soustraite. La **concentration mensuelle de chlorophylle** et la **bathymétrie** ont été comparées entre les **zones prospectées** et **non prospectées**.

4.5.4. ARS vs transit

A plus fine échelle spatio-temporelle, la **concentration composite sur 11 jours de la chlorophylle** a été comparée entre les portions de trajets **en transit** et **en ARS**. Les portions de trajets en transit ont été ré-échantillonnées au préalable afin d'obtenir une position toutes les 10 minutes afin de réduire l'autocorrélation et obtenir un nombre de positions de même ordre de grandeur que les portions de trajets en ARS.

4.6. Kernels et cartes

L'**estimation par noyau** (ou "**kernel**") (Worton 1989) est une méthode non-paramétrique d'estimation de la densité de probabilité d'une variable aléatoire. Cette méthode permet d'estimer la densité en tout point du support à partir d'un échantillon d'une population statistique. Les estimations des distributions d'utilisation (UD) sont couramment utilisées pour estimer la surface du domaine vital ou de l'habitat des espèces mobiles. Selon les études abordées dans cette thèse, l'analyse était soit menée sur **toutes les positions GPS** des individus, soit sur les **positions ARS** uniquement, en utilisant la fonction *kernelUD* implémentée dans le package R *adehabitatHR* (Calenge 2006). L'estimation par noyau nécessite le choix d'un paramètre de lissage *h*. Dans le Chapitre 3.1 et le Chapitre 4.1, *h* a été défini comme l'échelle moyenne des zones ARS détectées grâce à la méthode du FPT (d'après Pinaud & Weimerskirch 2005). Dans les autres chapitres, les ARS n'ont pas été détectées avec le FPT et le paramètre de lissage *h* de référence a été utilisé, car celui-ci produit des noyaux contigus sans surlissage tout en minimisant les distorsions générées par les projections. Pour chaque site, une **projection adaptée localement** permettait de minimiser les distorsions : Europa : Moznét / UTM zone 37S; Genovesa : WGS 84 / UTM zone 16S; Christmas : RGNC91-93 / Lambert New Caledonia ; Chesterfield, Walpole et Surprise : RGNC 1991 / Lambert New Caledonia. La surface de la **zone globale** (kernel 95 %) et **principale** (kernel 50 %) **de recherche alimentaire** était estimée avec la fonction *getverticeshr* du package R *adehabitatHR* (Calenge 2006).

Les **cartes de fond bathymétrique** et les cartes de fond de plan (©2017 Google Maps) ont été générées avec les packages R *marmap* (Pante & Simon-Bouhet 2013) et *ggmap* (Kahle & Wickham 2013), respectivement.

4.7. Analyses statistiques

Les **modèles linéaires** permettent d'étudier la liaison entre une **variable dépendante** (réponse) et un ensemble de **variables explicatives** (prédicteurs) par le biais de régressions linéaires. De cette manière, il est possible de mesurer le poids de chaque variable explicative dans la réponse observée. **Les modèles linéaires mixtes** (LMM) permettent de prendre en compte la **pseudoreplication**, qui surestime la significativité statistique d'un ensemble de mesures en traitant les données en tant qu'observations indépendantes lorsqu'elles sont en fait interdépendantes (Hurlbert 1984). Pour cela, les **modèles linéaires mixtes** (LMM) incluent, en plus des facteurs à effets fixes, des **facteurs à effets aléatoires** qui n'entrent pas dans la définition de la moyenne du modèle, mais dans sa variance. Les modèles utilisés étaient donc principalement des **modèles linéaires mixtes** (LMM) qui incluaient la variable "individu" en facteur aléatoire pour prendre en compte l'effet de l'individu dans les processus de variation de la variable réponse. Des transformations logarithmiques ou racine carré ont été réalisées pour transformer la variable réponse en loi normale. Lorsque ce n'était pas possible, des **modèles mixtes généralisés** (GLMM) ont été construits où une famille de distribution était attribuée à la variable réponse (binomiale, Gamma etc.). Pour cela, les fonctions *lmer* et *glmer* du package R *lme4* (Bates et al. 2015) ont été utilisées pour construire des modèles linéaires mixtes (LMM) et des modèles généralisés à effets mixtes (GLMM), respectivement.

Ces modèles ont permis de comparer différents descripteurs du comportement de recherche alimentaire (durée des trajets, rayons de prospection etc.) en fonction du stade de reproduction, de l'année, de la colonie etc. Pour tester deux à deux les différences entre les états d'une variable explicative, des **tests post hoc de comparaison de Tukey** ont été appliqués avec la fonction *glht* du package R *multcomp* (Hothorn et al. 2008). Une transformation racine carrée, log ou arcsine était appliquée sur les variables dont les résidus ne suivaient pas une distribution normale. Lorsque les conditions d'application n'étaient toujours pas vérifiées, le **test non-paramétrique de Kruskal et Wallis**, qui se base sur les rangs plutôt que les moyennes, était alors utilisé. Les **comparaisons post hoc** ont été effectuées avec le **test de Tukey et Kramer** (Nemenyi) à l'aide du package R *PMCMR* (Pohlert 2014). L'hypothèse nulle était rejetée lorsque la statistique du test dépassait le seuil α égal à 0,05 %.

La **corrélation linéaire** entre 2 variables quantitatives et sa significativité statistique a été testé en calculant le coefficient de Bravais-Pearson, qui est compris entre -1 et 1. Une valeur de -1 signifie une corrélation négative totale, 0 une absence de corrélation et 1 une corrélation positive totale.

La **procédure de Marascuilo** (Marascuilo 1966) a été employée pour comparer les proportions deux par deux des comportements définis avec l'algorithme EMbC (Garriga et al. 2015) en fonction des périodes d'étude et des classes d'âge. Enfin, les effectifs attendus et observés des associations pendant les périodes en ARS ont été comparés avec le test du χ^2 .

CHAPITRE 3. COMPORTEMENT DE RECHERCHE ALIMENTAIRE : DETERMINANTS INTRINSEQUES



1. Variabilité du comportement selon le stade de reproduction

Annexe 3 : Mendez L, Cotté C, Prudor A, & Weimerskirch H (2016) Variability in foraging behaviour of red-footed boobies nesting on Europa Island. *Acta Oecologica* 72 : 87-97.

1.1. Contexte et démarche

Les précédentes études sur le comportement de recherche alimentaire du fou à pieds rouges ont toutes été conduites sur des **adultes en incubation** (Lewis et al. 2004, 2005) et sur un mélange d'adultes en **incubation** ou **élevant leur jeune poussin** (Lormée et al. 2005, Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005, Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al. 2005, 2006, Young et al. 2010, Kappes et al. 2011). Quant au comportement adopté par les **adultes lors des premiers vols du juvénile**, celui-ci était encore jusque-là méconnu.

Le suivi de fous à pieds rouges d'une **même colonie** tout **au long de la saison de reproduction** 2013-2014 a permis d'examiner pour la première fois l'évolution du comportement de recherche alimentaire en fonction du **stade de reproduction**. Un total de 208 trajets a ainsi pu être obtenu à partir de 44 **adultes** de la colonie d'Europa équipés de GPS pendant 3 stades de reproduction distincts : l'**incubation** (n = 32 trajets), l'**élevage du poussin** (n = 126) et la **période de transition post-envol** (n = 50). Les **caractéristiques** des trajets ont été calculées pour chaque stade de reproduction (durée du trajet, distance totale parcourue, distance maximale à la colonie, temps à la surface). Pour chaque stade, la **surface globale** (kernel 95 %) et **principale** (kernel 50 %) de la **zone de recherche alimentaire** a été estimée, ainsi que les zones de **comportement en recherche restreinte (ARS)** identifiées grâce à la méthode du *First-Passage Time* (Fauchald & Tveraa 2003). Les zones ARS correspondent aux portions de trajet où l'oiseau concentre son effort de recherche. Les **caractéristiques** de ces zones (fréquence, durée, distance maximale, distance parcourue, temps à la surface) sont ainsi comparées en fonction du stade de reproduction.

1.2. Résultats

La **durée des trajets** (GLMM, $F_{2,41} = 6,6$, $p = 0,003$), la **distance totale parcourue** (GLMM, $F_{2,41} = 3,9$, $p = 0,029$) et la **distance maximale à la colonie** (GLMM, $F_{2,41} = 4,6$, $p = 0,016$) variaient significativement selon le stade de reproduction (Fig. 3.1 et Tableau 3.1). D'après les tests post-hoc de comparaison deux à deux, les trajets pendant l'élevage du poussin (respectivement $5,0 \pm 3,9$ h, 107 ± 85 km, 35 ± 29 km) étaient significativement plus courts que ceux effectués pendant les premiers vols des juvéniles ($8,9 \pm 4,1$ h, 178 ± 86 km, 65 ± 34 km). Des valeurs intermédiaires étaient observées pendant l'incubation ($6,8 \pm 4,4$ h, 138 ± 95 km, 50 ± 37 km). La proportion de temps posé à la surface de l'eau était similaire pour tous les stades de reproduction (GLMM, $F_{2,41} = 1,3$, $p = 0,278$).

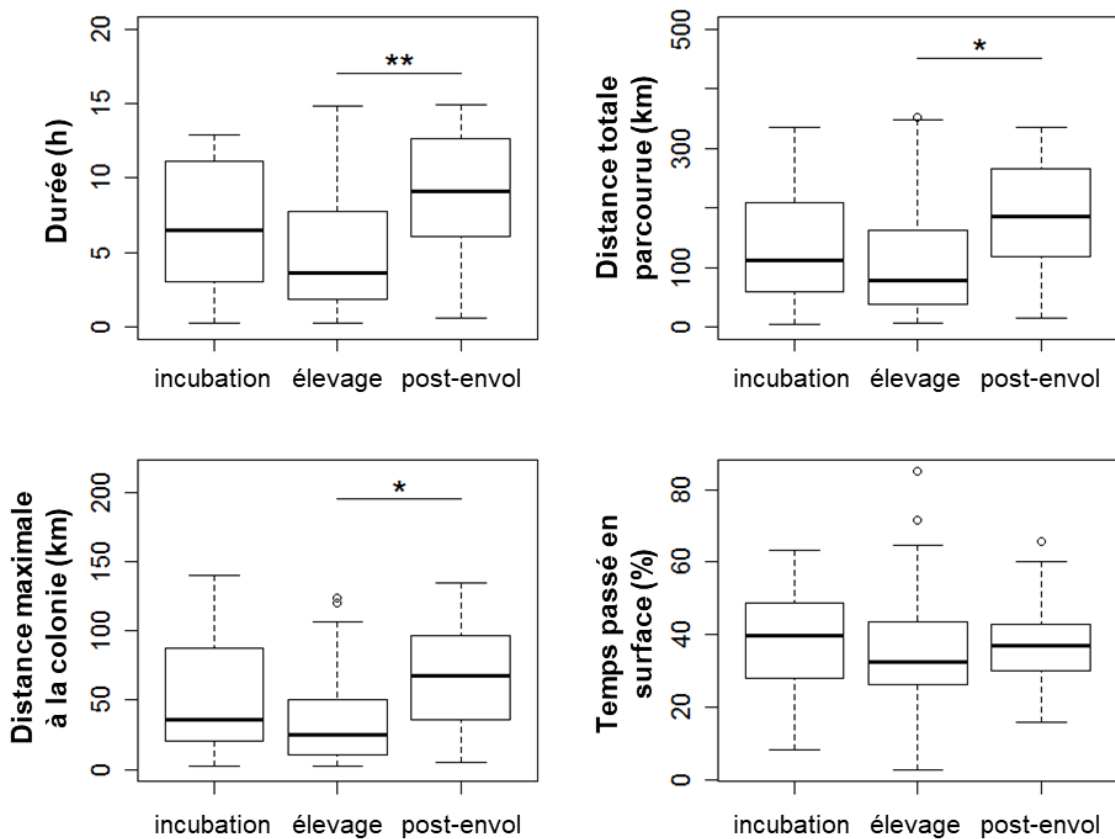


Figure 3.1. Durée des trajets, distance totale parcourue, distance maximale à la colonie et proportion de temps posé à la surface en fonction du stade de reproduction. $p < 0,05^*$, $p < 0,01^{**}$, $p < 0,001^{***}$

Tableau 3.1. Caractéristiques des trajets en mer des fous à pieds rouges adultes d'Europa selon le stade de reproduction. Les différences significatives ($p < 0,05$) sont en gras. n = nombre de trajets.

	Incubation		Elevage		Post-envol	
		n		n		N
Durée du trajet (h)	6,8 ± 4,4	32	5,0 ± 3,9	126	8,9 ± 4,1	50
Distance totale parcourue (km)	138 ± 95	32	107 ± 85	126	178 ± 86	50
Distance maximale (km)	50 ± 37	32	35 ± 29	126	65 ± 34	50
% temps à la surface	38 ± 14	32	34 ± 14	126	37 ± 11	50
Nombre de zones ARS par trajet	2,1 ± 1,1	29	2,2 ± 1,2	116	1,9 ± 1,1	48
Temps passé en ARS (h)	3,0 ± 2,4	61	1,8 ± 1,9	254	3,0 ± 2,3	90
Distance totale parcourue en ARS (km)	32,2 ± 29,5	61	21,6 ± 23,1	254	31,3 ± 28,4	90
Distance maximale à la colonie des zones ARS (km)	55,9 ± 36,6	61	34,2 ± 27,4	254	60,2 ± 34,3	90
% temps à la surface en ARS	58 ± 21	61	49 ± 22	254	61 ± 21	90

La variabilité du comportement à l'échelle des **ARS** a également été étudiée en fonction du stade de reproduction (Tableau 3.1). Le **nombre** moyen d'ARS ne différait pas de façon significative selon le stade de reproduction (GLMM, $F_{2,41} = 1,5$, $p = 0,31$). Le **temps passé** au sein des zones ARS et la **distance maximale** depuis la colonie étaient significativement différents (GLMM, $F_{2,41} = 6,4$, $p = 0,004$) et présentaient des valeurs inférieures pendant l'élevage du poussin. En revanche, la **distance parcourue** au sein d'une zone ARS ne variait pas de façon significative en fonction du stade de reproduction (GLMM, $F_{2,41} = 2,8$, $p = 0,07$).

La **surface de la zone globale de recherche alimentaire** (kernel 95 %) était largement supérieure pendant la période post-envol (32 933 km²) par rapport à la période d'élevage (14 890 km²) et d'incubation (12 539 km²). Cette différence était encore plus marquée pour les **zones principales de recherche alimentaire** (kernel 50 %) : 1 547 km², 1 715 km² et 5 490 km² pour les 3 stades successifs de reproduction (Tableau 3.2).

Tableau 3.2. Surface de la zone globale (kernel 95 %) et principale (kernel 50 %) de recherche alimentaire des fous à pieds rouges adultes de l'île d'Europa en fonction du stade de reproduction. *n* = nombre de trajets.

	Incubation <i>n</i> = 34	Elevage <i>n</i> = 126	Post-envol <i>n</i> = 60
Surface de la zone globale de recherche alimentaire (kernel 95 %)	12 539 km ²	14 890 km ²	32 933 km ²
Surface de la zone principale de recherche alimentaire (kernel 50 %)	1 547 km ²	1 715 km ²	5 490 km ²

1.3. Discussion

L'ensemble de ces résultats démontre que **le comportement de recherche alimentaire diffère significativement selon le stade de reproduction**. Les trajets étaient globalement plus courts (en durée et en distance) pendant l'élevage du poussin, intermédiaires pendant l'incubation, et plus longs pendant la période post-envol des juvéniles.

Le suivi de nids par des observations effectuées à terre laissait déjà supposer que les adultes de fous à pieds rouges partaient **moins longtemps** en mer **pendant la période d'élevage** du poussin par rapport à l'incubation (Lormée et al. 2005). Cette observation a pu être confirmée plus tard grâce à l'utilisation de balises GPS, qui rapportait des trajets qui duraient en moyenne 10 h pendant l'incubation et s'éloignaient à 67 km de la colonie, contre une durée de 5 h pour un rayon de prospection de 39 km pendant l'élevage du poussin (Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005). Ici, les résultats montrent des individus pendant l'incubation qui partaient en moyenne pendant 7 h et jusqu'à 50 km de la colonie en moyenne, contre 5 h et 35 km durant l'élevage du poussin. Cette différence entre les 2 stades peut s'expliquer par les **contraintes plus importantes** que présente la phase d'élevage chez la plupart des oiseaux marins (Schreiber & Burger 2001). Une fois l'œuf éclos, les adultes tendent à **minimiser le temps passé en mer** afin de **maximiser la fréquence d'approvisionnement** du poussin. Les fous à pieds rouges de l'atoll Palmyra (dans l'océan Pacifique nord) présentaient une stratégie particulière, en **alternant** entre des **trajets courts** et **des trajets plus longs** (Young et al. 2010). Les trajets courts seraient alors principalement destinés au nourrissage du poussin, tandis que les trajets plus longs permettraient à l'adulte de refaire ses propres réserves. Cette stratégie est également observée chez le fou masqué (*Sula dactylatra*) (Sommerfeld et al. 2015), le phaéton à brins rouges (*Phaethon rubricauda*) (Sommerfeld & Hennicke 2010) et certaines espèces de Procellariiformes (Weimerskirch et al. 2008). L'alternance entre des trajets courts et des trajets plus longs semblerait être une stratégie particulièrement adaptée à un **environnement pauvre en ressources** (Weimerskirch et al. 1993). Ce pattern **n'étant pas observé** dans cette étude sur les fous à pieds rouges d'Europa, cela peut signifier que les **ressources disponibles** autour de la colonie pouvaient être **suffisantes** pour ne pas avoir besoin d'utiliser cette stratégie au cours de la saison de reproduction étudiée. L'étude de la variabilité interannuelle présentée dans le Chapitre 4.1 pourra alors infirmer ou confirmer cette hypothèse. De plus, la comparaison des résultats de cette étude avec ceux de la littérature semble montrer l'utilisation de stratégies de recherche alimentaire différentes en fonction des colonies. Cet aspect est étudié plus en

détails dans le [Chapitre 4.2](#) où la variabilité inter-colonie du fou à pieds rouges est examinée dans 5 colonies réparties le long de son aire de distribution.

Le comportement de recherche alimentaire du fou à pieds rouges adulte pendant la **période post-envol** des juvéniles était auparavant méconnu. Dans cette étude, les trajets effectués pendant la période post-envol étaient beaucoup **plus** longs (en durée et en distance) que ceux effectués pendant l'élevage, et, de façon moins marquée, l'incubation. Ce résultat peut être lié aux **besoins croissants du poussin** au fur et à mesure de son développement. A l'île Dong (sud-ouest de la mer de Chine), les parents diminuaient progressivement leur apport en nourriture au juvénile, du premier vol en mer de celui-ci, jusqu'à son indépendance. Les trajets des juvéniles s'allongeaient tout au long de cette période, leur permettant ainsi d'améliorer leur technique de recherche et d'approvisionnement alimentaire (Guo et al. 2010). Sachant que la période d'envol des juvéniles a lieu 3-4 mois après l'éclosion, l'allongement des trajets en mer pourrait être également relatif à un déplacement saisonnier des ressources.

La plupart des études sur le fou à pieds rouges ont été conduites pendant les périodes d'incubation et/ou d'élevage du poussin sans distinction (Lewis et al. 2004, 2005, (Lormée et al. 2005, Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005, Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al. 2005, Weimerskirch et al. 2006, Young et al. 2010, Kappes et al. 2011). Cette étude sur **toute une saison de reproduction** a permis de montrer que le comportement de recherche alimentaire du fou à pieds rouges variait considérablement en fonction du stade de reproduction. Cette observation souligne l'importance de **considérer un même stade de reproduction** lors d'analyses comparatives du comportement de recherche alimentaire. Dans cette optique, la comparaison interannuelle du comportement de recherche alimentaire des fous à pieds rouges d'Europa ([Chapitre 4.1](#)) et la comparaison entre sites éloignés ([Chapitre 4.2](#)) ont été exclusivement conduites sur des individus pendant l'élevage et pendant l'incubation, respectivement.

2. Variabilité du comportement selon l'âge (juvénile / adulte)

Annexe 5 : Mendez L, Prudor A, Weimerskirch H (2017) Ontogeny of foraging behaviour in juvenile red-footed boobies (*Sula sula*). *Scientific Reports* (en révision)

2.1. Contexte et démarche

Les **premiers stades de vie** présentent un taux de mortalité généralement élevé pouvant se répercuter directement sur la dynamique des populations (Lack 1954, Gaillard et al. 1998). Chez les oiseaux, cette mortalité est souvent liée à la difficulté à trouver et acquérir suffisamment de nourriture pour survivre (Sullivan 1989). Les jeunes individus peuvent améliorer ces compétences à travers l'apprentissage et l'accumulation d'expérience avec le temps, dans les limites de leur développement physique (Marchetti & Price 1989). **Peu d'informations** sont disponibles sur le **développement des compétences de recherche et d'acquisition alimentaire des juvéniles**. En particulier, peu d'études se sont intéressées à l'influence du comportement de congénères (Dall et al. 2005).

Le **transfert d'informations** entre individus (*social learning*) est une thématique étudiée chez les vertébrés depuis des décennies (Galef & Giraldeau 2001). Les individus peuvent fournir de façon involontaire des informations dites "publiques", à travers des signaux ou des indices que d'autres congénères ou espèces peuvent alors détecter et exploiter. Certaines espèces de poissons utilisent cette information publique dès lors que leur propre information sur un patch de proies n'est plus fiable (Kendal et al. 2009). D'autres ont été observé suivre le même trajet que leurs congénères, même si celui-ci s'avère plus long et plus coûteux d'un point de vue énergétique que d'autres chemins (Laland & Williams 1997, 1998). En observant le succès de capture des individus environnants afin d'adapter leur propre comportement (Krebs 1974, Templeton & Giraldeau 1996), certains assemblages d'oiseaux fonctionnent comme des "**centres d'information**" (*information center*) pour la recherche de proies (Ward & Zahavi 1973). Plus récemment, des caméras embarquées sur des fous du Cap (*Morus capensis*) ont révélé de fréquentes associations en mer (Thiebault, Mullers, Pistorius, Meza-Torres, et al. 2014). L'utilisation d'informations sociales pendant le stade juvénile, peut représenter une stratégie importante dans l'acquisition d'expérience et de compétences. La dynamique de l'apprentissage social chez les juvéniles varie d'une espèce à l'autre. L'information peut être fournie par des **congénères apparentés**, comme pour les juvéniles de geai à gorge blanche (*Aphelocoma coerulescens*) qui choisissent de se nourrir dans un nouveau patch lorsque des individus apparentés se nourrissent avec succès

dans celui-ci (Midford et al. 2000). Les signaux et indices utilisés par un juvénile peuvent également être produits par des **congénères non apparentés**. Ainsi, les juvéniles de tourterelle domestique (*Streptopelia risoria*) peuvent par exemple utiliser de l'information issue de n'importe quel individu compétent qu'ils observent (Hatch & Lefebvre, 1997). La majorité des études sur le comportement de recherche alimentaire des juvéniles d'oiseaux marins sont récentes (Castillo-Guerrero & Mellink 2006a, Daunt et al. 2007, Yoda et al. 2007, Polito & Trivelpiece 2008, Guo et al. 2010, Votier et al. 2011, Riotte-Lambert & Weimerskirch 2013, Mellink et al. 2014, De Grissac et al. 2016, Orgeret et al. 2016) et de nombreux aspects sont encore méconnus. On ne sait pas par exemple si les juvéniles apprennent à se nourrir seuls en mer ou s'ils rejoignent d'autres juvéniles ou adultes afin d'imiter leur comportement.

Chez les oiseaux marins, les juvéniles quittent en général définitivement la colonie dès leur premier vol (Burger 1980). Capables de se disperser sur de vastes régions (De Grissac et al. 2016), ils doivent apprendre à se nourrir en mer sans l'aide de leurs parents (Burger 1980). Une importante **mortalité** s'observe généralement au cours des premiers mois, probablement liée à une acquisition insuffisante de nourriture (Daunt et al. 2007, Kendal et al. 2009, Alderman et al. 2010, Riotte-Lambert & Weimerskirch 2013, Orgeret et al. 2016). Des données d'observations antérieures révélaient un faible nombre de tentatives de capture et/ou un moins bon taux de réussite que celui des adultes, suggérant que les jeunes oiseaux marins qui se nourrissent près des côtes rencontrent des **difficultés à localiser leurs proies** (Burger 1980). Chez certaines espèces comme les fous tropicaux et les frégates, les juvéniles traversent **une longue phase de transition** où ils sont à la fois capables de quitter la colonie pour effectuer des trajets en mer mais toujours nourris par leurs parents à terre (Burger 1980). Cette phase de transition peut alors durer plusieurs mois avant que le juvénile ne devienne complètement indépendant (Nelson 1978, Langen 2000, Ridley & Raihani 2007). Cette période pourrait permettre aux juvéniles **d'améliorer leur capacité de vol** (Yoda et al. 2004), mais également leurs **techniques de chasse** et de **recherche de zones favorables** (Castillo-Guerrero & Mellink 2006a, Yoda et al. 2007). Les fous à pieds rouges quittent leur nid pour la première fois environ 130 jours après l'éclosion (Nelson 1978) puis la période transition post-envol peut durer entre 90 et 180 jours (Diamond 1974, Nelson 1978, Guo et al. 2010).

L'étude présentée ici se porte sur le **développement du comportement de recherche alimentaire** des fous à pieds rouges **juvéniles** pendant la phase de transition post-envol. Pour cela, des **adultes** et des **juvéniles** de la colonie d'Europa, dans le canal du Mozambique,

ont été suivis par balises **GPS** pendant 3 périodes consécutives de 12 jours : (P1) 27 janvier – 7 février, (P2) 8 février – 19 février et (P3) 20 février – 4 mars. Des **suivis visuels** menés à terre ont également été mis en place pour mieux comprendre le comportement social des individus. Les principaux objectifs de l'étude étaient de comparer le comportement des juvéniles avec celui des adultes et d'étudier les changements survenant au cours de la phase de transition post-envol. Contrairement aux adultes, dont la stratégie de recherche alimentaire devrait déjà être optimisée, l'observation de changements au cours du temps était attendue. Les juvéniles devraient augmenter leur effort de recherche alimentaire progressivement pendant que les adultes diminueraient la fréquence d'approvisionnement avec le temps. Les informations obtenues par télémétrie, combinées aux suivis visuels, ont permis d'explorer pour la première fois si des formes **d'associations** apparaissaient entre les juvéniles et les adultes pendant cette phase de transition post-envol.

Un total de 380 trajets ont été récoltés à partir de 7 adultes et 34 juvéniles. Cinq trajets dont les durées s'éloignaient considérablement du reste du jeu de données ont été retirés des analyses afin de décrire le comportement général de l'espèce. Trois trajets ayant été enregistrés pendant le cyclone Guito, qui a traversé le canal de Mozambique entre le 18 et le 22 février 2014, ont également été ignorés. Enfin, trois trajets tronqués dû à des problèmes de batterie GPS ont été aussi exclus du jeu de données. Trois paramètres ont été utilisés pour décrire les trajets : la **durée**, la **distance totale parcourue** et la **distance maximale** à la colonie. La présence d'**associations** avec d'autres individus a été examinée tout au long de chaque trajet. Un des 4 comportements déterminés par l'algorithme **EMbC** (Garriga et al. 2016) était assigné à chaque position GPS selon ses valeurs de vitesse et de sinuosité : **repos** (0 à 6 km.h⁻¹ et 0 à 0,30 radians), **recherche intensive** (0 à 14 km.h⁻¹ et 0,3 à 3,14 radians), **transit** (6 à 90 km.h⁻¹ et 0 à 0,43 radians) ou **recherche extensive** (14 à 90 km.h⁻¹ et 0,43 à 3,14 radians). Les zones **ARS** étaient définies par des successions de positions identifiées en recherche intensive. La **fréquence** des zones ARS, leur **durée**, la **distance parcourue** au sein de ces zones et la **distance maximale** à laquelle les zones ARS se trouvaient ont été calculées. Les **zones de recherche alimentaire** globales (90 % kernel) et principales (50 % kernel) ont été estimées grâce aux positions médianes des zones ARS. Les données issues des suivis visuels menés depuis la côte et des pièges photographiques ont également été analysées.

2.2. Résultats

Pendant toute la période d'étude, les juvéniles effectuaient à la fois des **vols de courte durée au-dessus de l'île** ($7,2 \pm 7,6$ min) et des plus longs **trajets en mer** ($4,8 \pm 2,6$ h). La proportion de trajets en mer augmentait progressivement, allant de 20 % pendant la période 1 (P1) à 30 % pendant la période 2 (P2) et 45 % pendant la période 3 (P3).

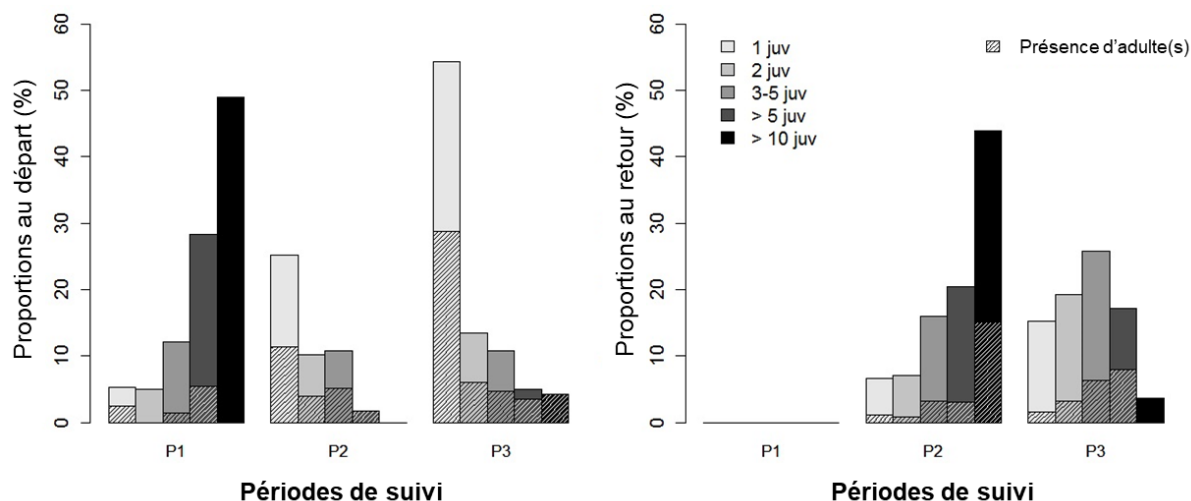


Figure 3.2. Proportions (%) des juvéniles de fous à pieds rouges partant (figure de gauche) et revenant (figure de droite) de la colonie seuls (1 juv), à deux (2 juv), en groupes de 3 à 5 juvéniles, en groupes de plus de 5 juvéniles (> 5 juv) et en groupes de plus de 10 juvéniles (> 10 juv) pendant les 3 périodes de suivi consécutives (P1, P2 et P3). Les hachures montrent la présence d'adultes observés simultanément. Aucun suivi au retour de la colonie n'a été effectué pendant P1.

Les juvéniles partaient en mer et revenaient à terre **seuls** ou au sein de **groupes de taille et de composition variable**. La distribution des différentes formations observées au départ de l'île était significativement différente entre les 3 périodes ($\chi^2 = 492,58$, $df = 8$, $p < 0,001$; Fig. 3.2). Pendant P1, la majorité des juvéniles quittaient la colonie en formant de grands groupes de juvéniles, composés de plus de 10 individus (pouvant aller jusqu'à 55 individus). La proportion de juvéniles quittant la colonie seuls plutôt qu'en groupe augmentait au cours du temps. La distribution des différentes formations au départ et au retour était significativement différente pendant P2 ($\chi^2 = 250,48$, $df = 4$, $p < 0,001$) et P3 ($\chi^2 = 121,96$, $df = 4$, $p < 0,001$). Contrairement au départ, les juvéniles revenaient principalement en groupe pendant P2 et P3, ce qui suggérait que les groupes se formaient en mer. La répartition des différentes formations au retour était significativement différente

entre P2 et P3. L'observation de grands groupes se faisait plus rare avec le temps ($\chi^2 = 153,52$, $df = 4$, $p < 0,001$). Aucun suivi au retour à la colonie n'a été effectué pendant P1.

Pendant P1, les juvéniles quittaient la colonie en présence d'adultes dans moins de 10 % des observations (Fig. 3.2). Pendant P2 et P3, les juvéniles quittaient la colonie dans des groupes avec des adultes dans environ 50 % des cas. Au retour, les juvéniles étaient observés en présence d'adultes dans 25 % des cas, quelle que soit la période.

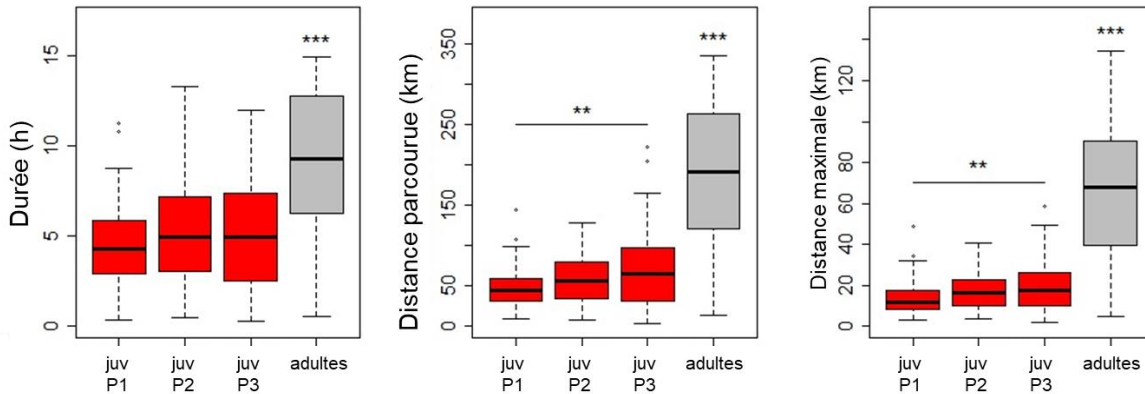


Figure 3.3. Durée des trajets, distance parcourue et distance maximale à la colonie des trajets des adultes (en gris) et des juvéniles (en rouge) pendant les 3 périodes d'étude consécutives (P1, P2 et P3). $p < 0,05^*$, $p < 0,01^{**}$, $p < 0,001^{***}$.

Les adultes et les juvéniles effectuaient généralement **un seul trajet en mer par jour**. Les jours qui incluaient 2 trajets d'un même individu représentaient respectivement 3,6 % et 5,5 % du nombre total de jours de suivis des juvéniles et des adultes. Les oiseaux partaient en mer pendant des **durées** allant de 0,3 à 14,9 h (Fig. 3.3). Les juvéniles (toutes périodes comprises) effectuaient des trajets considérablement plus courts que les adultes ($4,8 \pm 2,6$ h et $9,1 \pm 4,0$ h respectivement, post hoc : $p < 0,001$). La durée des trajets des juvéniles n'était pas significativement différente entre les 3 périodes. En revanche, la **distance parcourue** augmentait de manière significative (de 47 km à 68 km, post hoc : $p = 0,002$), tout en restant significativement inférieure à celle des adultes ($178 \text{ km} \pm 83 \text{ km}$, post hoc : $p < 0,001$). La **distance maximale à la colonie** montrait une progression similaire à la distance parcourue, allant de 14 km à 19 km en moyenne (post hoc : $p = 0,009$). Les trajets des juvéniles restaient significativement plus proche de la colonie que ceux des adultes ($65 \text{ km} \pm 33 \text{ km}$, post hoc : $p < 0,001$).

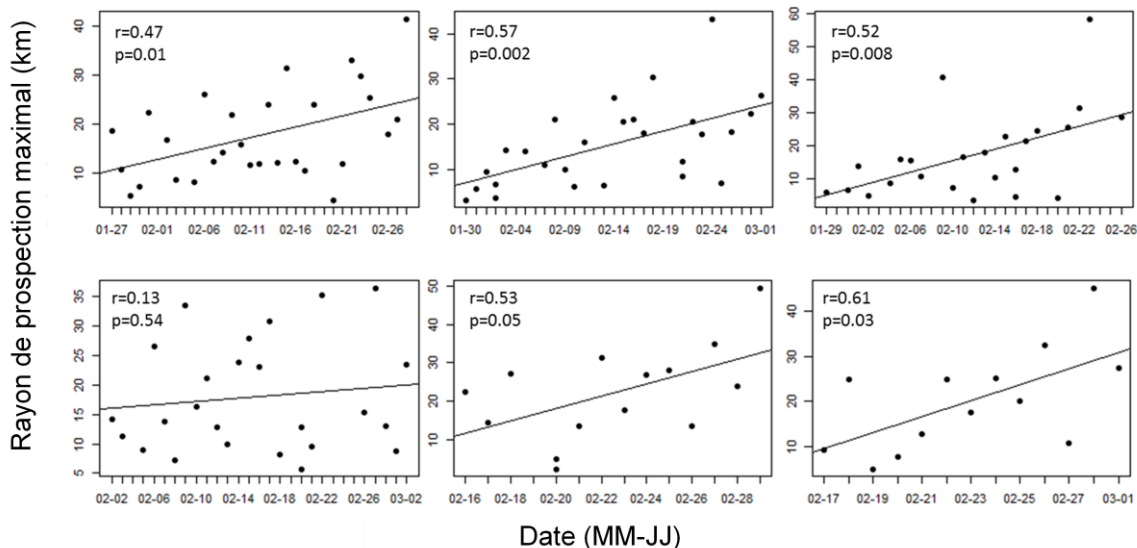


Figure 3.4. Rayon de prospection maximal en fonction du temps des trajets de 6 juvéniles suivis pendant 13 à 29 jours consécutifs (r : coefficient de corrélation de Pearson, p : p-value du test de corrélation). La ligne continue représente la régression linéaire entre les 2 variables.

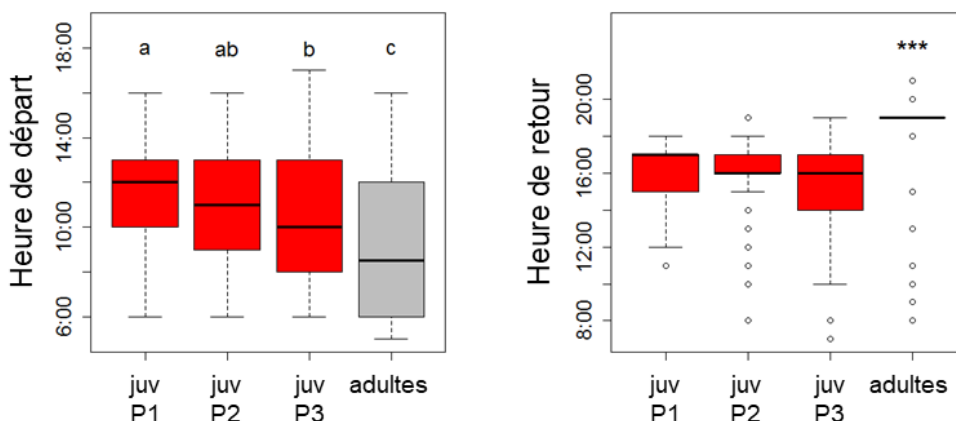


Figure 3.5. Horaires de départ et de retour des adultes (en gris) et des juvéniles (en rouge) au cours des 3 périodes d'étude consécutives (P1, P2, P3). Les différentes lettres indiquent les différences significatives (post hoc de Tukey). $p < 0,05^*$, $p < 0,01^{**}$, $p < 0,001^{***}$

Six juvéniles ont pu être suivis pendant 13 à 29 jours consécutifs au cours des 3 périodes (Fig. 3.4). Pour 5 de ces individus, le **rayon de prospection** des trajets (= distance maximale de la colonie) **augmentait considérablement au cours du temps** (coefficient de corrélation de Pearson : $0,47 \leq r \leq 0,61$ et p-value : $0,002 \leq p \leq 0,05$). Ces 5 individus se sont rendus plus de deux fois plus loin entre le premier et le dernier jour de suivi.

Les **horaires de départ** et de **retour à la colonie** ont été évalués pour tous les trajets (Fig. 3.5). Les juvéniles quittaient la colonie de plus en plus tôt avec le temps (P1 ≈ 12:00, P2 ≈ 11:00 et P3 ≈ 10:00), mais toujours plus tard que les adultes (≈ 9:00, post hoc : $p < 0,001$, $p < 0,001$ et $p = 0,012$ respectivement). Tout au long de la période d'étude, les juvéniles revenaient à la colonie en général entre 15:00 et 16:00, avant le retour des adultes (≈ 18:30, post hoc : $p < 0,001$ pour les 3 périodes).

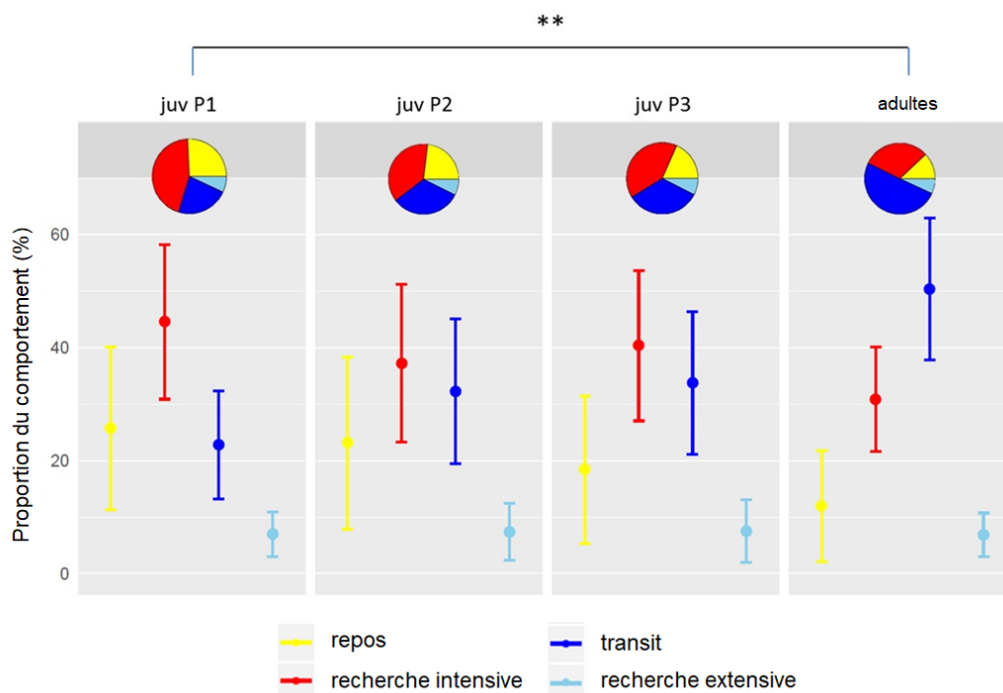


Figure 3.6. Proportions (moyenne ± SD) des différents comportements identifiés le long de trajets des juvéniles au cours des 3 périodes d'étude consécutives (P1, P2 et P3) et le long des trajets des adultes.

La **distribution des comportements** le long des trajets en mer était significativement différente entre les juvéniles de P1 et les adultes ($\chi^2 = 19,56$, $df = 1$, $p = 0,025$; Fig. 3.6). Les juvéniles étaient plus souvent en recherche intensive et moins souvent en transit que les adultes. Les proportions de repos et de recherche extensive étaient similaires chez les adultes et les juvéniles. Au cours de P1, les juvéniles montraient une importante proportion de recherche intensive pendant leur trajet (45 % en moyenne). Cette proportion diminuait pendant P2 et P3 (37 % et 40 %, respectivement). La distribution des comportements des juvéniles était similaire entre P2 et P3. Concernant les adultes, ceux-ci passaient considérablement plus de temps en transit, et ce de façon encore plus marquée par rapport aux juvéniles de P1.

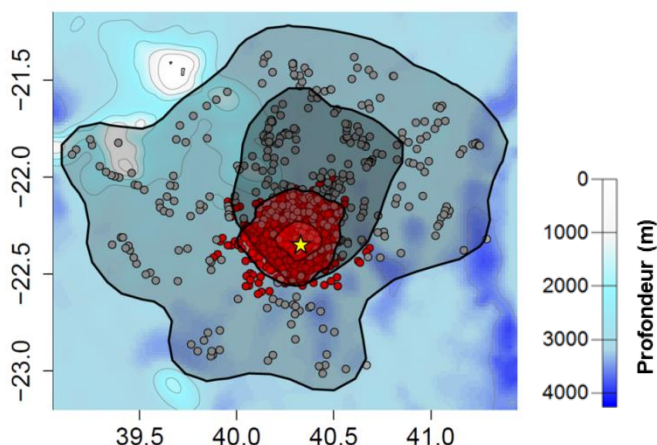


Figure 3.7. Zones de recherche globale (kernel 95%, clair) et principale (kernel 50%, foncé) de recherche alimentaire estimées à partir des ARS des juvéniles (en rouge) et des adultes (en gris) de la colonie d’Europa (indiquée par une étoile), superposées à la carte de bathymétrie.

Un nombre significativement supérieur de **zones ARS** par heure était observé chez les juvéniles pendant P1 par rapport aux adultes ($0,99 \pm 0,33$ h et $0,82 \pm 0,31$ h respectivement, post hoc : $p = 0,010$). En revanche, les zones ARS présentait des caractéristiques similaires pour tous les individus (**Fig. 3.8**). La durée des ARS présentait de large gammes de valeurs, similaires pour les juvéniles et les adultes (médiane = 21 min). La surface moyenne des ARS était également similaire pour les juvéniles et les adultes ($1,35 \text{ km}^2 \pm 2,4 \text{ km}^2$ en moyenne, non représenté sur la figure). La distance entre la colonie et les zones ARS augmentait légèrement au cours des 3 périodes d’étude pour les juvéniles, avec des valeurs significativement différentes entre P1 et P3 ($12,46 \pm 7,5$ km à $17,70 \pm 10,38$ km, post hoc : $p = 0,005$). Les zones ARS étaient beaucoup plus éloignées de la colonie chez les adultes ($62,90 \pm 32,80$ km) en comparaison avec les juvéniles pendant les 3 périodes d’études successives ($12,5 \pm 7,5$ km, $15,4 \pm 8,1$ km, $17,7 \pm 10,4$ km, post hoc : $p < 0,001$ pour les 3 comparaisons).

Les **zones de recherche alimentaire** des juvéniles et des adultes se chevauchaient partiellement autour de l’île, mais celle des adultes présentait une superficie totale environ 5 fois plus grande que celle des juvéniles (**Fig. 3.7**). La surface des zones principales (kernel 50%) et générales (kernel 95 %) de recherche alimentaire étaient respectivement de 378 km^2 et $2\,190 \text{ km}^2$ pour les juvéniles, et de $7\,048 \text{ km}^2$ et $31\,784 \text{ km}^2$ pour les adultes.

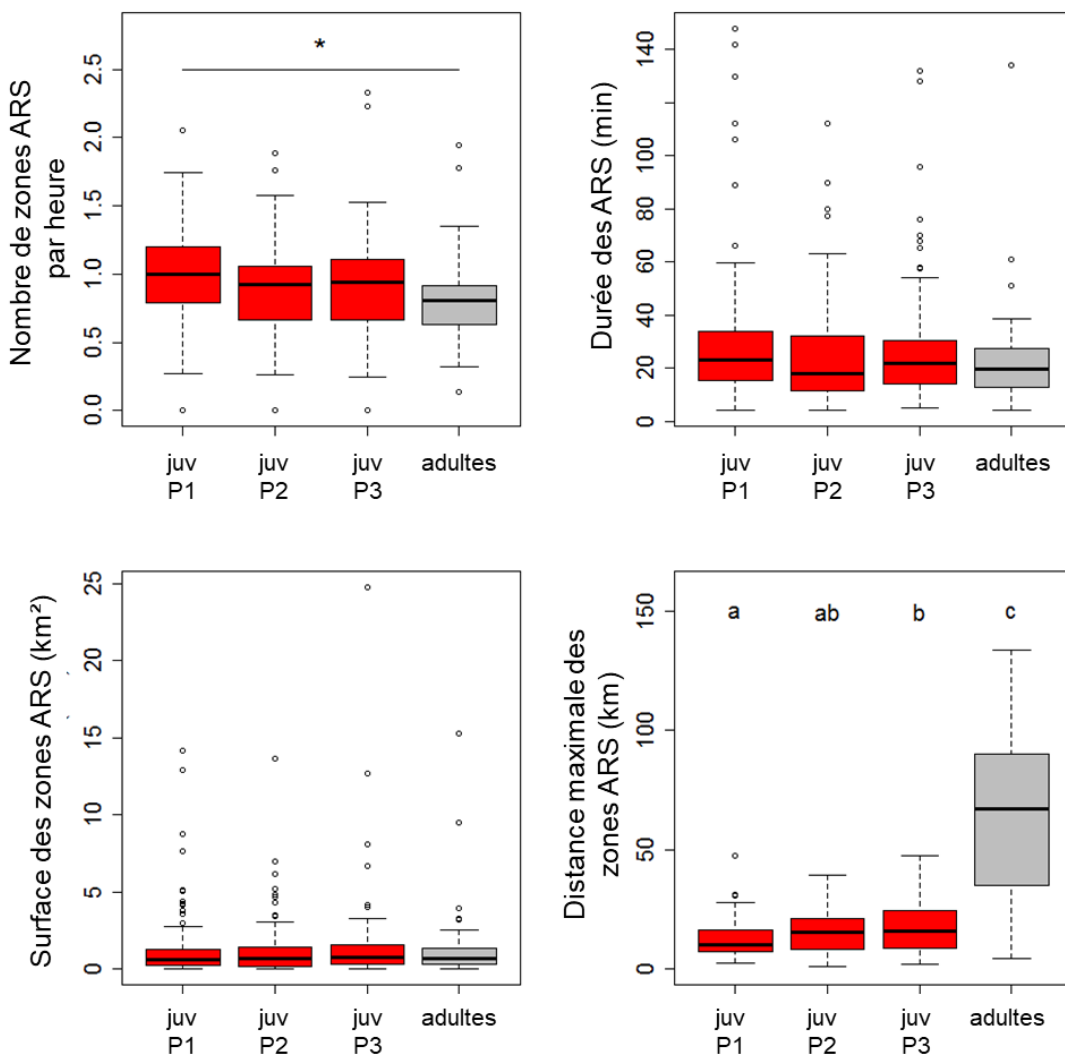


Figure 3.8. Nombre par heure, durée, surface et distance maximale de la colonie des zones ARS des adultes (en gris) et des juvéniles (en rouge) pendant les 3 périodes d'étude consécutives (P1, P2, P3). Les différentes lettres indiquent les différences significatives (post hoc de Tukey). $p < 0,05^*$, $p < 0,01^{**}$, $p < 0,001^{***}$

Dans les 3 cas étudiés, aucune association n'était observée entre les trajets d'un parent et ceux de son juvénile (Fig. 3.9). Les trajets successifs de chaque individu étaient orientés dans des directions variables et les juvéniles ne suivaient pas la trajectoire de leur parent.

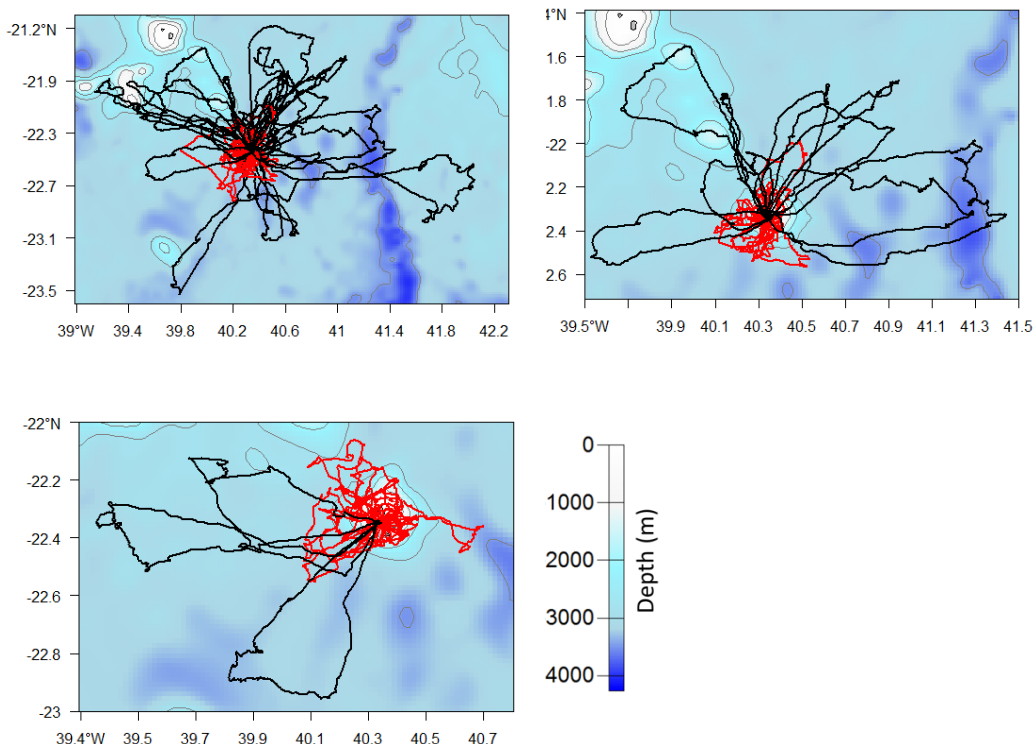


Figure 3.9. Trajets en mer de 3 différentes paires d'adulte de fou à pieds rouges (en noir) et leur juvénile (en rouge) superposés aux cartes de bathymétrie.

Des **associations entre juvéniles** (Fig. 3.10A,B,C) avaient lieu dans 54 % des trajets (171 trajets associés sur 316 trajets au total). Seulement 2 trajets contenaient des associations entre un juvénile et un adulte non apparenté, dont un trajet où les oiseaux se sont associés au milieu d'un trajet en adoptant tous les 2 un comportement de recherche intensive (Fig. 3.10D). Environ 70 % des trajets comprenaient des associations avec 1 ou 2 autres individus différents au total. Dans moins de 15 % des cas, les trajets présentaient des associations avec 3 autres individus. Un total de 9 oiseaux différents se sont associés au maximum sur certaines portions d'un seul et même trajet. La durée des associations entre les juvéniles était très variable selon les trajets et représentait $14 \% \pm 13 \%$ de la durée totale du trajet. Dans plus de 60 % des cas, l'ensemble des portions associées d'un trajet représentait moins de 5 % de la durée totale du trajet. La proportion de portions associées d'un trajet augmentait avec le nombre d'oiseaux différents qui s'y associaient.

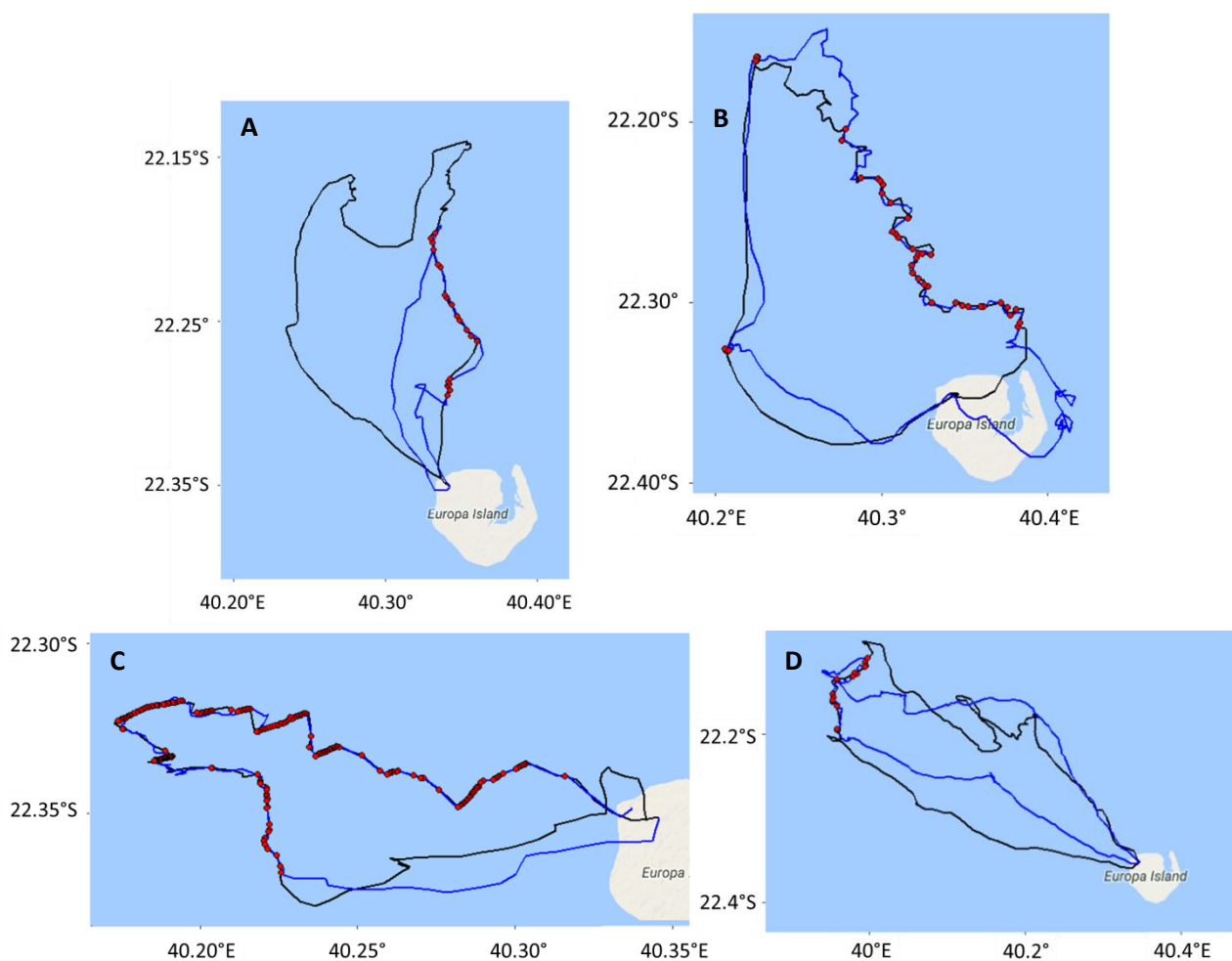


Figure 3.10. ABC) Exemples d'associations (en rouge) entre 3 différentes paires de juvéniles de fous à pieds rouges ; D) Exemple d'association entre un fou à pieds rouges adulte et un juvénile non apparenté.

L'hypothèse que les juvéniles adoptaient plus particulièrement **un comportement en recherche restreinte** (ARS) lorsqu'ils s'associaient à d'autres individus a été testée. Les positions d'un juvénile en ARS représentaient en moyenne 39 % du trajet total. Sous l'hypothèse nulle où le comportement en ARS et les associations sont indépendants, nous nous attendions à observer 37 % des associations avec aucun des 2 juvéniles en ARS ($p_0 = 0,61 * 0,61$), 15 % des associations avec les 2 juvéniles en ARS ($p_2 = 0,39 * 0,39$) et 48 % avec un seul juvénile en ARS ($p_1 = 1 - (p_0 + p_2)$). Les résultats observés étaient $p_0 = 27 \%$, $p_1 = 29 \%$ et $p_2 = 44 \%$, indiquant donc que les associations étaient plus susceptibles de se produire pendant un comportement en ARS ($\chi^2 = 1568,9$, $df = 2$, $p < 0,001$).

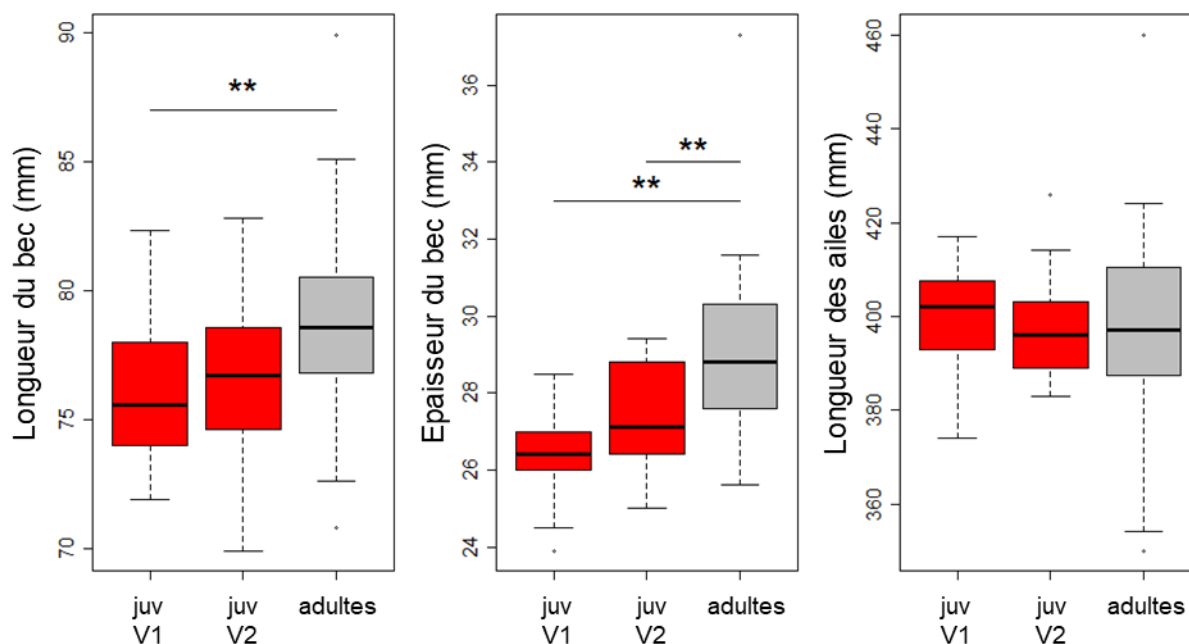


Figure 3.11. Longueur du bec, épaisseur du bec et longueur des ailes des fous à pieds rouges adultes (en gris) et juvéniles (en rouge) selon les vagues de déploiement GPS (V1 : 25/01/14 - 02/02/14 et V2 : 15/02/14 - 17/02/14).

Tableau 3.3. Suivi de la présence des juvéniles sur leurs nids pendant la nuit et fréquence de nourrissage par les adultes. N_{jours} = durée du suivi.

Période après l'envol	Présence nocturne sur le nid	Fréquence de nourrissage ($jour^{-1}$)
+ 15 jours	100 %	1,38 ($n_{jours} = 13$)
+ 60 jours	50 %	1,06 ($n_{jours} = 15$)
+ 80 jours	19 %	0,10 ($n_{jours} = 20$)
+ 155 jours	0 %	-

Peu de temps après l'envol, tous les juvéniles revenaient sur leur nid chaque soir. Deux semaines environ après l'envol, le juvénile était nourri par ses parents 1 à 3 fois par jour, avec une fréquence moyenne de 1,38 nourrissage par jour (Tableau 3.3). À cette période, les juvéniles étaient légèrement plus petits que les adultes (Fig. 3.11). La taille des ailes était similaire ($F = 0,1645$, $p = 0,69$), mais le bec des juvéniles était significativement plus court que celui des adultes (longueur : $F = 11,792$, $p < 0,001$; hauteur : $F = 34,392$, $p < 0,001$). Environ 60 jours après l'envol, seule la moitié des juvéniles étaient observés sur leur nid durant la nuit et les parents les nourrissaient environ 1 fois par jour. Vingt jours plus tard, seulement 20 % des juvéniles étaient encore présents sur leur nid et la fréquence de nourrissage n'était que de 0,10 (Tableau 3.3). Enfin, aucun juvénile n'était encore sur leur nid lors d'observations opportunistes menées environ 155 jours après l'envol.

2.3. Discussion

L'utilisation simultanée de **données télémétriques** et d'**observations à terre** a permis d'obtenir des informations uniques sur l'évolution du comportement social et alimentaire des fous à pieds rouges après l'envol. Cette **phase de transition** semble être une période d'apprentissage permettant au juvénile d'acquérir les compétences nécessaires à son indépendance. Les fous à pieds rouges se nourrissent principalement de poissons volants et de calmars volants qu'ils capturent au vol ou en plongeant à quelques mètres sous la surface de l'eau (Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al. 2005). Les techniques de chasse requises peuvent être complexes et donc nécessiter plusieurs semaines ou mois d'entraînement. De plus, les oiseaux marins sont souvent observés en **association avec des prédateurs de subsurface** tels que les thons et les dauphins, qui rapprochent les proies de la surface (Au & Pitman 1986, Thiebot & Weimerskirch 2013). L'emplacement des patches de proies semblant difficilement prévisible (Weimerskirch 2007), l'apprentissage nécessaire à leur détection et leur exploitation nécessite probablement une certaine période de temps. Ceci pourrait alors expliquer pourquoi la phase de transition est particulièrement longue chez les 2 grands groupes d'oiseaux marins tropicaux que sont les fous tropicaux et les frégates (Nelson 1967, Burger 1980, Yoda et al. 2004, Castillo-Guerrero & Mellink 2006a).

Une moins bonne aptitude physique à **voler** peut s'avérer être l'une des premières causes de cette longue période de soins post-envol (Ashmole & Tovar 1968, Yoda et al. 2004). Pendant toute la période d'étude, les juvéniles de fous à pieds rouges effectuaient une importante proportion de vols particulièrement courts qui survolaient uniquement l'île.

Ce type de vols était d'autant plus fréquent pendant la première période d'étude, où les juvéniles effectuaient leurs premiers vols. Peu après l'envol, les juvéniles formaient généralement des **groupes** le long de la côte avant de partir en mer et revenaient souvent en petits groupes et rarement seuls. Au cours des périodes suivantes, les oiseaux revenaient au sein de groupes de taille plus importante que lorsqu'ils quittaient l'île, suggérant que des associations pouvaient se former en mer. Cette hypothèse s'est confirmée grâce au suivi télémétrique simultané de plusieurs individus (développé plus loin dans la discussion). Tous les oiseaux, adultes comme juvéniles, revenaient à la colonie avant la tombée de la nuit.

Durant la période post-envol, les juvéniles continuent d'être nourris par leurs parents et subissent, par conséquent, une **pression relativement faible** qui les pousse à partir en mer pour subvenir à leur propre besoin. Les observations à Europa étaient cohérentes avec Guo et al. (2010), qui rapportait que les juvéniles quittaient l'île plus tard que les adultes et revenaient plus tôt afin d'être présents sur le nid avant le retour des parents. De ce fait, les juvéniles étaient rarement observés en présence d'adultes lors de leur retour à la colonie. A l'inverse, les adultes subissent une forte pression qui les pousse à effectuer des trajets suffisamment longs pour rapporter à la fois de la nourriture au juvénile et subvenir également à leurs propres besoins. Les trajets des fous à pieds rouges adultes présentaient des trajectoires généralement rectilignes à l'aller et au retour, avec un effort de recherche alimentaire principalement concentré dans la partie distale du trajet.

Le **rayon de prospection** des trajets effectués par les juvéniles était **considérablement inférieur** à celle des adultes, potentiellement à cause de leur moins bonne maîtrise du vol mais également du fait de devoir revenir au nid avant les parents pour être nourris. À l'instar des albatros hurleurs (*Diomedea exulans*) et des guillemots de Troïl (*Uria aalge*), les zones de recherche alimentaire des juvéniles de fou à pieds rouges se chevauchaient très peu avec celles des adultes (Weimerskirch, Åkesson, & Pinaud 2006, Votier et al. 2008). Le partage de l'habitat pourrait également être une stratégie visant à réduire la compétition potentielle entre les classes d'âge (Polis 1984, Field et al. 2005). Par rapport aux adultes, les juvéniles étaient moins souvent en transit (trajectoire rapide et rectiligne) et plus souvent en recherche intensive (trajectoire lente et sinueuse). En revanche, les adultes se nourrissaient plus activement dans la partie la plus éloignée de leur voyage. Les juvéniles semblaient donc compenser leur faible succès alimentaire en **augmentant leur temps de recherche alimentaire**. Cette stratégie était également observée chez les juvéniles de cormoran vigua (*Phalacrocorax brasilianus*) qui étaient deux fois plus souvent en recherche intensive que les adultes (Morrison et al. 1978). De façon similaire, les

sternes royales (*Thalasseus maximus*) immatures montraient des fréquences de plongée plus faibles que les adultes, mais recherchaient leurs proies pendant des périodes plus longues pour compenser (Buckley & Buckley 1972). Les juvéniles de fous à pieds rouges réalisaient un plus grand nombre d'ARS par heure que les adultes, en particulier pendant la première période d'étude. Les jeunes oiseaux pourraient alors s'entraîner pendant ces parties de leur trajet en effectuant de nombreuses tentatives de capture de proies (Porter & Sealy 1982).

En mer, les juvéniles voyageaient en groupe pendant certaines portions de leurs trajets. La moitié des trajets des juvéniles équipés de balises GPS comprenaient des **associations avec d'autres juvéniles**, parfois avec plusieurs individus en même temps. Sachant que les juvéniles équipés ne représentaient qu'une fraction très limitée du nombre total de juvéniles dans la colonie, cette étude peut avancer pour la première fois que les associations en mer entre les juvéniles de fous à pieds rouges sont fréquentes et le plus souvent **opportunistes** lors de périodes de recherche alimentaire intensive. Aux abords de l'île, les juvéniles peuvent également se rassembler en groupes afin de diminuer la probabilité individuelle d'être harcelé par les frégates cleptoparasites (Le Corre & Jouventin 1997a). Les juvéniles peuvent également se réunir en groupes afin d'utiliser de l'information publique, issue du comportement de leurs congénères, pour prendre des décisions (Dall et al. 2005). Le **transfert d'information** est fréquent chez les prédateurs à site central comme les oiseaux marins coloniaux qui exploitent des patchs de proies hétérogènes. Par exemple, les cormorans de Bougainville (*Phalacrocorax bougainvillii*) peuvent former un radeau à la surface, ajusté à la direction retour des cormorans, qui indique alors l'orientation des patchs de proies (Weimerskirch et al. 2010). En formant des groupes avant de partir en mer et au cours de leurs trajets, les fous à pieds rouges juvéniles peuvent obtenir des informations sur l'emplacement des zones d'alimentation à partir de congénères qui peuvent posséder une meilleure connaissance des zones de recherche ou un meilleur moyen de les trouver. En mer, les associations se produisaient le plus souvent pendant des comportements en ARS. Les juvéniles pourraient alors former une sorte de réseau (Wittenberger & Hunt 1985) dans lequel chaque individu surveillerait le mouvement des autres pour se joindre à ceux en recherche intensive, qui indiqueraient alors directement la présence de proie (Wittenberger & Hunt 1985). Le déploiement de caméras embarquées sur des fous bruns (*Sula leucogaster*) révélait que les juvéniles pouvaient suivre volontairement des individus conspécifiques, ce qui pouvait améliorer directement leur succès de capture mais également leurs techniques de recherche et de vol (Yoda et al. 2011). Les groupes de juvéniles de fous à pieds rouges au départ et au retour de l'île étaient observés le plus souvent en absence d'adultes à proximité. Alors que certains passereaux semblent apprendre de leurs parents (Slagsvold &

Wiebe 2007, 2011), les juvéniles de fous à pieds rouges ne semblaient **pas s'associer en mer avec leurs parents**. Suivre des adultes expérimentés pourrait néanmoins être une stratégie efficace pour apprendre et trouver des zones d'alimentation. Le jeu de données ne révélait des associations entre adultes et juvéniles qu'à deux reprises seulement. Cette faible proportion peut être directement liée au faible nombre d'adultes ayant été suivis, en comparaison avec les juvéniles. D'autres études semblent donc nécessaires pour mieux évaluer la fréquence des associations entre les adultes et les juvéniles.

D'après de précédentes observations, les juvéniles de fous à pieds rouges allongent la durée de leurs trajets en mer et le temps total par jour consacré à la recherche alimentaire tout au long de la période post-envol (Guo et al. 2010). Dans cette étude, différents individus étaient équipés de balises GPS au cours des 3 périodes d'étude successives, qui couvraient 1 mois au total. La durée des trajets n'augmentait pas entre les 3 périodes. En revanche, la distance totale parcourue et la **distance maximale augmentait considérablement avec le temps**. De plus, 5 des 6 individus suivis pendant 13 à 29 jours consécutifs montraient une augmentation progressive de la distance maximale atteinte jour après jour. A la fin du suivi, ces individus se rendaient environ 2 fois plus loin que le premier jour de suivi. Cette observation pouvait refléter une progression rapide des capacités de vol et/ou ou une motivation croissante pour se rendre plus loin. Une observation opportuniste relevée en juin 2014 (soit 3,5 mois plus tard) rapportait la présence de juvéniles à 150 km de la colonie, soit plus du double de la distance maximale enregistrée lors du suivi télémétrique (≈ 60 km). L'amélioration des capacités de vol semble être un long processus pour certains rapaces (Bustamante & Hiraldo 1989, Bustamante 1993) et oiseaux marins (Burger 1980, Yoda et al. 2004, Weimerskirch, Åkesson, & Pinaud 2006, Yamamoto et al. 2017). Les juvéniles de manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) qui survivaient durant leurs premiers mois en mer augmentaient progressivement la profondeur et la durée de leurs plongées (Orgeret et al. 2016). Pendant leurs 6 premiers mois en mer, les jeunes albatros hurleurs augmentaient progressivement les distances qu'ils parcourent avant d'atteindre l'efficacité de vol des adultes (Weimerskirch, Åkesson, & Pinaud 2006). D'autre part, les juvéniles de fous bruns (*Sula leucogaster*) augmentaient avec le temps la proportion de temps passé en vol plané, particulièrement économe en énergie, indiquant que la maîtrise de cette compétence nécessite un certain temps (Yoda et al. 2004). De plus, les juvéniles de fous bruns étaient sensibles aux conditions de vent, qui pouvaient entraîner une instabilité lors du vol et une moins bonne détection des proies (Yamamoto et al. 2017). A l'opposé, les juvéniles de puffin cendré (*Calonectris diomedea*) étaient déjà capables d'effectuer de longues distances journalières peu de temps après l'envol, mais en tant que mouvement migratoire (Péron &

Grémillet 2013). En revanche, leur comportement reflétait des compétences de navigation moins développées que celles des adultes, comme chez certains oiseaux terrestres (Hake et al. 2003).

L'acquisition de techniques plus performantes pour **rechercher et capturer les proies**, associée à un **besoin croissant de se nourrir** en raison de la diminution de l'apport de nourriture de la part des parents, pourrait donc pousser les juvéniles de fous à pieds rouges à débiter leurs trajets plus tôt dans la journée et à se rendre de plus en plus loin de la colonie. Le départ particulièrement tardif des groupes de juvéniles pendant la première période d'étude pourrait s'expliquer par le temps nécessaire pour former ces groupes. De plus, la capacité de voyager pendant des durées croissantes pourrait influencer les juvéniles à partir plus tôt avec le temps. Cependant, leurs déplacements sont toujours limités par le besoin de revenir plus tôt à la colonie tant qu'ils continuent à être nourris par leurs parents. Progressivement, les juvéniles quittaient la colonie **plus souvent seuls**. De façon similaire, les juvéniles de fous bruns amélioraient progressivement leurs capacités à se nourrir pendant la période post-envol (Yoda et al. 2004, 2007, Mellink et al. 2014). Concernant les fous à pieds bleus (*Sula nebouxii*), les juvéniles possédaient de très bonnes capacités de plongée peu de temps après leur premier vol, mais restaient dépendants du nourrissage par leurs parents pendant plusieurs semaines supplémentaires, leur permettant d'améliorer d'autres aptitudes nécessaires à leur indépendance (Castillo-Guerrero & Mellink 2006a).

L'**indépendance des juvéniles** pourrait être induite progressivement par les parents, à travers une diminution de leur approvisionnement, ou par les juvéniles qui cesseraient de solliciter leurs parents lorsqu'ils sont capables d'acquérir suffisamment de ressources par eux-mêmes (Heinsohn 1991, Wheelwright & Templeton 2003). Les juvéniles de fous à pieds bleus continuaient à solliciter les parents 15 jours après leur premier vol, même s'ils étaient capables de plonger quasiment aussi profondément que les adultes (plus de 3,5 m de profondeur (Castillo-Guerrero & Mellink 2006a). Les plongées des fous à pieds rouges ne sont pas très profondes (2,4 m de profondeur en moyenne) (Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al. 2005). De plus, les différences de poids, de taille du bec et des ailes entre les adultes et les juvéniles n'étaient pas significativement différentes entre le premier vol et l'indépendance (Guo et al. 2010). Par conséquent, la longue période de transition observée ne semble **pas liée à des limites morphologiques**.

La **fréquence de nourrissage** des parents et la **présence du juvénile sur le nid** diminuait progressivement avec le temps. Les juvéniles étaient devenus indépendants entre les 2 suivis visuels menés 80 jours et 155 jours après l'envol, ce qui était cohérent avec les

précédentes estimations (Nelson 1969, Diamond 1974, Guo et al. 2010). Les fous de Nazca (*Sula granti*) semblent se servir de l'absence des deux parents pour décider de quitter le nid définitivement (Maness et al. 2011). Pour les fous à pieds bleus, la présence des juvéniles sur leur nid diminuait lorsqu'ils commençaient à attraper plus de proies et qu'ils réclamaient moins souvent de la nourriture auprès de leurs parents (Castillo-Guerrero & Mellink 2006a).

Les fous tropicaux représentent, avec les frégates, des exceptions parmi les oiseaux marins du fait de cette période de soins post-envol particulièrement longue, où les juvéniles deviennent indépendants progressivement (Burger 1980, Yoda et al. 2004, Castillo-Guerrero & Mellink 2006a). Ces deux groupes d'oiseaux se nourrissent de proies similaires (poissons volants et calmars volants), dont la capture semble nécessiter des compétences complexes à acquérir. Au-delà de la difficulté à attraper les proies, les différences inter-espèces observées dans les soins parentaux pourraient être liées à la **saisonnalité de la ressource** et de son **abondance** (Nelson 1978, Polito & Trivelpiece 2008). En effet, les juvéniles de fous de Bassan (*Morus bassanus*), présents dans des eaux tempérées saisonnières et productives, se dispersent en mer dès leur envol sans recevoir de soins parentaux (Votier et al. 2011). Dans les régions tropicales, où les ressources sont connues pour être plus rares et moins prévisibles que dans les régions froides et tempérées (Longhurst & Pauly 1987, Ballance et al. 1997, Weimerskirch 2007), une période de soins parentaux prolongée pourrait alors optimiser la survie des juvéniles à travers une longue période d'apprentissage. La longue phase de transition observée chez les espèces de fous tropicaux et les frégates (Nelson 1967) serait alors une **adaptation spécifique aux conditions environnementales** difficilement prévisibles en milieu marin tropical.

CHAPITRE 4. COMPORTEMENT DE RECHERCHE ALIMENTAIRE : DETERMINANTS EXTRINSEQUES



1. Variabilité interannuelle du comportement intra-colonie

Annexe 3 : Mendez L, Cotté C, Prudor A, Weimerskirch H. (2016) Variability in foraging behaviour of red-footed boobies nesting on Europa Island. *Acta Oecologica* 72 : 87-97.

1.1. Contexte et démarche

Comprendre comment les organismes longévifs optimisent leur comportement de recherche alimentaire nécessite des études comprenant **plusieurs saisons** avec des **conditions contrastées** (Weimerskirch et al. 2001). Les précédentes études sur le comportement du fou à pieds rouges ont toutes été effectuées au cours d'une ou de deux saisons de reproduction sans distinction (Lewis et al. 2004, 2005, Lormée et al. 2005, Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005, Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al. 2005, 2006, Young et al. 2010, Kappes et al. 2011, Young et al. 2010). Le **suivi pluriannuel** de la colonie d'Europa permet donc ici d'examiner la variabilité interannuelle du comportement de recherche alimentaire. Afin d'exclure la variabilité due au stade de reproduction (cf. Chapitre 3.1), cette étude pluriannuelle s'est concentrée exclusivement sur des adultes pendant **l'élevage du poussin**.

La disponibilité en proie dans le milieu marin est intimement liée aux **conditions environnementales** issues des divers forçages physiques et processus biologiques qui s'exercent tout le long de la chaîne trophique (Dunn 1975, Smithers et al. 2003, White 2004). Ainsi, des conditions environnementales particulièrement **défavorables** peuvent entraîner une diminution de la concentration en proies. Les oiseaux marins peuvent parfois ajuster leur comportement en conséquence en effectuant des **trajets plus longs** ou en accédant à des **ressources plus éloignées** par exemple (Burger & Piatt 1990, Litzow & Piatt 2003). Toutefois, l'élevage du poussin nécessite un apport de nourriture régulier au nid et représente donc un stade de reproduction particulièrement **contraignant**, qui limite la durée des trajets des adultes.

Le déploiement de GPS sur 4 saisons de reproduction a permis de collecter un total de 174 trajets (2003 : n = 4, 2011 : n = 28, 2012 : n = 16, 2013 : n = 126). Plusieurs **paramètres descriptifs du comportement** de recherche alimentaire ont été comparés entre les années (durée, distance totale parcourue, distance maximale à la colonie, proportion de temps posé à la surface). Les **zones ARS**, correspondant aux portions de trajet où l'oiseau

concentre son effort de recherche, ont été identifiées grâce à la méthode du *First-Passage Time* (FPT). Les caractéristiques de ces zones (fréquence, durée, distance parcourue, distance à la colonie, temps à la surface) sont ainsi comparées en fonction du stade de reproduction. La surface globale (95 % kernel) et principale (50 % kernel) de la **zone de recherche alimentaire** a été estimée chaque année. Enfin, l'analyse de la **concentration en chlorophylle a** (appelée simplement "chlorophylle" par la suite) et de l'**activité tourbillonnaire** (EKE) ont permis d'explorer le lien entre les variations comportementales et les conditions environnementales.

Le canal du Mozambique se caractérise par une dynamique intense à méso-échelle avec de **grands tourbillons** (100 à 300 km de diamètre) qui se forment dans le nord du canal et induisent un transport des eaux vers le sud à travers le canal, menant à une forte hétérogénéité spatio-temporelle de la productivité primaire (de Ruijter et al. 2002, 2004, Schouten et al. 2003). La **concentration en chlorophylle**, utilisée en tant qu'indicateur de la productivité primaire, joue un rôle dans le comportement de recherche alimentaire, la distribution spatiale, les périodes et le succès de reproduction de certains oiseaux marins tropicaux pendant la saison de reproduction (Baduini & Hyrenbach 2003, Jaquemet et al. 2007, Monticelli et al. 2007). A Europa, un pic de concentration en chlorophylle apparaît entre juin et août, quelques mois avant le début de la saison de reproduction des fous à pieds rouges. En considérant le délai nécessaire pour qu'un enrichissement du milieu se répercute sur la disponibilité en proies, la concentration en chlorophylle a été étudiée quelques mois avant la saison de reproduction des oiseaux, pendant le pic annuel de concentration (juin-août). L'**énergie cinétique tourbillonnaire** (EKE), utilisée en tant qu'indicateur de l'activité physique de la méso-échelle, a été calculée telle que $EKE = 1/2 * (U^2 + V^2)$, où U et V sont respectivement les composantes zonal et méridien du courant géostrophique. L'EKE est estimé à partir des anomalies du niveau de la mer (SLA) et représente l'énergie associée à la partie turbulente de l'écoulement d'un fluide. Le canal du Mozambique présente un fort contraste biologique entre les côtes le long du Mozambique et de Madagascar, très productives, et les zones moins productives au large (Machu & Garçon 2001, Tew-Kai et al. 2009). L'étude sur une zone trop large pouvant masquer les variations locales, la concentration en chlorophylle a été étudiée dans 2 zones distinctes : une **zone au nord** du canal (12°S-15°S, 42°E-46°E) où se forment les tourbillons, et une **zone au sud** du canal (18°S-21°S, 38°E-42°E) où les tourbillons se déplacent rapidement. L'évolution de l'EKE moyen pendant la période d'étude (septembre-octobre) a été étudiée sur une **zone plus large** (17°S-25°S, 38°E-42°E) pour mieux prendre en compte la dynamique méso-échelle locale.

1.2. Résultats

Un fort **dimorphisme sexuel** était observé au niveau de la masse des adultes, avec des femelles significativement plus lourdes que les males (LM, $F_{1,151} = 172.1$, $p < 0,001$; [Fig. 4.1](#)). La masse était également significativement différente selon les années (LM, $F_{3,151} = 3.5$, $p = 0,02$), avec des oiseaux globalement plus légers en 2011. Seules les différences de masse entre 2011 et 2012 étaient significatives.

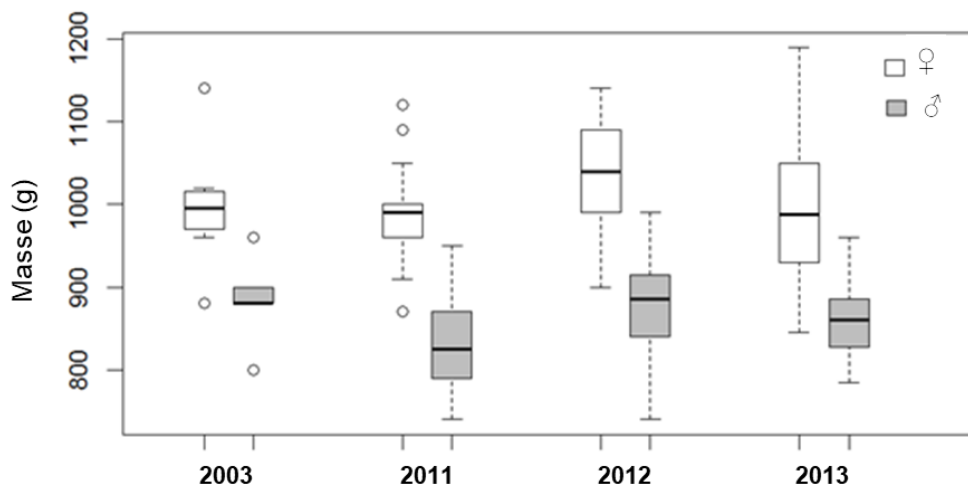


Figure 4.1. Masse des fous à pieds rouges pendant l'élevage du poussin en fonction de l'année : 2003 (n = 8 femelles ; n = 5 males), 2011 (n = 17 ; n = 26), 2012 (n = 17 ; n = 36) et 2013 (n = 28 ; n = 19).

La **durée des trajets** (LMM, $F_{3,58} = 7,8$, $p < 0,001$), la **distance totale parcourue** (LMM, $F_{3,58} = 9,9$, $p < 0,001$) et la **distance maximale à la colonie** (LMM, $F_{3,58} = 6,7$, $p < 0,001$) variaient significativement selon l'année étudiée ([Fig. 4.2](#) et [Tableau 4.1](#)). D'après les tests de comparaisons post hoc, les trajets des individus étudiés en 2011 étaient significativement plus longs (respectivement $9,5 \pm 4,3$ h, 244 ± 122 km et 78 ± 50 km ; n = 28) qu'en 2012 ($4,3 \pm 2,8$ h, 118 ± 78 km et 34 ± 27 km ; n = 16) et 2013 ($5,0 \pm 3,9$ h, 107 ± 85 km et 35 ± 29 km ; n = 126). Les trajets en 2003 étaient également plus courts qu'en 2011 ($4,6 \pm 2,6$ h, 119 ± 59 km et 30 ± 14 km ; n = 4) mais la différence n'était pas significative, probablement à cause de la taille de l'échantillon. La proportion de temps passée à la surface variait significativement selon les années (LMM, $F_{3,58} = 31,6$, $p < 0,001$) avec des valeurs plus élevées en 2013 (34 ± 14 %) qu'en 2003 (9 ± 3 %), 2011 (17 ± 5 %) et 2012 (13 ± 6 %). La distribution des durées et des distances maximales à la colonie en 2011 ([Fig. 4.3](#)) révélait un premier pic avec des trajets de 2 à 4 h allant jusqu'à 10-30 km et un deuxième pic, prédominant, avec des trajets de 12 à 14 h allant jusqu'à 120-130 km (Fig.).

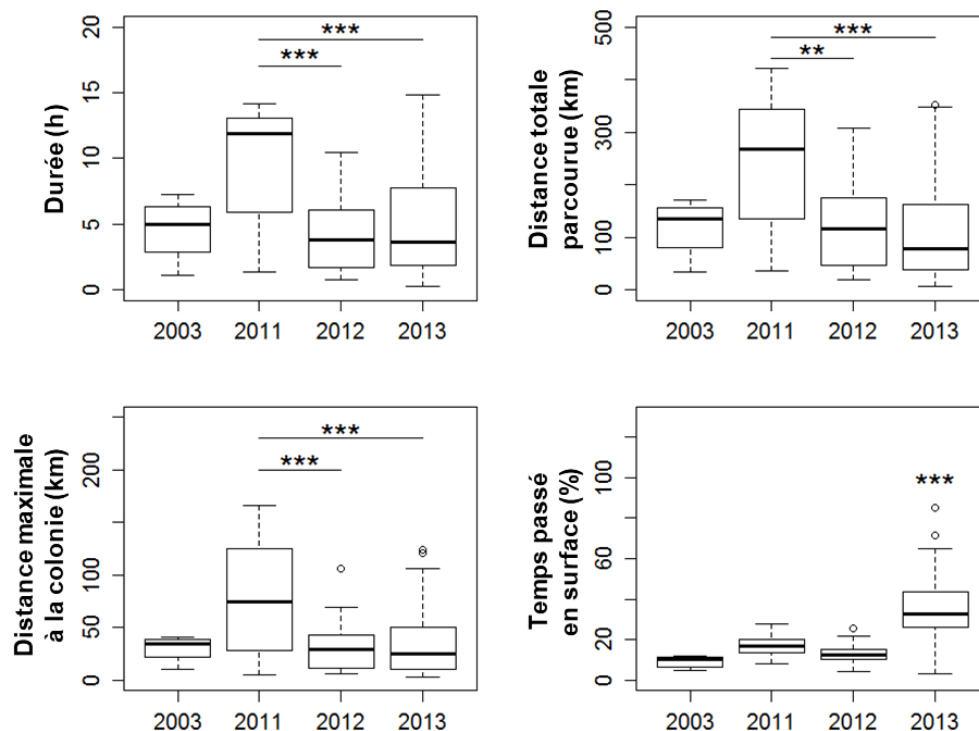


Figure 4.2. Durée des trajets, distance totale parcourue, distance maximale à la colonie et proportion de temps posé à la surface en fonction de l'année : 2003 (n = 4), 2011 (n = 28), 2012 (n = 16) et 2013 (n = 126). $p < 0,05^*$, $p < 0,01^{**}$, $p < 0,001^{***}$

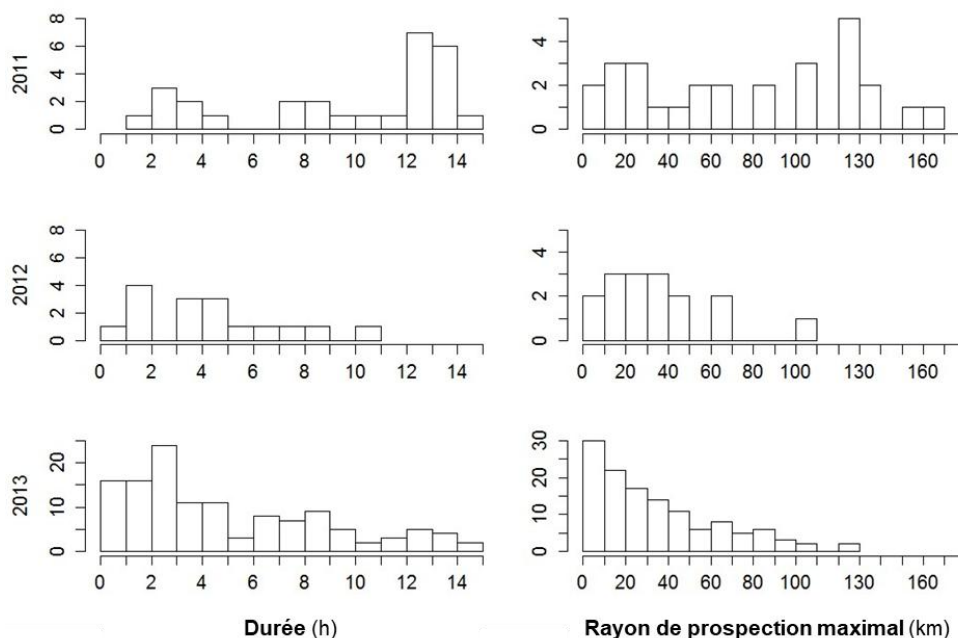


Figure 4.3. Distribution de la durée et du rayon de prospection maximal (= distance maximale à la colonie) des trajets selon l'année : 2011 (n = 28), 2012 (n = 16) et 2013 (n = 126). Les données de 2003 ne sont pas représentées en raison du faible échantillon.

Tableau 4.1. Caractéristiques des trajets en mer des fous à pieds rouges adultes de l'île Europa selon l'année étudiée. Les différences significatives ($p < 0,05$) sont en gras. n = nombre de trajets.

	2003		2011		2012		2013	
		<i>n</i>		<i>n</i>		<i>n</i>		<i>n</i>
Durée du trajet (h)	4,6 ± 2,6	4	9,5 ± 4,3	28	4,4 ± 2,8	16	5,0 ± 3,9	126
Distance totale parcourue (km)	119 ± 59	4	244 ± 122	28	118 ± 78	16	107 ± 85	126
Distance maximale (km)	30 ± 14	4	78 ± 50	28	34 ± 27	16	35 ± 30	126
% temps à la surface	9 ± 3	4	17 ± 5	28	13 ± 6	16	34 ± 14	126
Nombre de zones ARS par trajet	1,3 ± 0,5	4	2,0 ± 0,8	28	2,6 ± 1,5	16	2,2 ± 1,2	116
Temps passé en ARS (h)	1,5 ± 1,1	5	3,3 ± 2,1	55	0,9 ± 0,9	42	1,7 ± 1,9	254
Distance totale parcourue en ARS (km)	28,8 ± 20,6	5	46,0 ± 32,8	55	16,7 ± 16	42	21,6 ± 23,1	254
Distance maximale à la colonie des zones ARS (km)	26,8 ± 14	5	77,3 ± 48,1	55	24,5 ± 16,2	42	34,2 ± 27,4	254
% temps à la surface en ARS	15 ± 6	5	37 ± 15	55	28 ± 23	42	49 ± 22	254

La variabilité du **comportement de recherche en zone restreinte** (ARS) a également été étudiée en fonction de l'année (Tableau 4.1). Le nombre moyen de zones ARS ne variait pas significativement (LMM, $F_{3,58} = 1,84$, $p = 0,15$). En revanche, les trajets de 2011 incluaient des zones ARS dont la durée (LMM, $F_{3,58} = 0,02$, $p = 0,0001$), la distance parcourue (LMM, $F_{3,58} = 10,9$, $p < 0,001$) et la distance maximale (LMM, $F_{3,58} = 9,26$, $p < 0,001$) étaient significativement supérieures aux autres années. La proportion de temps passé à la surface en ARS était supérieure en 2013 (LMM, $F_{3,58} = 10,6$, $p < 0,0001$).

Tableau 4.2. Surface de la zone globale (kernel 95 %) et principale (kernel 50 %) de recherche alimentaire en fonction de l'année.

	2003 n = 4	2011 n = 28	2012 n = 16	2013 n = 126
Surface de la zone globale (kernel 95 %) de recherche alimentaire	1 588 km ²	26 315 km ²	7 537 km ²	14 890 km ²
Surface de la zone principale (kernel 50 %) de recherche alimentaire	220 km ²	3 947 km ²	1 138 km ²	1 715 km ²

La **surface** de la zone globale (kernel 95%) et principale (kernel 50%) de recherche alimentaire étaient considérablement supérieures en 2011 (26 215 km² et 3947 km² respectivement) par rapport aux autres années (1 588 km² à 14 890 km² et 220 km² à 1715 km² respectivement) (Tableau 4.2).

La **concentration en chlorophylle** observée entre 2003 et 2013 était de $0,154 \pm 0,023$ mg.m⁻³ dans la zone au nord et $0,153 \pm 0,021$ mg.m⁻³ dans la zone au sud. Au nord du canal, la concentration en chlorophylle était maximale en 2003 (Fig. 4.4), diminuait jusqu'en 2011, puis augmentait en 2012 et 2013. La zone au sud présentait beaucoup plus de fluctuations et aucune des années étudiées ne semblait se distinguer de la série temporelle (Fig. 4.4).

Concernant l'**énergie cinétique tourbillonnaire** (EKE), la moyenne dans la zone étudiée entre 2003 et 2013 était de 1000 ± 107 cm².s⁻². Tout comme la chlorophylle dans la zone au nord d'Europa, l'activité tourbillonnaire atteignait des valeurs plus faibles en 2011 (843 ± 63 mg.m⁻³) puis était suivi d'une hausse en 2012 et 2013 (Fig. 4.4).

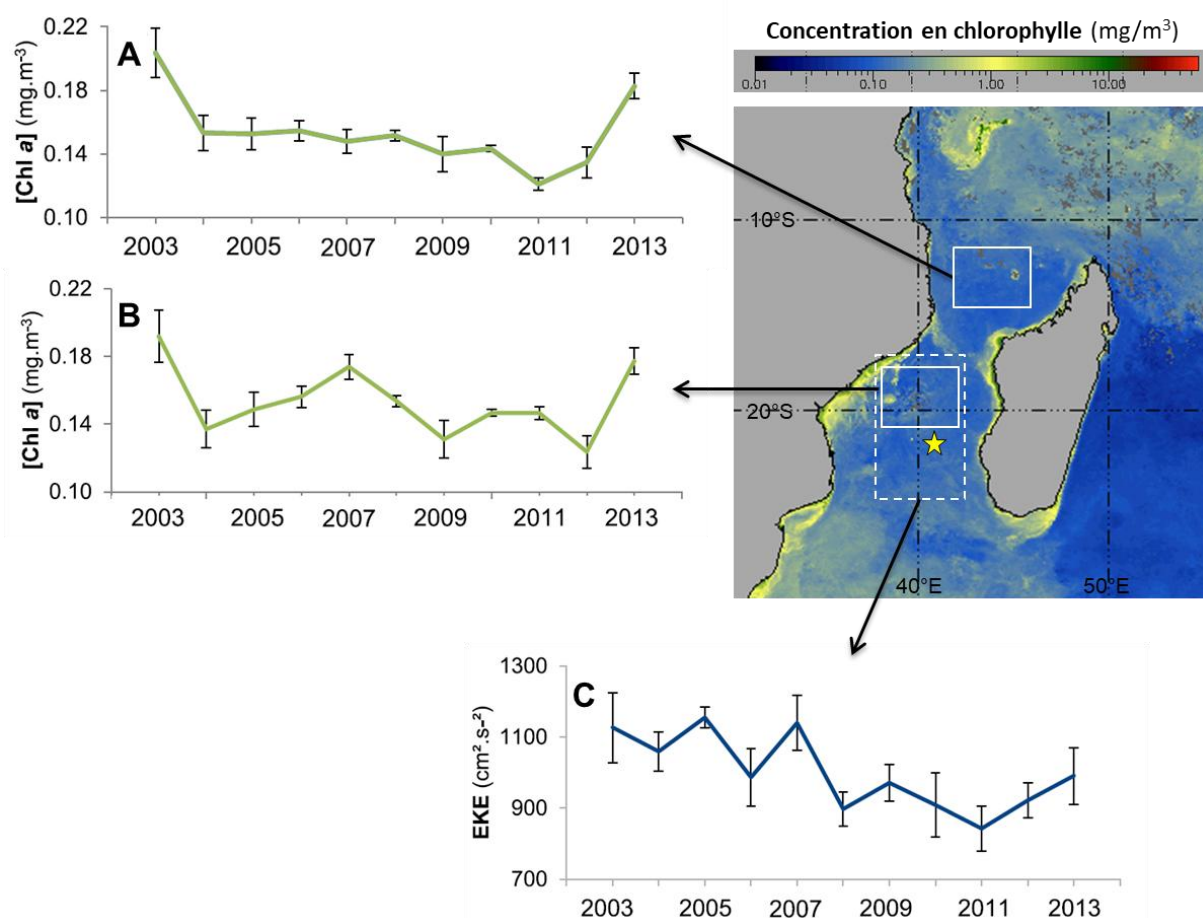


Figure 4.4. Séries temporelles (moyenne \pm SD de 2003 à 2013). A) Concentration en chlorophylle moyenne dans la zone nord (juin-août) ; B) Concentration en de chlorophylle moyenne dans la zone sud (juin-août) ; C) Activité cinétique tourbillonnaire (EKE) autour d'Europa (septembre-octobre).

1.3. Discussion

Cette étude examinait la **variabilité interannuelle** du comportement du fou à pieds rouge pendant l'élevage du poussin, en relation avec les conditions environnementales locales. En 2011, les trajets et les portions en ARS étaient significativement plus longs et plus éloignés de la colonie que les autres années. La surface couverte autour de l'île était considérablement supérieure à celles des autres années, malgré un nombre de trajet 5 fois inférieur qu'en 2013 par exemple. De plus, les individus présentaient une masse corporelle particulièrement faible. L'ensemble de ces résultats semblaient donc signaler un **comportement inhabituel en 2011**, probablement lié à une raréfaction des proies due à des conditions environnementales défavorables.

Une distribution **bimodale** des durées et des distances maximales à la colonie n'était observée qu'en 2011 et reflétait un certain degré de flexibilité dans les stratégies utilisées par les individus selon les conditions annuelles. Lors de conditions défavorables, les individus semblaient alterner entre des trajets courts, plutôt rares, et des trajets plus longs, plus fréquents. Cette stratégie a déjà été décrite chez plusieurs espèces d'oiseaux marins (Chaurand & Weimerskirch 1994, Weimerskirch et al. 1997, 2008) dont les fous à pieds rouges de l'atoll de Palmyra (Young et al. 2010). Alors que les trajets courts pourraient être principalement destinés au nourrissage du poussin, les trajets longs pourraient permettre à l'adulte de refaire ses réserves.

Afin d'optimiser leurs trajets, les prédateurs marins ont tendance à s'alimenter dans des zones prévisibles où les proies sont plus concentrées (Weimerskirch 2007). Les monts sous-marins sont connus pour agréger les ressources de par leur effet structurant sur le milieu (Bograd et al. 1997, Maxwell et al. 2012). Cependant, les trajets des fous à pieds rouges d'Europa se répartissaient tout autour de l'île et ne semblaient **pas être orientés vers des zones spécifiques**. Les principales structures topographiques environnantes, telles que le mont sous-marin Jaguar ou ceux de Bassas da India au nord-ouest d'Europa, n'étaient pas plus souvent visitées que d'autres zones.

L'exploitation de zones spécifiques par les oiseaux marins tropicaux peut parfois être liée à la concentration en chlorophylle et/ou à la température de surface (Ballance et al. 1997, Jaquemet et al. 2005). Une précédente étude sur les fous à pieds rouges d'Europa suggérait que leurs trajets étaient généralement orientés vers des zones plus productives (Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005). En 2011, la **concentration en chlorophylle**

estimée pendant le pic annuel, quelques mois avant la saison de reproduction, était **particulièrement faible** dans la partie nord du canal du Mozambique.

De plus, l'activité océanographique à méso-échelle est connue pour affecter la productivité (Tew-Kai et al. 2009, Jose et al. 2014). En effet, les fronts dynamiques sur les bords des tourbillons peuvent favoriser la concentration en proies de par leur effet structurant (Sabarros et al. 2009) et influencer alors le comportement de prédateurs comme les frégates du Pacifique (*Fregata minor*) (Tew-Kai et al. 2009, Tew Kai & Marsac 2010, De Monte et al. 2012, Jaquemet et al. 2014). Le canal du Mozambique se caractérise par la présence de tourbillons qui prennent naissance dans le nord du canal et se déplacent en direction du sud (de Ruijter et al. 2002, 2004, Schouten et al. 2003). En considérant le temps d'intégration de tous les processus physiques et biologiques qui s'exercent le long de la chaîne trophique, une diminution de la production primaire dans le nord du canal devrait entraîner, avec un certain délai, une réduction de la concentration en proies disponibles plus au sud. De ce fait, la réduction de **l'activité tourbillonnaire** (EKE) observée en 2011 pouvait avoir altéré les processus de transport et de concentration qui structurent la chaîne trophique. La **diminution de la productivité**, accompagnée d'un **ralentissement général de l'activité méso-échelle**, aurait donc pu entraîner des conditions particulièrement défavorables. Les oiseaux se seraient alors retrouvés à devoir effectuer des trajets plus longs et plus éloignés de la colonie afin d'acquérir assez de ressources pour à la fois subvenir à leurs propres besoins, mais également nourrir leur poussin une fois de retour au nid. Les adultes suivis en 2011 possédaient une **masse inférieure** aux autres années, probablement amaigris du fait des conditions défavorables. Aucune information sur la condition des poussins n'était disponible pour évaluer les conséquences sur leur taux de survie.

Dans cette étude, nous avons donc pu observer le lien entre le **comportement de recherche alimentaire et les conditions environnementales à l'échelle d'une colonie**. Le fou à pieds rouges est une espèce que l'on retrouve dans tous les océans tropicaux (Schreiber et al. 1996). Dans le Chapitre 4. Elargir l'étude en intégrant d'autres colonies possédant des conditions environnementales contrastées permettrait d'évaluer la plasticité du comportement à large échelle, essayer de comprendre pourquoi de telles variations existent, de prévoir les zones océaniques favorables pour ces prédateurs et, en général, d'en apprendre davantage sur les conditions environnementales impliquées dans l'évolution des comportements d'alimentation.

2. Variabilité du comportement inter-colonie chez l'adulte

Annexe 4 : Mendez L, Borsa P, Cruz S, De Grissac S, Hennicke J, Lallemand J, Prudor A, Weimerskirch H. (2017) Geographical variation in the foraging behaviour of the pantropical red-footed booby. *Marine Ecology Progress Series* 568 : 217-230.

2.1. Contexte et démarche

Les individus appartenant à une **même espèce** possèdent la particularité de partager des traits comportementaux, physiologiques et morphométriques similaires, même lorsqu'ils sont issus de populations qui ne se mélangent pas. Ces caractéristiques typiques d'une espèce sont influencées à la fois par des facteurs génétiques et par l'environnement socio-naturel (Haraway & Maples 1998). Toutefois, une même espèce présente en général un certain degré de **flexibilité** permettant à chaque population de développer un ensemble de stratégies adaptées aux conditions locales qu'elle rencontre (Endler 1986, Lott 1991).

Les effets des conditions environnementales sur les oiseaux marins présentent une grande variabilité et semblent dépendre de la région géographique étudiée (Sandvik & Einar Erikstad 2008, Devney et al. 2009). La plupart des études démographiques et comportementales sur les oiseaux marins se basent sur des **variations observées à l'échelle d'une colonie** particulière ou à **l'échelle des individus** (Perrins & Hirons 1993, Frederiksen et al. 2005). Les études portées sur les variations entre **différentes populations d'une même espèce** sont plus rares (Tremblay & Cherel 2003, Grémillet & Boulinier 2009, Wakefield et al. 2011) et peuvent améliorer notre compréhension de la dynamique des populations et de l'évolution des traits d'histoire de vie. Les comparaisons entre différentes populations sont particulièrement intéressantes chez des espèces dont les populations montrent un fort degré de philopatrie et donc un potentiel **isolement génétique** (Warham 1996). Les différences observées en fonction des sites sont vraisemblablement une réponse adaptative à la **variabilité environnementale** (Weimerskirch 2001, Rayner et al. 2008, Wolf et al. 2009, Nevoux et al. 2010).

Cette étude se portait sur **5 colonies** de fous à pieds rouges réparties entre l'océan Indien et l'océan Pacifique (Tableau 4.3). Sachant que les différentes régions présentent des **conditions environnementales contrastées**, l'observation de différences dans le comportement de recherche alimentaire était attendue selon les sites, dans la limite biologique de l'espèce. Le comportement de recherche alimentaire variant de façon

conséquente en fonction du stade de reproduction (cf. Chapitre 3.1), l'étude a été menée sur des **adultes** pendant la période d'**incubation** exclusivement.

Pour cela, les oiseaux ont été équipés de **GPS** afin d'estimer la durée des trajets, la **distance totale** parcourue et la **distance maximale** à la colonie puis comparer ces valeurs entre les 5 colonies. Chacune des positions GPS étaient également assignées d'un des 4 comportements déterminés grâce aux seuils de vitesse et de sinuosité définis par l'algorithme **EMbC** (Garriga et al. 2016) : **repos** (0 à 4 km.h⁻¹ et 0 à 0,30 radians), **recherche intensive** (0 à 14 km.h⁻¹ et 0,30 à 3,14 radians), **transit** (4 à 90 km.h⁻¹ et 0 à 0,31 radians) ou **recherche extensive** (14 à 90 km.h⁻¹ et 0,31 à 3,14 radians). Chaque **zone ARS** était définie par une succession de positions en recherche intensive. La **fréquence** des zones ARS, leur **durée**, la **distance parcourue** au sein de ces zones et la **distance maximale** à laquelle les zones ARS se trouvaient ont ainsi pu être calculées. Afin d'étudier un potentiel lien entre le comportement de recherche alimentaire et le contexte océanographique, la **bathymétrie** et la **concentration en chlorophylle** ont été comparées à **2 échelles** : dans la zone utilisée par les oiseaux vs la zone accessible mais non utilisée, puis dans les zones ARS vs les zones en transit.

Tableau 4.3. Description des sites d'études. EU = Europa, WA = Walpole, CH = Chesterfield, GEN = Genovesa, CI = Christmas., FPR = fou à pieds rouges (*Sula sula*), FB = fou brun (*Sula leucogaster*), FM = fou masqué (*Sula dactylatra*), FA = fou d'Abbott (*Papasula abbotti*), FN = fou de Nazca (*Sula granti*).

Site	Taille de l'île	Taille de la population de FPR (nb de paires)	Autres espèces de fous (nb de paires)
EU	28 km ²	2 800-3 800 ^a	/
WA	2 km ²	c.1000 ^b	FB (100s) ^c
CH	< 10 km ²	7 200-7 300 ^d	FM (280-500 ^d) FB (3 800-5 800 ^d)
GEN	14 km ²	140 000 ^e	FN (> 1000 ^b)
CI	135 km ²	12 000 ^f	FA (2 500 ^f) FB (5 000 ^f)

^a Le Corre & Jouventin 1997, ^b H. Weimerskirch (pers. comm.), ^c Spaggiari et al. 2007, ^d Borsa et al. 2010, ^e Nelson 1978, ^f James & McAllan 2014

2.2. Résultats

Les **paramètres descriptifs** des trajets **variaient considérablement selon les sites**. Les individus d'Europa ne **passaient jamais la nuit en mer** et s'éloignaient au maximum à 50 km de la colonie lors de trajets relativement courts (< 7 h en moyenne) (Fig. 4.5 et Fig. 4.6). A Walpole, hormis 2 trajets de 60 h qui incluaient 3 nuits en mer, les trajets étaient un peu plus longs que ceux d'Europa (durée = 8 h et distance maximale = 80 km en moyenne). A Chesterfield, quelques trajets montraient des durées supérieures à 24 h et incluaient des nuits en mer. La durée et la distance maximale observée étaient de 21 h et 125 km en moyenne. A Genovesa, les trajets sur **plusieurs jours** étaient fréquents, allant jusqu'à inclure **4 nuits** (n = 4) et **5 nuits en mer** (n = 1). La durée et la distance maximale était de 22 h et de 122 km en moyenne en 2009. Des valeurs plus élevées étaient observés en 2014 (37 h et 176 km en moyenne). La position **la plus éloignée** se trouvait à **472 km** de la colonie. Enfin, les individus de la colonie de Christmas effectuaient des trajets globalement plus longs (45 h en moyenne) et pouvaient passer jusqu'à 4 nuits en mer (n = 4). En revanche, les distances maximales atteintes (164 km en moyenne) ne dépassaient pas celles constatées à Genovesa (Fig. 4.5 et Fig. 4.6).

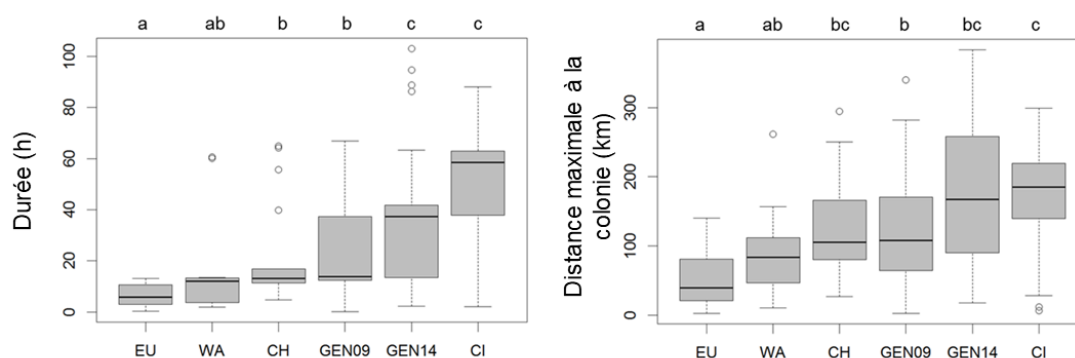


Figure 4.5. Durée (h) et distance maximale à la colonie (km) des trajets des fous à pieds à rouges des 5 colonies étudiées. Les différentes lettres indiquent les différences significatives (post hoc de Tukey). EU = Europa, WA = Walpole, CH = Chesterfield, GEN09 = Genovesa (2009), GEN14 = Genovesa (2014), CI = Christmas.

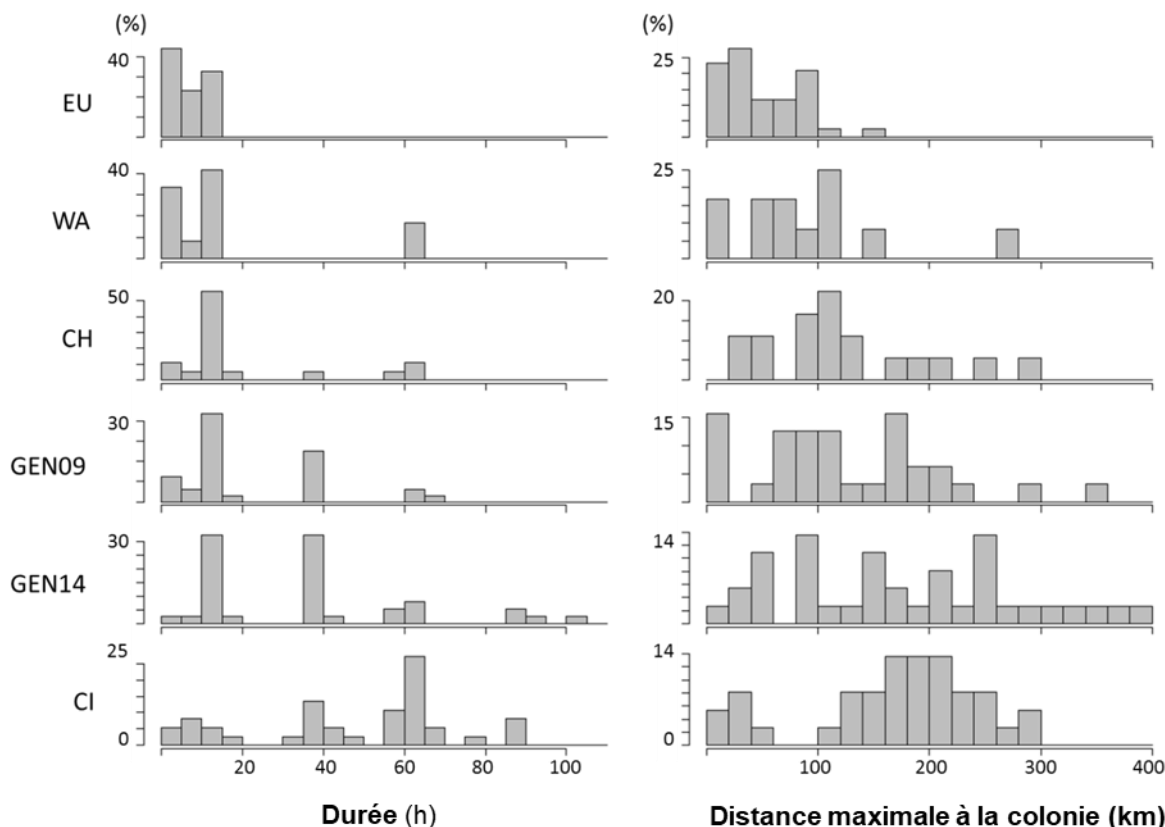


Figure 4.6. Distribution des durées (h) et des distances maximales à la colonie (km) des trajets des fous à pieds à rouges des 5 colonies étudiées. EU = Europa, WA = Walpole, CH = Chesterfield, GEN09 = Genovesa (2009), GEN14 = Genovesa (2014), CI = Christmas.

La **surface** de la zone totale de **recherche alimentaire** des fous à pieds rouges **variait considérablement** selon les sites (Fig. 4.7). A Europa, la zone explorée par les oiseaux était répartie de façon équitable tout autour de l'île et couvrait une surface inférieure à celles des autres sites (kernels 95 % et 50 % : 22 243 km² et 3 863 km² respectivement). En revanche, les individus des autres colonies privilégiaient certaines zones : le nord-est de Walpole (54 988 km², 12 420 km²), l'ouest de Chesterfield (57 992 km², 14 422 km²), l'est de Genovesa (2009: 60 438 km², 12 497 km²; 2014: 132 784 km², 28 206 km²) et l'est de Christmas (111 900 km², 18 388 km²). L'orientation des zones de recherche alimentaire n'étaient pas lié à la direction principale du vent, qui vient principalement du sud à Genovesa et du sud-est dans les autres sites. La surface couverte par les individus à Genovesa en 2014 était approximativement 6 fois supérieure à celle d'Europa.

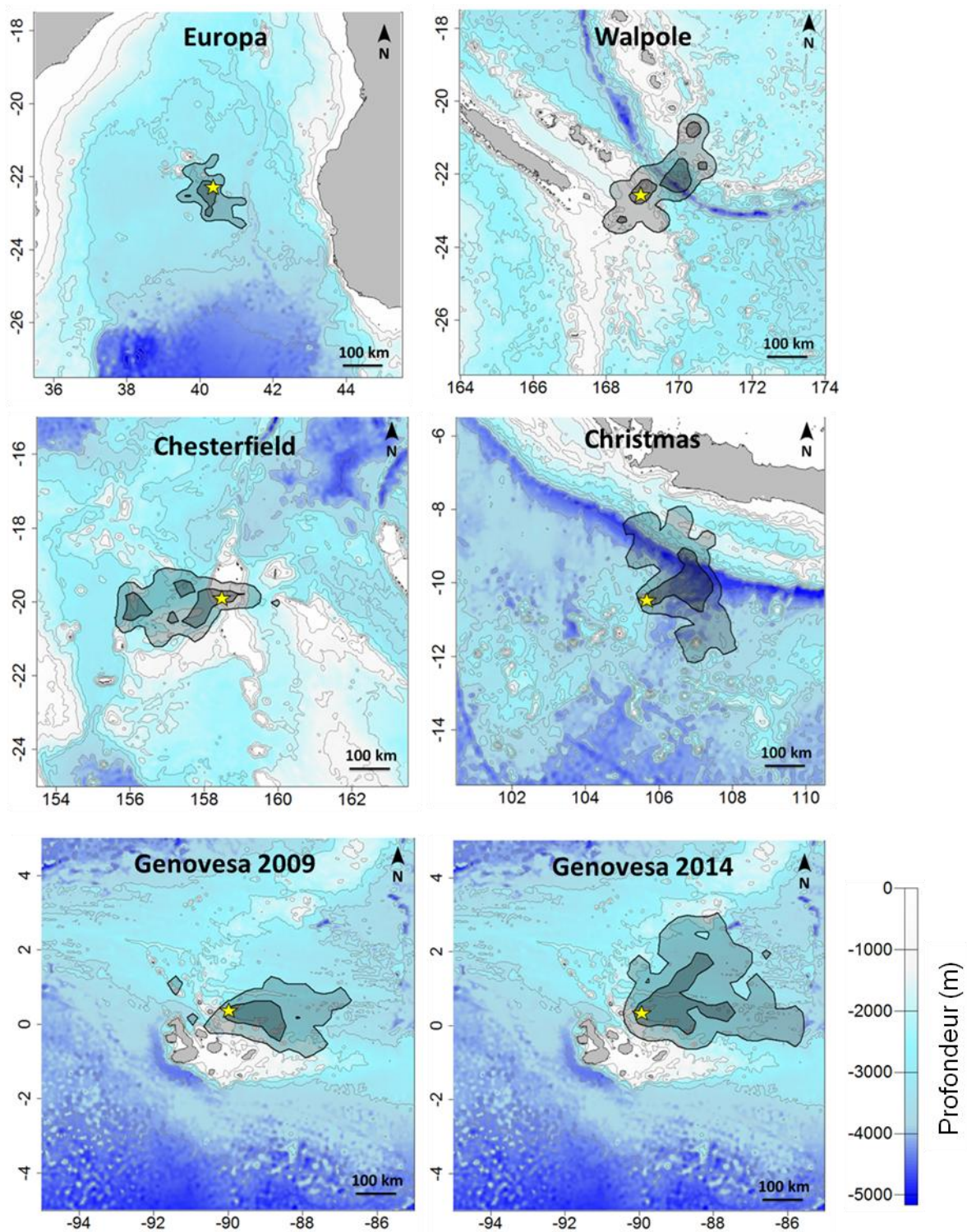


Figure 4.7. Zones globale (kernel 95%, gris clair) et principale (kernel 50%, gris foncé) de recherche alimentaire des fous à pieds rouges des 5 colonies étudiées (indiquées par une étoile).

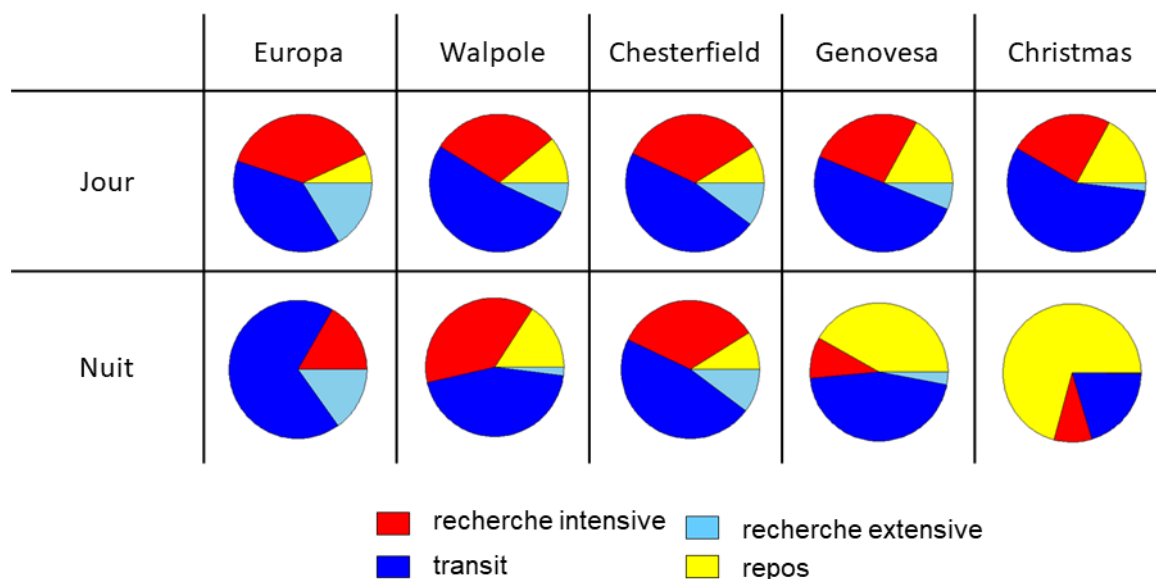


Figure 4.8. Proportions moyennes des 4 comportements identifiés le long des trajets d'après l'analyse EMbC en fonction de la colonie et de la période de la journée (jour/nuit).

Les comparaisons multiples deux à deux (procédure de Marascuilo) montraient que la **proportion des comportements** adoptés le long des trajets n'était **pas significativement différente** entre les colonies au cours de la journée (Fig. 4.8). Pendant la nuit, la proportion de positions au repos des individus de Christmas était significativement supérieure aux autres sites. De plus, les individus n'étaient que très rarement en comportement de recherche alimentaire. L'importante proportion de transit nocturne à Europa s'expliquait par le retour à la colonie des individus juste après le coucher du soleil. Les individus semblaient également s'alimenter occasionnellement mais ne se reposaient jamais en surface. Dans les autres sites, la proportion de repos était proportionnelle à la proportion de trajets qui incluaient des nuits en mer.

Seul 2,5 % du jeu de données (5 trajets issus de 4 individus) ne contenait aucun comportement en recherche restreinte (ARS). Le **nombre de zones ARS** par heure différait légèrement entre les sites (LMM, $F_{4,91} = 2,81$, $p = 0,03$), allant en moyenne de 0,5 à 0,7 zones ARS par heure (Fig. 4.9). Seules les moyennes de Europa et de Christmas étaient significativement différentes (post hoc, $p = 0,016$). Les fréquences les plus élevées étaient observées à Europa et allaient jusqu'à 1,67 zones ARS par heure. La **durée des ARS** variait significativement selon le site ($F_{4,91} = 5,91$, $p < 0,001$), avec des valeurs moyenne de 16 à 28 min (Fig. 4.9). Les portions de trajets en ARS des individus d'Europa et Chesterfield, qui

effectuaient des trajets relativement courts, étaient significativement plus longues qu'à Genovesa (post hoc, $p = 0,01$ et $p = 0,04$ respectivement) et Christmas (post hoc, $p = 0,01$ et $p = 0,03$ respectivement). Walpole présentait des durées intermédiaires (post hoc, $p > 0,05$). Des durées en ARS supérieures à une heure étaient observées à Europa mais beaucoup plus rarement dans les autres sites. La **surface moyenne des zones ARS** se situait en moyenne entre $0,45 \text{ km}^2$ et $1,86 \text{ km}^2$ (Fig. 4.9). Europa et Chesterfield présentait de plus grandes superficies, statistiquement différentes de Christmas (post hoc, $p = 0,01$ and $p = 0,04$ respectivement). Aucune différence entre années n'était observée à Genovesa pour tous les paramètres estimés en ARS (post-hoc, $p > 0,05$).

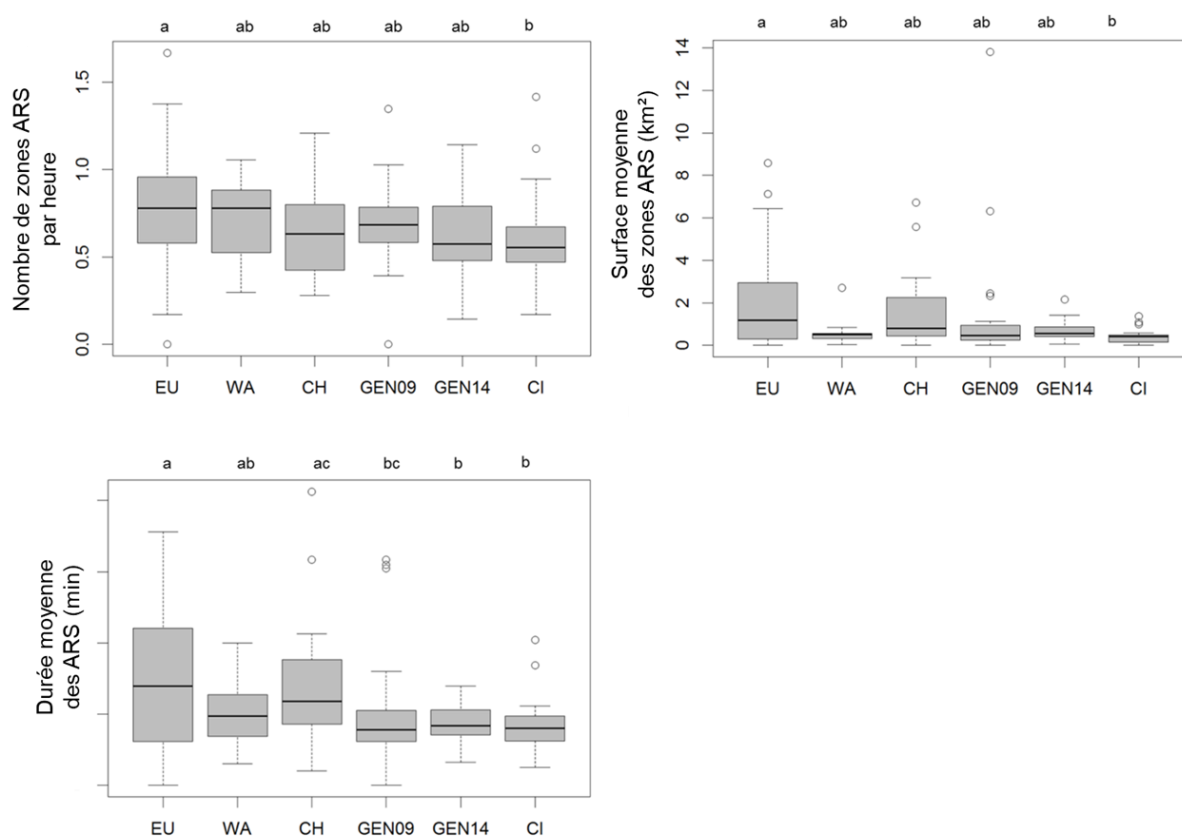


Figure 4.9. Nombre par heure, durée moyenne et surface moyenne des ARS des fous à pieds rouges des 5 colonies étudiées. Les différentes lettres indiquent les différences significatives (post hoc de Tukey). EU = Europa, WA = Walpole, CH = Chesterfield, GEN09 = Genovesa (2009), GEN14 = Genovesa (2014), CI = Christmas.

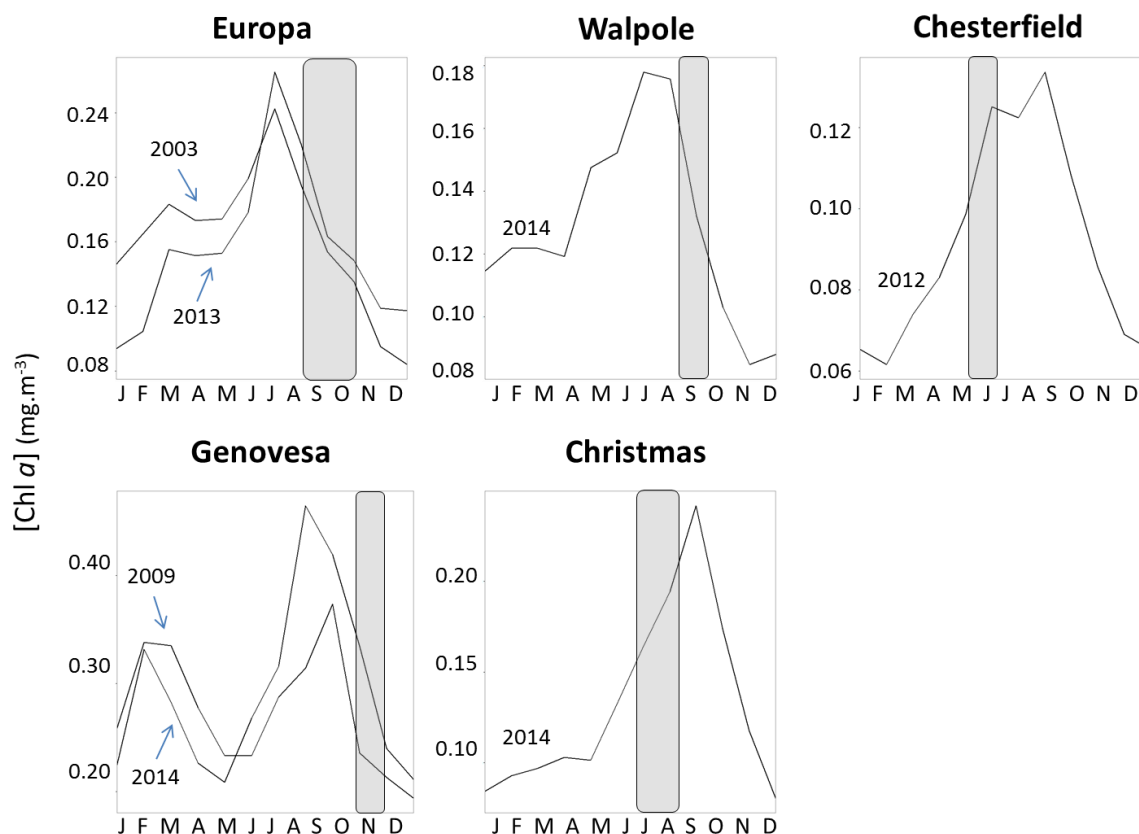


Figure 4.10. Séries temporelles de la concentration mensuelle de la chlorophylle moyenne dans la zone accessible aux fous à pieds rouges des 5 colonies étudiées. Les zones grises indiquent les périodes d’incubation pendant l’étude.

La **période d’incubation** se déroulait autour du **pic annuel de chlorophylle** : 2-3 mois avant à Chesterfield et Christmas, et 2-3 mois après à Europa, Genovesa et Walpole (Fig. 4.10). Une importante variabilité de la concentration en chlorophylle s’observait en fonction des sites. Les zones de recherche alimentaire des oiseaux d’Europa et de Walpole possédaient une concentration moyenne en chlorophylle particulièrement faible ($0,07 \text{ mg.m}^{-3}$), significativement inférieure aux 3 autres sites (post hoc, $p < 0,05$). En comparaison, Genovesa et Christmas présentaient des zones plus productives ($> 0,15 \text{ mg.m}^{-3}$ en moyenne). Chesterfield présentait des valeurs intermédiaires ($0,11 \text{ mg.m}^{-3}$ en moyenne) qui n’étaient pas statistiquement différentes de celles de Genovesa et Christmas (post hoc, $p > 0,05$). Alors que les oiseaux d’Europa semblaient se répartir tout autour de l’île, les zones de recherche alimentaire des autres sites étaient orientées vers des directions préférentielles (Fig. 4.11).

Afin de tester si la **bathymétrie** et/ou la **chlorophylle** pouvait expliquer cette directionnalité, les valeurs dans les **zones prospectées** et dans les **zones accessibles mais non prospectées** ont été comparées. Les fous à pieds rouges ne semblaient pas favoriser les zones où la **chlorophylle** était particulièrement concentrée (Fig. 4.11 et Tableau 4.4). La concentration mensuelle en chlorophylle était légèrement supérieure dans les zones prospectées à Europa par rapport aux zones non prospectées. Le même résultat était observé, de façon un peu plus marqué, à Christmas. En revanche, dans les 3 autres sites, la concentration en chlorophylle était similaire ou légèrement supérieure (non significatif) dans les zones non prospectées. Concernant la **bathymétrie**, les oiseaux concentraient leur effort de recherche alimentaire dans des zones océaniques relativement peu profondes à Europa, Chesterfield, Genovesa et Walpole (2000 à 3 000 m de profondeur en moyenne) (Tableau 4.4). A Christmas, la plupart des oiseaux se déplaçaient au-dessus d'une fosse océanique. La profondeur moyenne de la zone explorée était d'environ 5 000 m de profondeur. Aucun lien n'apparaissait entre les zones prospectées et la bathymétrie. Les profondeurs étaient en moyenne plus élevées alternativement dans la zone prospectée ou dans la zone non prospectée en fonction des sites (Tableau 4.4).

A une échelle plus fine, la **bathymétrie** et la concentration en **chlorophylle** moyenne calculée sur 11 jours ont été comparées entre les portions de trajets **en ARS** et **en transit** (Tableau 4.5). Aucune différence de concentration en chl-a n'était observée à Europa (GLMM, $p = 0,50$) et Genovesa (GLMM, $p = 0,08$ and $p = 0,62$ en 2009 et 2014, respectivement). Les portions en ARS présentaient des concentrations en chl-a supérieures aux portions en transit à Christmas (GLMM, $p < 0,001$), mais l'opposé était observé à Chesterfield (GLMM, $p = 0,03$) et Walpole (GLMM, $p = 0,05$). Aucune différence significative de bathymétrie n'apparaissait entre les portions en ARS et en transit à Europa, Walpole et Chesterfield (GLMM, $p > 0,05$). Les zones ARS survenaient dans des eaux significativement plus profondes à Genovesa (GLMM, $p = 0,01$ et $p < 0,001$ en 2009 et 2014, respectivement) et à Christmas (GLMM, $p < 0,001$).

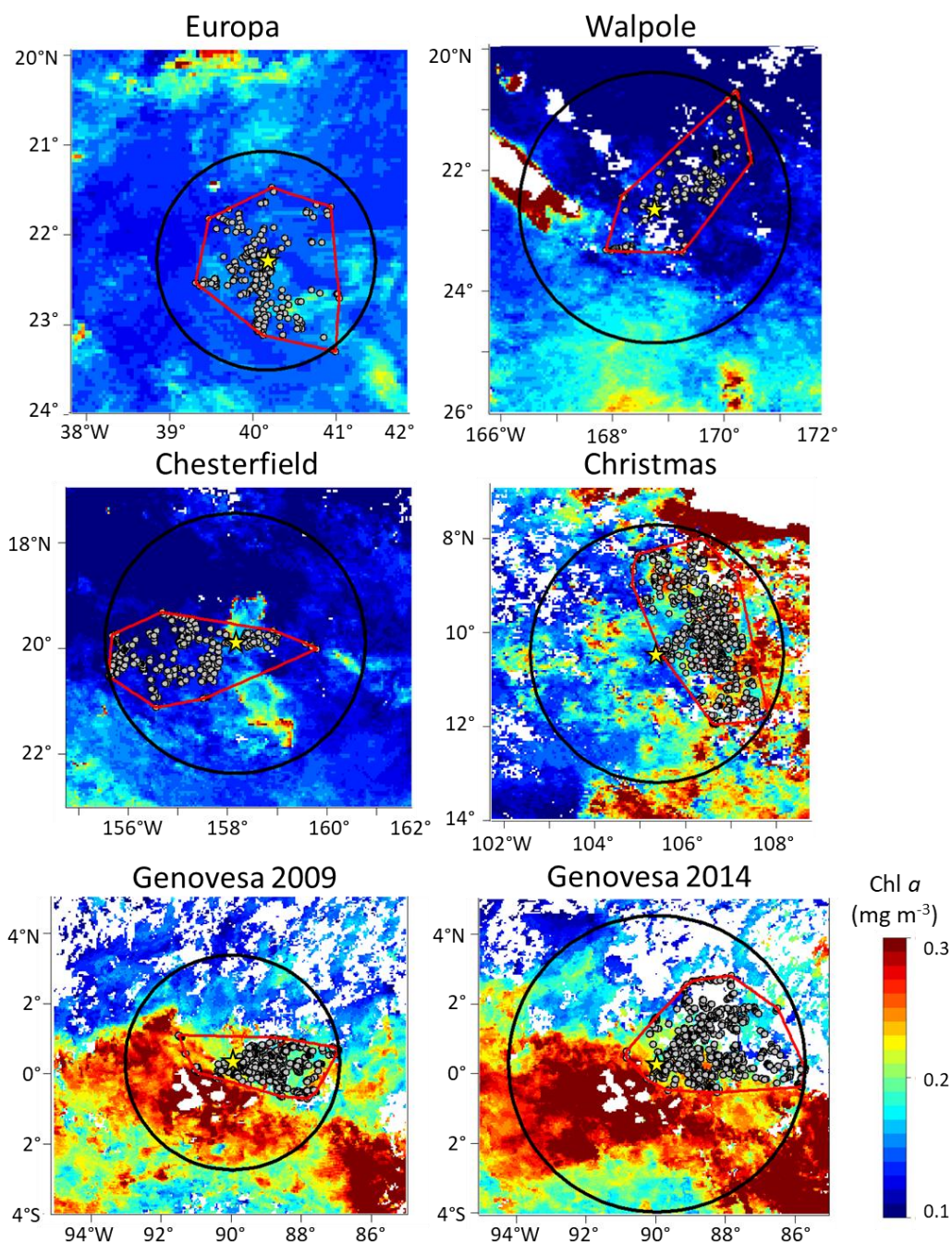


Figure 4.11. Zones de recherche alimentaire (polygone rouge) et zone accessible (cercle noir) des fous à pieds rouges des 5 colonies étudiées (étoile jaune), superposées aux cartes de concentration mensuelle de chlorophylle. La zone de recherche alimentaire représente le polygone convexe minimum qui inclue tous les centroïdes des zones ARS (points gris).

Tableau 4.4. Comparaison de la concentration mensuelle de chlorophylle (chl-a, en mg.m-3) et de la bathymétrie (bathy, en m) entre les zones de recherche alimentaire prospectées et les zones accessibles mais non prospectées des fous à pieds rouges dans les 5 colonies étudiées. Les valeurs supérieures sont indiquées en gras. EU = Europa, WA = Walpole, CH = Chesterfield, GEN = Genovesa, CI = Christmas.

Site de reproduction	Paramètre	Surface accessible	
		Non-prospectée (moyenne ± SD)	Prospectée (moyenne ± SD)
EU	chl-a	0,149 ± 0,014	0,153 ± 0,018
	bathy	-2975 ± 554	-3023 ± 391
WA	chl-a	0,129 ± 0,033	0,111 ± 0,017
	bathy	-2290 ± 1481	-2634 ± 1383
CH	chl-a	0,111 ± 0,033	0,111 ± 0,027
	bathy	-2176 ± 1092	-2058 ± 797
GEN09	chl-a	0,207 ± 0,050	0,190 ± 0,036
	bathy	-2726 ± 709	-2268 ± 503
GEN14	chl-a	0,220 ± 0,049	0,203 ± 0,039
	bathy	-2763 ± 679	-2203 ± 512
CI	chl	0,182 ± 0,039	0,207 ± 0,043
	bathy	-4905 ± 1055	-5096 ± 1283

Tableau 4.5. Comparaison de la concentration de chlorophylle (composite 11 jours, chl-a, en mg. m⁻³) et de la bathymétrie (bathy, en m) entre les portions de trajet en transit et en ARS des fous à pieds rouges dans les 5 colonies étudiées. Les valeurs significativement supérieures d'après les modèles (p < 0,05) sont indiquées en gras. EU = Europa, WA = Walpole, CH = Chesterfield, GEN09 = Genovesa (2009), GEN14 = Genovesa (2014), CI = Christmas.

Site de reproduction	Paramètre	Comportement		Test	
		Transit	ARS	z	p-value
EU	chl-a	0,076 ± 0,059	0,069 ± 0,053	-0,669	0,5036
	bathy	-2828 ± 703	-2890 ± 631	-1,045	0,2961
WA	chl-a	0,077 ± 0,015	0,069 ± 0,017	-1,961	0,0499
	bathy	-2369 ± 1636	-3153 ± 1806	-0,869	0,3851
CH	chl-a	0,119 ± 0,028	0,112 ± 0,022	-2,179	0,0294
	bathy	-1894 ± 864	-1969 ± 853	-1,588	0,1122
GEN09	chl-a	0,111 ± 0,055	0,103 ± 0,038	-1,747	0,0806
	bathy	-1924 ± 507	-2029 ± 496	-3,195	0,014
GEN14	chl-a	0,190 ± 0,067	0,184 ± 0,061	-0,500	0,617
	bathy	-2154 ± 508	-2288 ± 463	-4,239	< 0,001
CI	chl-a	0,146 ± 0,063	0,156 ± 0,069	3,708	< 0,001
	bathy	-5297 ± 1221	-5503 ± 1104	-3,423	< 0,001

2.3. Discussion

Cette étude examinait la **variation inter-colonie** du comportement de recherche alimentaire des fous à pieds rouges adultes pendant le stade d'**incubation**. D'importantes **différences** apparaissaient entre les colonies, notamment dans la **durée** et le **rayon de prospection** des trajets. Ces différences ne semblaient **pas** simplement **expliquées** par la **bathymétrie** ni par la **concentration en chlorophylle**, communément utilisée en tant que proxy de la productivité marine. Certaines caractéristiques à l'échelle du trajet étaient **communes** à tous les sites, comme la **proportion des différents comportements** adoptés le long des trajets et les principales caractéristiques des **zones ARS**. Au-delà des conditions environnementales, la **compétition intra- et interspécifique** au sein d'une colonie mais également auprès de colonies adjacentes, pourrait expliquer l'importante diversité de stratégies de recherche alimentaire observées chez le fou à pieds rouges.

Considérée comme l'espèce de fou la plus pélagique, le fou à pieds rouges s'alimentait dans des **eaux océaniques** dans tous les sites étudiés. Cependant, le comportement des individus **variait considérablement** selon les colonies. Les adultes qui nichaient à Europa réalisaient des trajets relativement courts et **exclusivement diurnes**. A Walpole, les individus effectuaient des trajets similaires à ceux d'Europa, à l'exception de 2 trajets qui incluaient des **nuits en mer**. La durée moyenne des trajets était respectivement plus élevée à Chesterfield, Genovesa puis Christmas. Des trajets sur **plusieurs jours** étaient fréquemment observés dans ces 3 sites. Les durées et les distances maximales à la colonie les plus élevées étaient observées à Genovesa, mais les individus de Christmas réalisaient des trajets plus longs en moyenne. Jusqu'à maintenant, les trajets obtenus par GPS montraient que les fous à pieds rouges partaient en mer pendant la journée uniquement (Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005, Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al. 2005, 2006, Young et al. 2010). Seules des données d'observation révélaient qu'aux Galápagos, les fous à pieds rouges pouvaient partir en mer pendant plus d'une journée (Nelson 1978, Schreiber et al. 1996). Les données télémétriques récoltées à Genovesa confirmaient ces observations en reportant des oiseaux ayant quitté la colonie pendant **5 jours consécutifs** et s'étant éloigné jusqu'à 472 km de la colonie. Les proportions des différents **comportements adoptés pendant la nuit** variaient considérablement entre les sites. À Europa, les oiseaux rentraient rapidement à la colonie pour passer la nuit à terre. Dans les autres sites, des trajectoires lentes et linéaires suggéraient que les oiseaux étaient posés sur l'eau et se laissaient dériver par les courants de surface. Les oiseaux s'alimentaient rarement la nuit mais plus probablement pendant l'aube et le crépuscule. Les fous à pieds

rouges chassant principalement à l'aide de leur vue, l'insuffisance lumineuse pendant la nuit pourrait être directement limitante. Weimerskirch et al. (2005) suggérait que les fous à pieds rouges d'Europa revenaient passer la nuit à terre pour éviter tout risque de prédation en mer. Cependant, les suivis des individus de Genovesa, Chesterfield, Walpole et Christmas révèlent que les oiseaux étaient souvent posés à la surface pendant la nuit. Les requins sont connus pour s'attaquer aux oiseaux marins (Johnson et al. 2006, Meyer et al. 2010). Les traces observées notamment sur les pattes palmées des fous de Nazca (*Sula granti*) dans les Galápagos suggéraient de possibles attaques (Zavalaga et al. 2012). En revanche, les requins pouvant être présents dans les 5 sites étudiés, le **risque de prédation** ne semble **pas discriminer** les différents comportements nocturnes observés selon les sites. Si les requins utilisent principalement leur vue pour détecter leurs proies, il est possible que le repos en surface des oiseaux ne représente pas un comportement à haut risque. Les oiseaux pourraient alors prendre le risque, dont l'ampleur semble limitée, de passer la nuit en mer pour prolonger leur trajet le lendemain, notamment en cas de faible acquisition de nourriture la journée précédente (Zavalaga et al. 2012).

Les individus d'une même espèce possèdent la particularité de partager des **comportements similaires**, même lorsqu'ils sont issus de populations qui ne se mélangent pas. Ces comportements typiques sont influencés à la fois par des facteurs génétiques mais également par l'environnement socio-naturel (Haraway & Maples 1998). Dans tous les sites, de **nombreuses similarités** apparaissaient dans la façon dont les fous à pieds rouges utilisaient l'environnement pendant la journée. De façon générale, les oiseaux se déplaçaient de façon rapide avec une trajectoire globalement rectiligne au départ et au retour de la colonie. Les oiseaux augmentaient leur effort de recherche alimentaire au niveau de la partie distale du trajet (Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005). La fréquence, la taille et la durée des zones **ARS** montraient une grande plasticité au sein de chaque colonie. Cette variabilité reflétait un ajustement précis du temps passé dans une zone en fonction de l'abondance et de la distribution des proies. La similarité du comportement en ARS entre les colonies pourrait être un trait analogue, adapté à une stratégie commune telle que **l'association avec des prédateurs de subsurface** comme les thons et les dauphins (Au & Pitman 1986). Cependant, une étude a rapporté qu'à Hawaï, les fous à pieds rouges ne s'associaient pas aux prédateurs de subsurface plus souvent que par hasard (Hebshi et al. 2008). D'autres recherches semblent alors nécessaires pour mieux comprendre les stratégies de recherche des oiseaux marins dans les milieux tropicaux oligotrophes.

Alors que certaines études supposaient que les fous à pieds rouges peuvent se nourrir dans des **zones plus productives** (Ballance et al. 1997, Jaquemet et al. 2005, Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005), Young et al. (2010) n'observait aucune variation majeure de la concentration en chlorophylle autour de la colonie. Dans notre étude, seuls les oiseaux de Christmas semblaient cibler des zones plus productives. Dans les 4 autres sites, des eaux plus productives étaient accessibles et n'étaient pourtant pas préférentiellement utilisées, voire évitées. On sait que les prédateurs marins ciblent en général des eaux productives afin d'augmenter leur taux de rencontre avec des patches de proies (Jaquemet et al. 2005). A Europa, les zones d'alimentation des frégates du Pacifique (*Fregata minor*) étaient positivement liées à des fronts dynamiques situés sur le bord des tourbillons (Weimerskirch et al. 2004, Tew-Kai et al. 2009, De Monte et al. 2012, Jaquemet et al. 2014). En revanche, la distribution des frégates était influencée négativement par la concentration en chlorophylle, suggérant qu'elles ne ciblaient pas simplement les zones qui présentaient une productivité primaire élevée (Thiers et al. 2014). De même, la zone d'alimentation des fous masqués (*Sula dactylatra*) nichant sur l'île de Clipperton ne présentait pas des valeurs de concentration en chlorophylle significativement différentes de celles de la zone non prospectée (Weimerskirch et al. 2008). La concentration en chlorophylle ne semble donc pas influencer directement le comportement de recherche alimentaire de ces espèces. Les **décalages temporels** dus aux nombreux forçages physiques et processus biologiques qui s'exercent tout au long des chaînes trophiques peuvent contrecarrer le lien direct entre la productivité primaire et la distribution des prédateurs. Ce décalage est d'environ plusieurs semaines dans le système d'upwelling du courant du Benguela par exemple (Grémillet et al. 2008). De plus, les proies des oiseaux marins semblent être distribuées de façon moins uniforme que le plancton (Piontkovski & Williams 1995). L'étude de séries temporelles de chlorophylle sur une période conséquente semble être alors plus pertinente que l'étude de concentrations à fine échelle temporelle (Suryan et al. 2012). D'autre part, des variables statiques et abiotiques, telles que la bathymétrie ou la distance à la côte, peuvent parfois être de meilleures variables explicatives que la chlorophylle (Nur et al. 2011). Dans notre cas, la **bathymétrie** ne semblait pas expliquer le comportement de recherche alimentaire adopté par les oiseaux au sein de leur trajet colonie, ni les différences de stratégies entre les sites.

Les phénomènes de **compétition** pour une même ressource peuvent entraîner des adaptations ayant pour but de réduire le chevauchement des niches écologiques (Gause 1934) et expliquer ainsi les différences observées dans le comportement et les zones utilisées par les oiseaux marins (Rome & Ellis 2004, Lance et al. 2005). Dans les colonies

mixtes, les oiseaux marins peuvent être confrontés à la fois à de la **compétition interspécifique** et **intraspécifique**. Un nombre important d'individus qui se nourrissent proche de la colonie peuvent entraîner un appauvrissement local des proies (Ashmole 1963, Furness & Birkhead 1984, Jovani et al. 2015). Les oiseaux issus de grandes colonies pourraient donc être poussés à rechercher leurs ressources plus loin que les oiseaux provenant de plus petites colonies. La **taille de la colonie** de fous à pieds rouges diffère considérablement en fonction du site étudié. Les trajets des fous à pieds rouges de la petite population d'Europa (2 800 à 3 800 paires, Le Corre & Jouventin 1997b) montrent un rayon de prospection limité autour de la colonie. À l'opposé, les trajets des individus de la population de Genovesa, dont la taille est considérablement supérieure (140 000 paires, Nelson 1978 78), révélait une surface exploitée et des distances atteintes bien plus importantes. La compétition intraspécifique semble donc expliquer en partie les différences de rayons de prospection observés entre les colonies. À Genovesa, une forte compétition intraspécifique pousserait les oiseaux à partir durant plusieurs jours et passer des nuits en mer. Grémillet et al. (2004) ont étudié deux colonies spatialement proches de fous de Bassan (*Morus capensis*) en Afrique du Sud et ont constaté que les oiseaux de la plus grande colonie effectuaient des trajets plus longs (en temps et en distance). De façon similaire, la durée moyenne des trajets des fous de Bassan des colonies de Grande-Bretagne et d'Irlande était positivement corrélée avec la taille de la colonie (Lewis et al. 2001). Dans le milieu tropical, le suivi des fous masqués sur 2 îles abritant des colonies de différente taille, entourées des mêmes eaux oligotrophes, allait également dans le sens de l'hypothèse d'Ashmole (Oppel et al. 2015). À Clipperton, les fous masqués partaient s'alimenter particulièrement loin (rayon de prospection moyen de 103 km et maximum de 242 km ; (Weimerskirch et al. 2008). Cette observation pouvait être également mise en lien avec l'importante taille de la colonie (> 100 000 individus).

La compétition actuelle, ou même passée, pourraient avoir façonné des **variations interspécifiques** du comportement de recherche alimentaire (Trivelpiece et al. 1987). Le fou à pieds rouges est la seule espèce de fou présente à Europa, tandis que les 4 autres sites abritent une ou 2 autres espèces. Une faible compétition interspécifique pourrait expliquer la distribution uniforme des trajets, strictement diurnes, dans un petit rayon autour d'Europa. En présence d'autres espèces de fous tropicaux, le fou à pieds rouges peut se rendre à des distances plus élevées avec un même coût énergétique de vol grâce à sa petite taille. Dans l'atoll de Johnston par exemple, les fous à pieds rouges réalisaient des trajets diurnes significativement plus longs que ceux des fous bruns (*Sula leucogaster*). La durée moyenne de leurs trajets était de 14 h et 6,7 h, respectivement (Lewis et al. 2004). Les fous à

pies rouges et les fous masqués de l'atoll de Palmyra montraient des différences marquées dans leur comportement de recherche alimentaire, avec des distances à la colonie également supérieures chez le fou à pieds rouges (Young et al. 2010). Les même espèces étudiées dans l'île de Tromelin, entourée par des eaux particulièrement oligotrophes, révélaient une ségrégation interspécifique au niveau des zones de recherche principales, mais pas à l'échelle de la zone entière utilisée (Kappes et al. 2011). En revanche, la compétition intra et interspécifique n'expliquait pas les distances supérieures observées à Tern Island (3 000 – 5000 paires de fous à pieds rouges) par rapport à l'Atoll de Palmyra, qui héberge 25 000 paires de fous à pieds rouges ainsi qu'une autre espèce de fou tropical (Young et al. 2015). Cependant, les 2 îles possèdent des contextes océanographiques différents et l'effet de l'environnement pourrait alors prendre le dessus sur celui de la compétition.

L'**exclusion par les colonies adjacentes** peut également influencer la directionnalité des trajets de recherche alimentaire (Wakefield et al. 2013). La zone de recherche alimentaire observée à Europa, de petite taille et relativement proche des côtes, peut résulter d'une faible compétition générale : l'île héberge une colonie de fous à pieds rouges de petite taille, sans aucune autre espèce de fou tropical, ni autres îles à proximité. Genovesa est l'une des îles situées le plus au nord-est de l'archipel des Galápagos. Sachant que la zone de recherche alimentaire des fous à pieds rouges de Genovesa était nettement orientée vers l'est, ceux-ci évitaient alors la potentielle compétition avec les colonies d'autres espèces dont le rayon de prospection est plus court (Anderson 1991). Pour terminer, aucune île n'est présente à proximité de Christmas, où la zone de recherche en direction de l'île de Java semblait être principalement influencée par l'environnement. Bien que le partage des ressources entre colonies éloignées soit généralement difficile à évaluer, ces résultats suggèrent que des phénomènes de compétition spatiale peuvent influencer de façon importante le comportement de recherche alimentaire observé à l'échelle d'une colonie. Au-delà des études infra-spécifiques, des études **multi-espèces** prenant en compte également les conditions environnementales locales seraient donc particulièrement pertinentes afin de mieux comprendre la plasticité du comportement de recherche alimentaire.

3. Variabilité du comportement inter-colonie chez le juvénile

Annexe 6 : Mendez L, Prudor A, Weimerskirch H. Inter-population variation in the behaviour of juvenile red-footed boobies (*Sula sula*) (en préparation)

3.1. Contexte et démarche

Les oiseaux marins montrent en général un taux de mortalité plus élevé au **stade juvénile** qu'au stade adulte (Lack 1954). Cette mortalité semble être la conséquence de capacités plus faibles de recherche et d'acquisition de la ressource, probablement liée à un **manque d'expérience** (Daunt et al. 2007, Alderman et al. 2010, Riotte-Lambert & Weimerskirch 2013). Chez les fous à pieds rouges, le juvénile reste dépendant de ses parents pendant une longue **phase de transition**. Cette **période de soins post-envol**, définie comme la période entre le premier vol en dehors du nid et le moment où le jeune est totalement indépendant de ses parents, peut alors durer **plusieurs mois** (Diamond 1974, Nelson 1978, Langen 2000, Ridley & Raihani 2007, Guo et al. 2010).

Dans le Chapitre 3.2, nous avons vu que cette longue phase de transition pourrait être une adaptation aux conditions spécifiques du **milieu marin tropical**. Cette période permettrait aux juvéniles d'acquérir les compétences nécessaires à la recherche et l'acquisition de leurs proies, distribuées de façon hétérogène sous forme de patches éphémères difficilement prévisibles. Cette étude a permis de mieux comprendre le comportement des juvéniles dans le contexte environnemental spécifique de l'île Europa. En revanche, la **plasticité** du comportement de recherche alimentaire des **juvéniles** dans des **environnements différents** n'a jamais été étudiée. Dans le Chapitre 4.2, nous avons vu que le comportement de recherche alimentaire des **adultes** variait considérablement **entre les colonies**. On peut alors se demander si les juvéniles, à un même stade de croissance, se comportent de façon similaire dans des colonies différentes, ou si certaines caractéristiques sont spécifiques à un site par exemple.

Afin de répondre à cette question, les **premiers vols en mer** des juvéniles de fous à pieds rouges ont été suivis dans **3 colonies** éloignées à des milliers de kilomètres : Europa (Océan Indien occidental), Genovesa (Océan Pacifique Est) et Surprise (Océan Pacifique Ouest). D'après les observations sur le terrain (morphologie et comportement), tous les juvéniles semblaient être suivis pendant les premiers jours/semaines après leur envol. Dans

l'impossibilité de connaître la date précise de l'envol, le comportement a été comparé entre les colonies dans l'hypothèse que tous les juvéniles étaient à un stade post-envol similaire. Les juvéniles, mais également quelques individus adultes, étaient **pesés, mesurés** (longueur des ailes, hauteur et épaisseur du bec) et équipés d'une balise GPS. Lors de la récupération du GPS, les oiseaux étaient de nouveau pesés. La **durée**, la **distance totale** parcourue et la **distance maximale** à la colonie ont été calculées pour chaque trajet. Un des 4 comportements déterminés par l'algorithme **EMbC** (Garriga et al. 2016) était assigné à chaque position GPS selon ses valeurs de vitesse et de sinuosité : **repos** (0 à 4 km.h⁻¹ et 0 à 0,32 radians), **recherche intensive** (0 à 9 km.h⁻¹ et 0,32 à 3,14 radians), **transit** (4 à 90 km.h⁻¹ et 0 à 0,3 radians) ou **recherche extensive** (9 à 90 km.h⁻¹ et 0,3 à 3,14 radians). Chaque **zone ARS** était définie par une succession de positions en recherche intensive. La **fréquence** des zones ARS, leur **durée**, la **distance parcourue** au sein de ces zones et la **distance maximale** à laquelle les zones ARS se trouvaient ont ainsi pu être calculées. Enfin, la présence d'**associations** avec d'autres individus a également été examinée tout au long des trajets.

3.2. Résultats

La **masse** des juvéniles lors du déploiement et de la récupération du GPS étaient significativement différentes entre les sites (LM: $F = 5,14$, $p = 0,007$ et $F = 4,06$, $p = 0,019$ respectivement, Fig. 4.12). La **longueur** et l'**épaisseur du bec**, ainsi que la longueur des ailes étaient **très différentes** selon les sites (LM: $F = 49,0$, $40,3$, $18,1$, $p < 0,001$ pour les 3 variables). Genovesa montrait les valeurs les plus élevées pour toutes les mesures. Les adultes montraient une masse au déploiement du GPS significativement plus élevée, mais une masse à la récupération qui ne différait pas avec celle des juvéniles (LM: $F = 8,1$, $p = 0,005$ et $F = 1,3$, $p = 0,3$ respectivement). Les juvéniles possédaient un bec sensiblement plus petit (en longueur et en hauteur) par rapport aux adultes (LM: $F = 19,6$, $28,9$, $p < 0,001$ pour les 2 variables, Fig.). En revanche, la longueur des ailes n'était pas statistiquement différente entre les adultes et les juvéniles (LM: $F = 0,6$, $p = 0,50$). Les juvéniles étaient morphologiquement plus similaires aux adultes de leur colonie plutôt qu'aux juvéniles des autres colonies. Fondamentalement, la **variabilité** des mensurations était **plus importante entre les sites** qu'entre les classes d'âges.

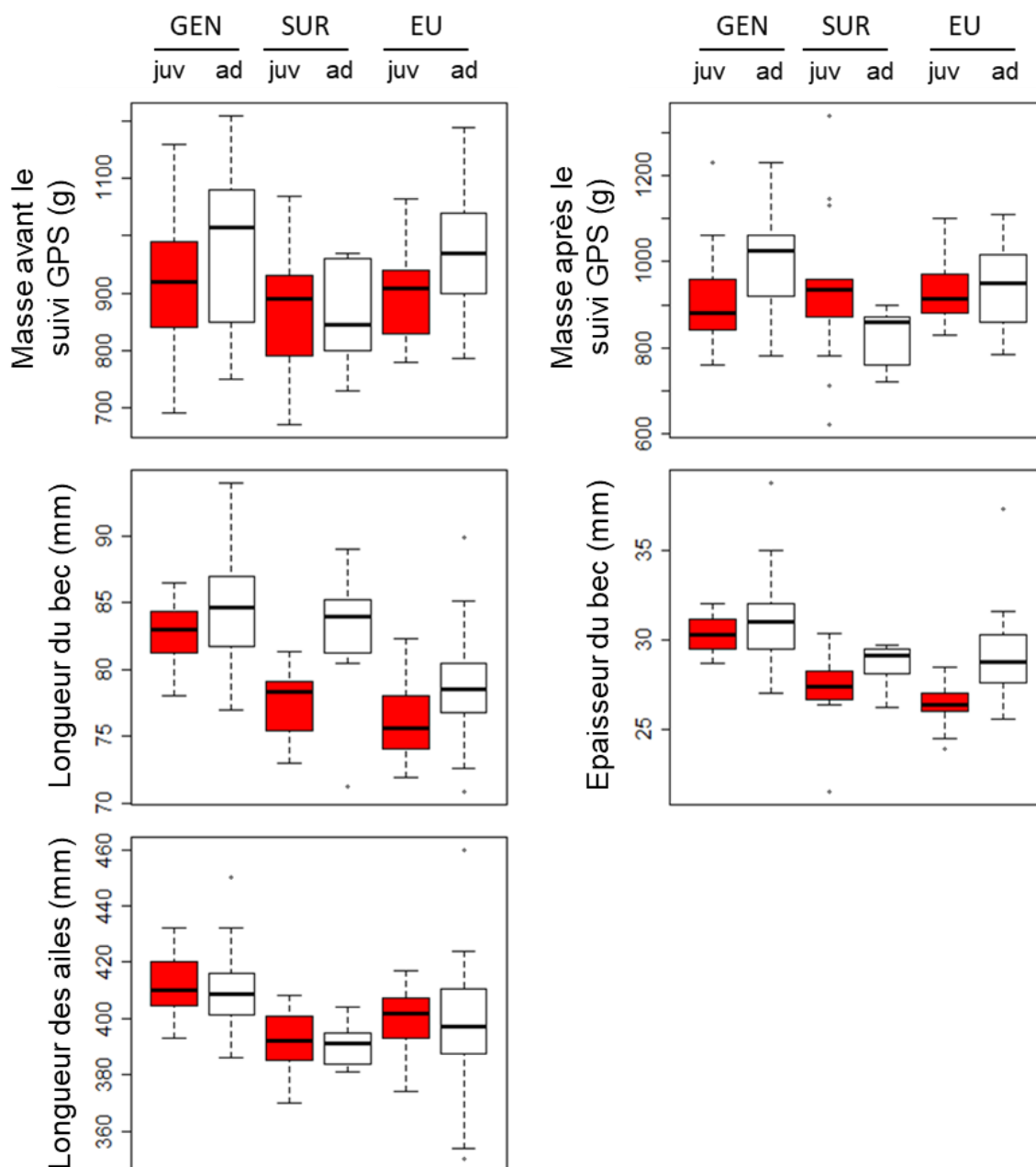


Figure 4.12. Masse lors du déploiement puis de la récupération du GPS, longueur du bec , épaisseur du bec et longueur des ailes des juvéniles (en rouge) et des adultes (en blanc) de Genovesa, Surprise et Europa.

La répartition des trajets des **adultes** et des **juvéniles** autour de la colonie étaient **considérablement différente** pour les 3 sites étudiés (Fig. 4.13). Dans tous les sites, les adultes atteignaient des distances considérablement plus élevées que les juvéniles, qui restaient relativement proches de la colonie. A Genovesa, la différence de rayon de prospection entre les adultes et les juvéniles était particulièrement marqué ($203,4 \pm 125,1$ km pour les adultes et $3,6 \pm 3,1$ km pour les juvéniles, Fig.4.13 et Fig. 4.14).

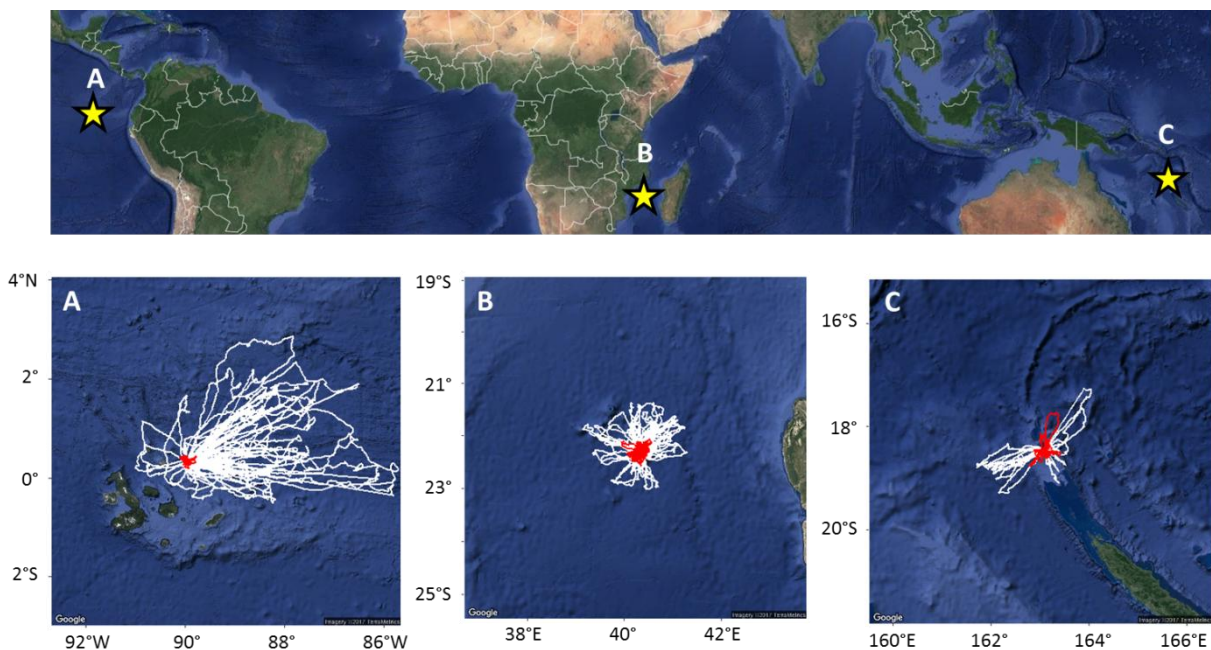


Figure 4.13. Répartition des trajets en mer des adultes (en blanc) et des juvéniles (en rouge) équipés de GPS à : A) Genovesa, B) Europa, C) Surprise. Les 3 agrandissements sont à la même échelle.

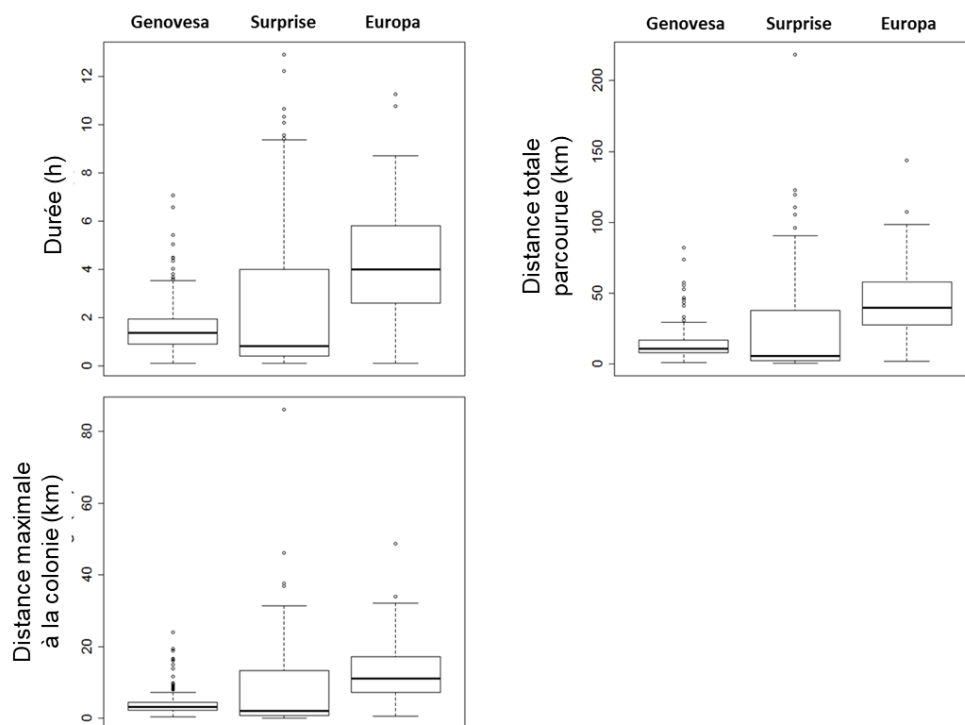


Figure 4.14. Durée, distance totale parcourue et distance maximale à la colonie des trajets en mer effectués par les juvéniles à Genovesa, Surprise et Europa.

Les juvéniles à Europa effectuaient des voyages plus longs (en durée et en distance) qu'à Genovesa et Surprise (Fig. 4.14). A Surprise, les juvéniles effectuaient des voyages globalement plus courts que ceux de Genovesa mais présentaient une plus grande diversité dans la durée de leurs trajets.

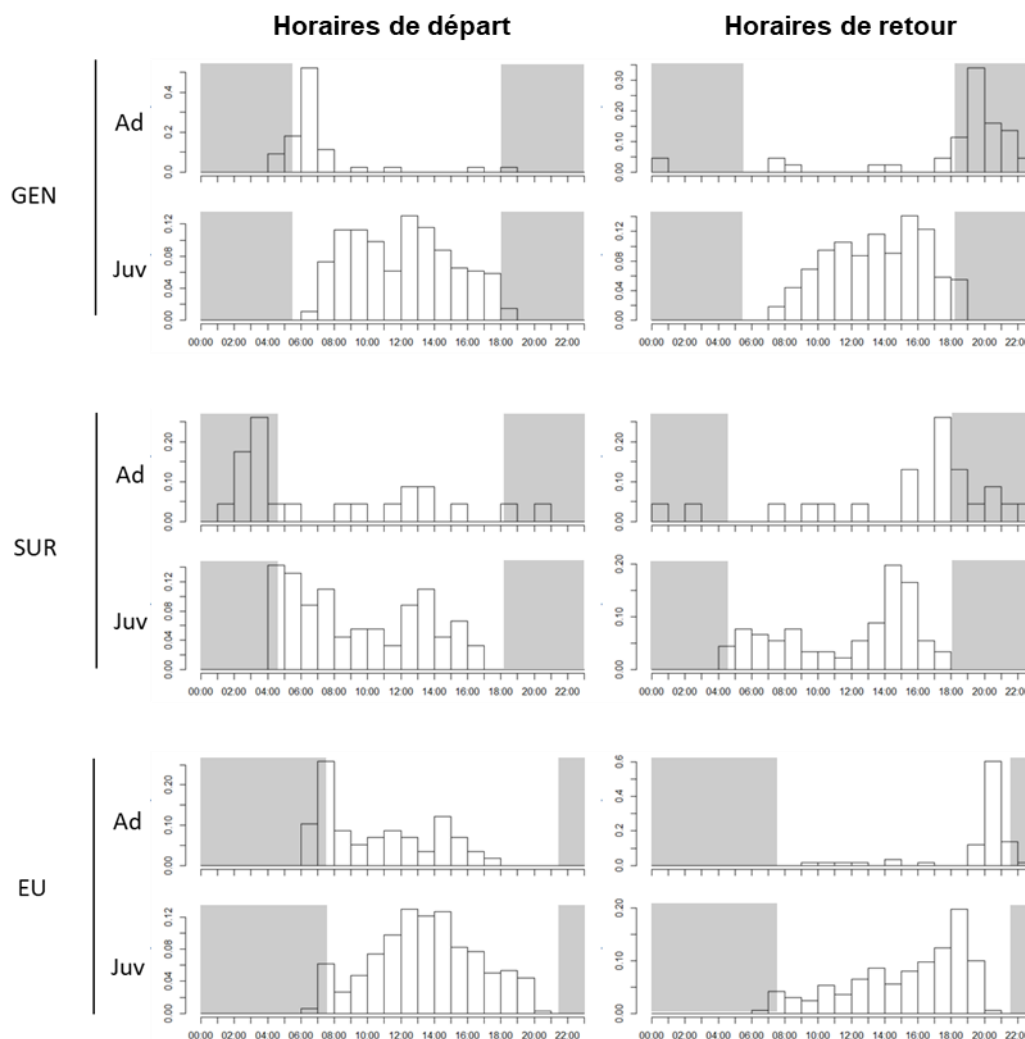


Figure 4.15. Horaires de départ (à gauche) et de retour (à droite) des adultes et des juvéniles de Genovesa, Europa et Surprise. La période entre le crépuscule et l'aube est indiquée en gris.

De façon générale, les juvéniles des 3 sites quittaient la colonie **plus tard que les adultes** et évitaient de partir ou de revenir pendant la nuit (Fig. 4.15). Les adultes quittaient majoritairement l'île au lever du soleil pour y revenir au coucher du soleil, dans des fenêtres de temps plus étroites que celles des juvéniles. La distribution des **horaires de départ** et de **retour** des juvéniles **variaient** en fonction du site. À Genovesa, les départs et les retours des

juvéniles étaient répartis tout au long de la journée, avec un peu plus de retours en milieu d'après-midi. Les juvéniles de Surprise quittaient un peu plus souvent la colonie tôt le matin, tandis qu'à Europa, la plupart des départs avaient lieu eu milieu de journée. Les juvéniles de Surprise et d'Europa revenaient majoritairement en fin d'après-midi.

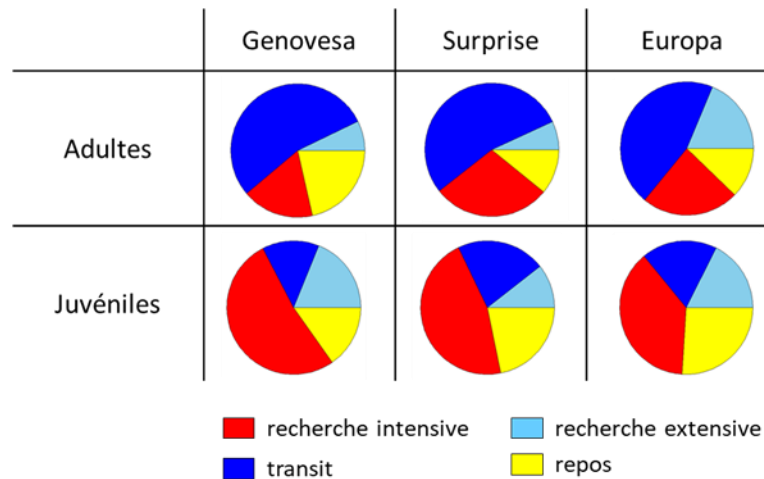


Figure 4.16. Proportions moyennes des 4 comportements identifiés le long des trajets durant la journée d'après l'analyse EMBc en fonction de l'âge des individus (adulte, juvénile) et de la colonie (Genovesa, Surprise, Europa).

La **distribution relative des comportements** était plus proche entre classes d'âge qu'entre sites (Fig. 4.16). Les adultes étaient en transit environ 45 % du trajet tandis que les juvéniles étaient en recherche intensive de proies pendant 38 % de leur trajets.

La **fréquence des zones ARS** (i.e. le nombre de zones ARS par heure, Fig. 4.17 et Tableau 4.5) différait significativement selon classe d'âge (LMM : $\chi^2 = 28,4$, $p < 0,001$) mais pas entre les sites (LMM : $\chi^2 = 0,6$, $p = 0,73$), et montrait une interaction légèrement significative (LMM : $\chi^2 = 7,5$, $p = 0,02$). Les trajets des adultes des 3 sites contenaient le plus souvent moins d'une zone ARS par heure. Les trajets sans comportement en ARS étaient rares chez les adultes et les juvéniles d'Europa mais plus fréquents chez les juvéniles de Genovesa et d'autant plus chez les juvéniles de Surprise. En revanche, les trajets qui contenaient des zones ARS montraient des fréquences plus élevées que les adultes, souvent supérieures à une zone ARS par heure.

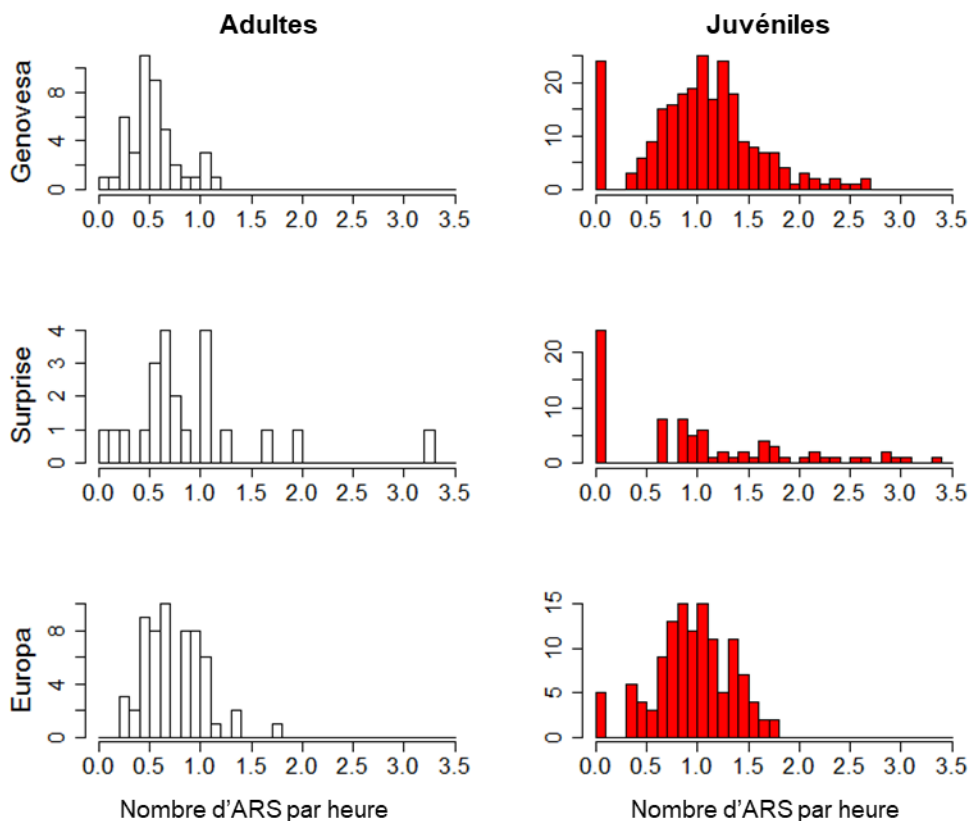


Figure 4.17. Distributions de la fréquence (nb.h⁻¹) des ARS des juvéniles (en rouge) et des adultes (en blanc) de fous de Genova, Surprise et Europa.

La **durée des ARS** était similaire dans les 3 sites (LMM : $\chi^2 = 3,7$, $p = 0,16$) mais différait entre les classes d'âge (LMM : $\chi^2 = 24,27$, $p < 0,001$), avec des valeurs plus élevées pour les juvéniles (Fig. 4.18 et Tableau 4.6). Les ARS des adultes et des juvéniles duraient respectivement 15 ± 9 min et 26 ± 20 min. À l'inverse, la **surface des ARS** était similaire entre classes d'âge (LMM : $\chi^2 = 2,05$, $p < 0,15$) mais différait entre les sites (LMM : $\chi^2 = 13,5$, $p = 0,001$). La surface des ARS était supérieure à Europa ($0,56 \pm 1$ km²) par rapport à Genova ($0,33 \pm 0,5$ km²) et Surprise ($0,35 \pm 0,5$ km²).

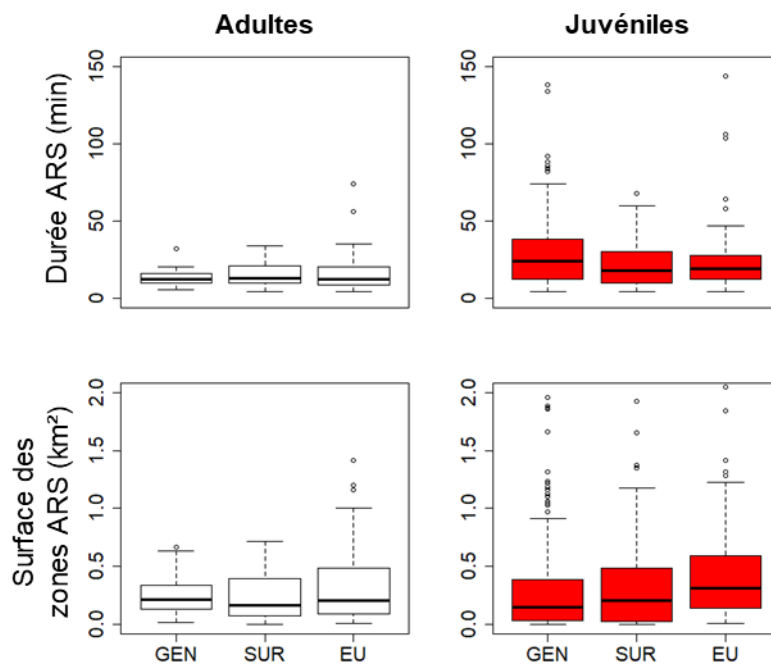


Figure 4.18. Durée et surface moyennes des ARS des juvéniles (en rouge) et des adultes (en blanc) de Genova, Surprise et Europa. Les surfaces supérieures à 2 km² (environ 2,8 % des données) ne sont pas représentées pour des raisons graphiques.

Tableau 4.6. Fréquence, durée et surface des ARS des juvéniles et des adultes de Genova, Surprise et Europa.

		Fréquence des ARS (nb/h)	Durée des ARS (h)	Surface des ARS (km ²)
Adultes	Genovesa	0,5 ± 0,2	13,1 ± 4,8	0,25 ± 0,16
	Surprise	0,9 ± 0,7	15,7 ± 8,6	0,33 ± 0,52
	Europa	0,7 ± 0,3	15,9 ± 12	0,46 ± 0,76
Juvéniles	Genovesa	1,0 ± 0,5	28,3 ± 21,8	0,34 ± 0,54
	Surprise	1,0 ± 0,9	21,1 ± 15,4	0,36 ± 0,46
	Europa	1,0 ± 0,4	23,4 ± 19,2	0,61 ± 1,05

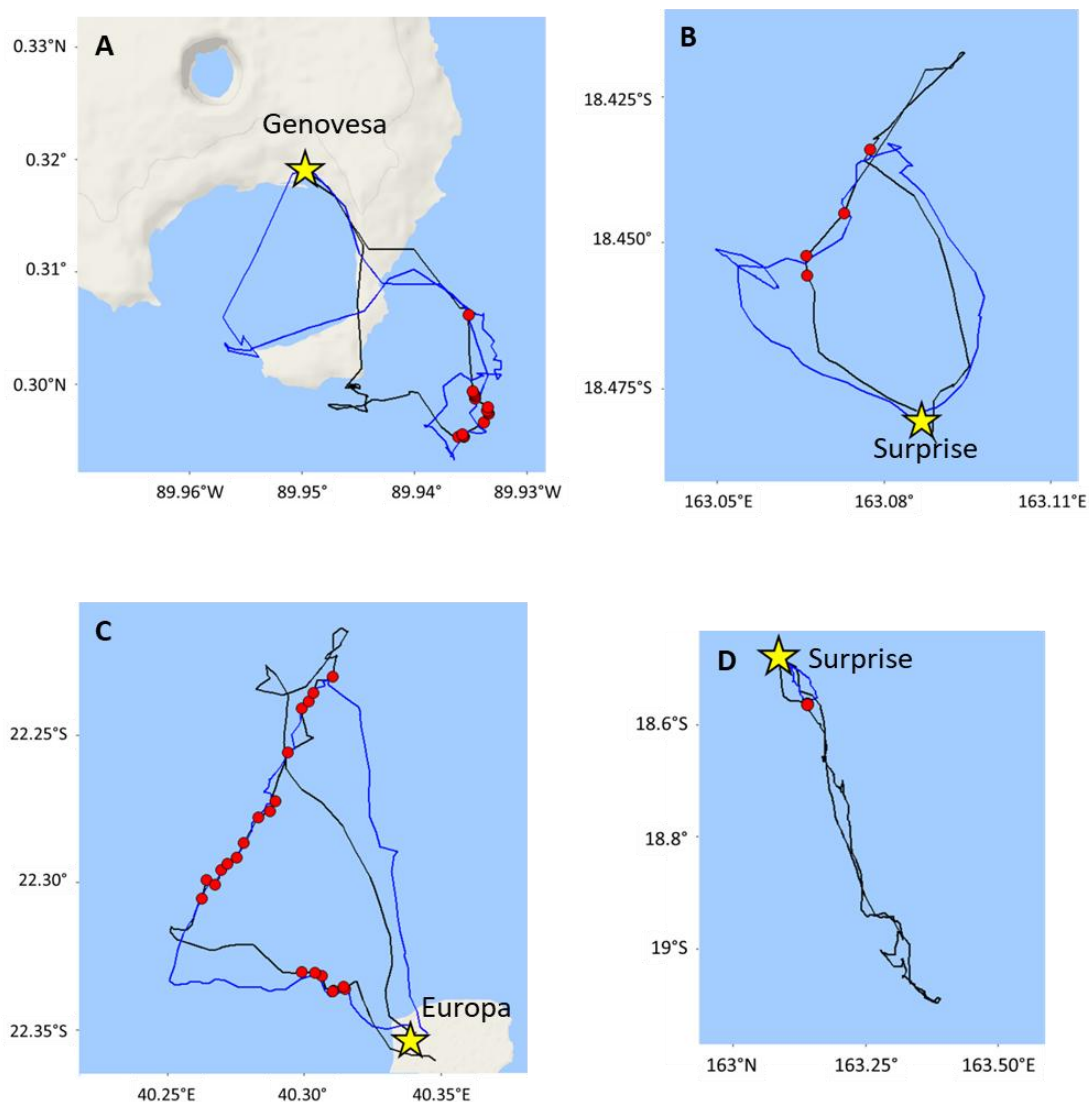


Figure 4.19. Exemples d’associations entre juvéniles de la colonie de A) Genovaesa, B) Surprise, B) Europa ; D) Seul exemple d’association entre un adulte et un juvénile à Surprise.

Les **associations entre juvéniles** étaient fréquentes (Fig. 4.19A,B,C) et observées dans respectivement 57 %, 49 % et 21 % des trajets collectés à Europa, Genovaesa et Surprise (Tableau 4.7). A Europa, les juvéniles s’associaient avec 1 ou 2 autres juvéniles le long d’un même trajet dans plus de 60 % des cas et avec 3 autres oiseaux dans plus de 15 % des cas. A Genovaesa et Surprise, les juvéniles s’associaient avec un seul autre individu dans plus de 70 % des cas. Peu d’observations entre adultes ont été identifiées à Europa (4 trajets sur 58) et Surprise (1 trajet sur 22). Les associations entre adultes semblaient plus fréquentes à Genovaesa (9 trajets sur 44). Sur l’ensemble des données, une seule association apparaissait entre un adulte et un juvénile à Surprise (Fig. 4.19D).

Tableau 4.7. Description des associations observées entre les juvéniles de Genovesa, Surprise et Europa. n_{ind} = nombre d'individus ; n_{traj} = nombre de trajets

	Proportion de trajets comprenant des associations	Proportions de positions associées au sein d'un trajet	Nombre d'individus maximum associés dans un trajet
Genovesa ($n_{ind} = 18, n_{traj} = 278$)	0,42	$0,11 \pm 0,09$	5
Surprise ($n_{ind} = 10, n_{traj} = 95$)	0,21	$0,07 \pm 0,05$	2
Europa ($n_{ind} = 21, n_{traj} = 134$)	0,57	$0,14 \pm 0,13$	9

3.3. Discussion

D'après leur plumage et leur comportement observés sur le terrain, les juvéniles des trois sites de reproduction ont tous été suivis quelques jours/semaines après leur premier vol. D'après cette hypothèse, les **différences de comportement** observées **en fonction du site** seraient probablement liées aux **conditions environnementales** et aux **soins dispensés par les parents**. Au cours de la période de soins post-envol, les parents augmentent progressivement la quantité de nourriture rapportée à leur juvénile (Guo et al. 2010), dont les besoins sont croissants. Plus tard, les parents pourraient ensuite diminuer progressivement cette quantité jusqu'à ce qu'elle devienne insuffisantes pour le juvénile, ce qui pourrait le pousser à effectuer des trajets en mer pour se nourrir par lui-même. La durée de la période de soins post-envol des fous à pieds rouges est généralement estimée entre 90 et 180 jours (Nelson 1969, Diamond 1974, Guo et al. 2010). Alors que les juvéniles semblent devenir indépendants au bout de 90 jours au Galápagos (Nelson 1978) et 118 jours à l'archipel de Xisha dans la mer de Chine (Guo et al. 2010), aucun juvénile à Aldabra ne semblait être encore nourri 1 mois après leur envol (Diamond 1974). La **durée** de la **période post-envol** semble donc **fluctuer** en fonction de la colonie. Cette fluctuation pourrait s'expliquer par une durée d'apprentissage nécessaire plus ou moins longue selon les sites, probablement liée à la difficulté à rechercher et acquérir la ressource efficacement dans les différents habitats.

Les trois colonies étudiées étant situées dans des îles éloignées à des centaines ou milliers de kilomètres les unes des autres qui présentaient **différents contextes environnementaux**. Les différences observées entre sites au niveau du comportement de recherche alimentaire des adultes ont été étudiées et discutées plus en détail précédemment (cf. Chapitre 4.2). Brièvement, cette **plasticité inter-colonie** pouvait refléter des adaptations aux **contraintes environnementales locales**, tel que le contexte océanographique ou la compétition intra- et interspécifique. En revanche, la **structure des trajets** des adultes semble être un trait **commun** à l'espèce : dans tous les sites, les trajectoires au départ et au retour de la colonie étaient relativement rectilignes avec une vitesse soutenue (comportement de transit) et plus lentes et sinueuses dans la partie distale du trajet (comportement en ARS) (Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005, Mendez et al. 2017). Les adultes étaient le plus souvent en transit (~ 50 % du trajet) et atteignaient de ce fait des distances à la colonie relativement élevées.

Les **juvéniles** effectuaient des trajets dans une zone considérablement **plus proche de la colonie** par rapport aux adultes. Marchetti & Price (1989) avaient émis l'hypothèse que les jeunes oiseaux pouvaient être limités par leur développement et donc potentiellement ne pas posséder la capacité physique d'effectuer de longs vols. Les pesées effectuées lors du déploiement et de la récupération du GPS montraient que la **masse** d'un même individu était **fortement variable** au cours du temps. Lors du déploiement du GPS, les adultes et les juvéniles montraient des différences de masse significatives alors que ce n'était plus le cas pour la pesée effectuée lors de la récupération du GPS. Les juvéniles possédaient un **bec** légèrement plus petit (en hauteur et en longueur) que celui des adultes, indiquant que leur développement n'était pas terminé. En revanche, les juvéniles possédaient des **ailles** légèrement **plus longues** que celles des adultes. Cette particularité, qui se retrouve également chez l'albatros hurleurs (*Diomedea exulans*, Weimerskirch et al. 2000), peut être interprétée comme une adaptation aux différentes zones exploitées par les adultes et les juvéniles (Weimerskirch et al. 2000, 2014, Shaffer et al. 2001). Chez les fous à pieds rouges, les adultes et les juvéniles évoluaient dans des environnements similaires. Les courts déplacements effectués par les juvéniles pourraient alors être les conséquences d'une mauvaise capacité à voler et du manque d'expérience à rechercher leurs proies (Yoda et al. 2004, Daunt et al. 2007). Le suivi par caméras embarquées sur des juvéniles de fous bruns (*Sula leucogaster*) montraient qu'ils étaient sensibles aux vents de forte intensité, qui pouvaient induire une mauvaise stabilité lors du vol (Yamamoto et al. 2017). Des ailes de plus grandes dimensions pourrait alors conférer un **avantage** aux juvéniles en terme de **configuration de vol**.

Dans les trois colonies, les juvéniles adoptaient des **comportements similaires** lors de leurs trajets en mer. En proportion, les **juvéniles** étaient plus souvent dans un **comportement de recherche alimentaire** (intensif et extensif) tandis que les **adultes** étaient plus souvent en **transit**. Le comportement de recherche intensive, identifié par une trajectoire lente et sinueuse, était prédominant (~ 40% du trajet). Les juvéniles montraient un plus grand nombre de **zones ARS** par heure par rapport aux adultes, avec des durées en moyenne plus longue. Les juvéniles semblaient donc compenser leur **manque d'expérience** par un temps plus important à **rechercher leurs proies**, et probablement un plus grand nombre de tentative de captures (Porter & Sealy 1982). Les fous à pieds rouges se nourrissent principalement de poissons volants et de calmars volants capturés à la surface ou juste en dessous de la surface de l'eau (Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al. 2005). Comme la plupart des oiseaux marins tropicaux, ils peuvent **s'associer avec des prédateurs de subsurface** comme les thons et les dauphins, qui rapprochent leurs proies de la surface de l'eau (Au & Pitman 1986, Thiebot & Weimerskirch 2013). La surface des zones ARS ne différait pas entre les juvéniles et les adultes, suggérant que tous les individus s'alimentaient sur des patchs de proies de **taille équivalente**. Les autres espèces de fous tropicaux ainsi que les frégates, qui se nourrissent de proies similaires, présentent également **une phase de transition post-envol particulièrement longue** (Nelson 1967, Burger 1980, Yoda et al. 2004, Castillo-Guerrero & Mellink 2006b). Cette longue période de soins portés par les parents entre l'envol et l'indépendance du juvénile semble donc être une **adaptation spécifique au milieu marin tropical**, nécessaire pour acquérir des compétences probablement complexes.

Le **transfert social d'information** est une stratégie parfois observée au sein du processus d'apprentissage d'individus juvéniles, au travers d'interactions avec des congénères (Hatch & Lefebvre 1997, Laland & Williams 1997 97, Mazur & Seher 2008, Kitowski 2009). Les juvéniles de fous à pieds rouges des 3 colonies étudiées s'associaient fréquemment à d'autres juvéniles au cours de leurs trajets en mer. En considérant les tailles d'échantillons limitées de chaque population, ces résultats révèlent que les **associations entre juvéniles** pendant la période post-envol représente une **stratégie communément utilisée à l'échelle de l'espèce**. Ainsi, les juvéniles peuvent se joindre à d'autres individus qui sont déjà en train de se nourrir et qui indiquent ainsi la présence directe de proies. Des séquences récoltées grâce à des caméras emportées ont pu ainsi montrer des juvéniles de fous bruns qui suivaient volontairement d'autres congénères (Yoda et al. 2011). Cette stratégie peut en effet permettre d'améliorer directement le succès d'alimentation des juvéniles. En revanche, les fous à pieds rouges juvéniles semblaient rarement s'associer en

mer à des adultes expérimentés (un seul exemple dans cette étude). Si la recherche et la capture de proies accompagnée d'adultes semble être une stratégie efficace pour apprendre à rechercher et trouver des zones favorables (Kitowski 2009), cela ne semble pas intéressant dans le cas des fous à pieds rouges. En effet, les fous à pieds rouges adultes concentraient leur effort de recherche alimentaire à des distances inaccessibles pour les juvéniles.

Les individus des Galápagos étaient globalement **plus grands** que ceux d'Europa et de Nouvelle-Calédonie. Nelson (1978) proposait que la forme relativement grande observée aux Galápagos pouvait être le résultat d'une adaptation à un **environnement particulièrement pauvre**, qui permettrait alors à la femelle de produire de plus gros œufs. La différence de qualité de l'environnement selon les sites est en effet connue pour pouvoir entraîner des divergences évolutives dans la taille des œufs. La sélection naturelle favoriserait les œufs ou les nouveau-nés les plus gros dans les environnements de mauvaise qualité (Fox 2000, Bashey 2006, Rollinson & Hutchings 2013). Les eaux oligotrophes des latitudes tropicales sont globalement peu productives et abritent des ressources réparties de manière hétérogène (Longhurst & Pauly 1987, Ballance et al. 1997, Weimerskirch 2007). Même si la concentration moyenne en chlorophylle était globalement plus élevée autour de Genovesa (dans les Galápagos) qu'à Europa (dans le canal du Mozambique), les fous à pieds rouges des Galápagos exploitaient une surface autour de la colonie environ 6 fois supérieure à celle d'Europa (cf. [Chapitre 4.2](#), Mendez et al. 2017). Cette différence de taille pourrait être le résultat de la **sélection** des plus grands individus, qui peuvent atteindre des distances considérables à moindre coûts énergétiques.

CHAPITRE 5. DISCUSSION GENERALE



1. Synthèse des résultats

L'originalité de ce travail de thèse était d'étudier la **flexibilité du comportement de recherche alimentaire chez un oiseau marin pélagique**, le fou à pieds rouges.

La flexibilité du comportement de recherche alimentaire a pu être examinée à la fois selon des **facteurs intrinsèques** à l'espèce (= relatifs à son cycle de vie), et des **facteurs extrinsèques** (= en lien avec son habitat). Ainsi, certaines des études ont été conduites au sein d'une même colonie tandis que d'autres ont été menées dans des colonies différentes, se trouvant à plusieurs centaines et milliers de kilomètres les unes des autres.

1.1. Plasticité du comportement selon le stade de reproduction

Les trajets des adultes de fous à pieds rouges d'Europa étaient plus courts (en durée et en distance) pendant l'élevage du poussin, plus longs pendant la période post-envol du juvénile et intermédiaires pendant l'incubation. Cette plasticité des trajets en mer en fonction du stade de reproduction se retrouve chez la plupart des oiseaux marins océaniques (Schreiber & Burger 2001). La flexibilité de la durée des trajets est une réponse aux besoins énergétiques des parents et du poussin, qui varie en fonction du stade de reproduction (Ricklefs 1983, Costa 1991, Ydenberg 1994). Les trajets sont généralement **plus courts pendant l'élevage du poussin**, connu pour être la période la plus contraignante d'un point de vue énergétique (Ricklefs 1983, Salamolard & Weimerskirch 1993). En effet, les fréquents allers-retours entre le nid et les zones d'alimentation limitent considérablement la durée des trajets en mer. A l'inverse, les trajets sont généralement **plus longs pendant la période d'incubation**, où l'adulte couve l'œuf en alternance avec son partenaire (Ricklefs 1983), et la **période de transition** entre le premier envol du poussin et son indépendance totale, qui nécessite un apport de nourriture adéquat aux besoins croissants du juvénile. L'augmentation de la durée des trajets, corrélée à une diminution de la fréquence de nourrissage au nid, est probablement compatible avec le succès de l'élevage grâce aux premiers nourrissages effectués par le poussin en autonomie.

1.2. Plasticité du comportement selon la variabilité environnementale annuelle

Pour un stade donné de reproduction, la durée et le rayon de prospection des trajets peuvent également varier en fonction des fluctuations interannuelles de la disponibilité des proies (Weimerskirch et al. 2001, Deguchi et al. 2010, Bost et al. 2015). Ainsi les fous à pieds

rouges d'Europa ont réalisé des trajets en mer considérablement **plus longs en 2011** et semblaient utiliser une **stratégie** dite "**bimodale**" en alternant avec des trajets plus courts. De plus, les individus recherchaient leurs proies dans des **zones ARS de plus grande taille**. L'année 2011 se caractérisait par une **diminution de la productivité** du Canal de Mozambique, avec un pic de chlorophylle moins marqué et une activité tourbillonnaire réduite. Ces conditions **défavorables** auraient ainsi pu pousser les individus à consacrer plus de temps à rechercher leurs proies dans des zones particulièrement **éloignées** de la colonie. Une fréquence de nourrissage considérablement réduite aurait pu ainsi entraîner un moins bon succès reproducteur, de par la croissance ralentie du poussin.

Une telle **variabilité interannuelle** du comportement de recherche alimentaire se retrouve chez de nombreuses espèces d'oiseaux marins. Certaines espèces démontrent une certaine souplesse dans leurs stratégies d'alimentation afin de suivre leurs habitats préférentiels (Kappes et al. 2010). Certaines années, les ressources peuvent être **moins abondantes ou plus éloignées**, et les oiseaux peuvent en conséquence passer plus de temps en mer ou se rendre plus loin pour essayer de compenser le déficit énergétique (Burger & Piatt 1990, Litzow & Piatt 2003). Cependant, cet ajustement du comportement de recherche alimentaire à la variabilité climatique peut entraîner d'importantes **répercussions énergétiques**, et donc des **conséquences reproductives**. Si certaines espèces, comme le Guillemot de Troïl (*Uria aalge*), étaient capables de conserver un bon succès reproducteur face à des variations interannuelles de l'abondance de leurs proies (Burger & Piatt 1990), des déclinés similaires pouvaient entraîner un échec total de la reproduction chez d'autres espèces comme la sterne arctique (*Sterna paradisaea*) et la mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*), en dépit de l'augmentation de leur effort de recherche alimentaire (Monaghan 1992, Hamer et al. 1993).

Précédemment décrite chez les fous à pieds rouges de l'atoll de Palmyra (Young et al. 2010), l'**alternance** entre des **trajets courts et longs** n'était observée qu'en 2011 à Europa. Cette stratégie est fréquemment observée chez plusieurs espèces d'oiseaux marins lors de l'approvisionnement du poussin (Chaurand & Weimerskirch 1994, Weimerskirch et al. 1997, Jakubas et al. 2014), dont des espèces tropicales (Weimerskirch et al. 2008, Sommerfeld & Hennicke 2010, Sommerfeld et al. 2015). Les trajets **courts** seraient principalement destinés au **nourrissage du poussin**, tandis que les trajets plus **longs** permettraient à l'adulte de refaire **ses propres réserves**. Cette stratégie semble être particulièrement adaptée à des environnements **pauvres en ressources** (Weimerskirch et al. 1993). A Europa, il semblerait que cette stratégie soit utilisée uniquement qu'en cas de

conditions défavorables, comme pour le l'albatros à bec jaune (*Thalassarche chlororhynchos*) (Pinaud et al. 2005) et le puffin cendré (*Calonectris borealis*) (Granadeiro et al. 1998).

1.3. Plasticité du comportement inter-colonie

La plasticité du comportement de recherche alimentaire a également été étudiée à l'échelle spatiale en comparant plusieurs colonies. Cette approche a permis de mieux comprendre l'influence de l'habitat et de distinguer les traits comportementaux caractéristiques de l'espèce (= communs à toutes les colonies) des adaptations locales (= spécifiques à chaque colonie). Afin de supprimer la part de variabilité liée aux facteurs intrinsèques, les adultes ont été étudiés pendant un même stade de reproduction et séparément des juvéniles.

1.3.1. Plasticité des adultes

La durée et le rayon de prospection des trajets des adultes de fous à pieds rouges variaient considérablement selon les colonies. Alors qu'à Europa les oiseaux effectuaient des trajets relativement courts et strictement diurnes, les oiseaux de Genovesa et de Christmas effectuaient des trajets beaucoup plus longs qui pouvaient inclure jusqu'à 4 à 5 nuits passées en mer. La durée des trajets des adultes de Walpole et Chesterfield étaient intermédiaires. Au cours de la journée, la proportion des différents comportements adoptés le long des trajets (repos, transit, recherche intensive, recherche extensive) était similaire pour toutes les colonies. Pendant la nuit, les oiseaux étaient le plus souvent posés sur l'eau et se laissaient dériver avec les courants de surface. Tous les oiseaux exploraient des eaux océaniques profondes et concentraient leur effort de recherche alimentaire au sein de zones ARS, dont la taille et la durée étaient très variables dans tous les sites. La concentration en chlorophylle était variable selon les sites et contrairement à ce que l'on pouvait attendre, les oiseaux ne semblaient pas cibler des zones particulièrement productives, ni des structures bathymétriques précises. La plasticité du comportement observée entre les populations semblait être liée à d'autres facteurs extrinsèques comme la compétition intraspécifique et interspécifique. Ainsi, la petite population qui niche à Europa en l'absence d'autres espèces de fous utilisait une zone de recherche alimentaire relativement limitée tout autour de l'île. A l'inverse, Genovesa abritait une autre espèce de fou tropical et une très grande colonie de fous à pieds rouges, dont la zone de recherche alimentaire était considérablement plus large et orientée vers les eaux océaniques à l'est de l'île, à l'opposé de la direction des autres îles de l'archipel. Le partage des ressources, par la diminution du chevauchement des zones

d'alimentation, pourrait expliquer en partie les **différences de surface des zones d'alimentation** observées entre les colonies.

Ces résultats montraient en particulier **l'extrême plasticité** des trajets d'une même espèce, dont la durée pouvait varier de quelques heures à plusieurs jours en fonction des conditions locales. Certaines caractéristiques comme la structure des trajets et la manière de rechercher et acquérir leurs proies restaient toutefois identiques, **typiques** de l'espèce. Un certain nombre d'études se sont intéressées à la variabilité du comportement de recherche alimentaire **d'une même espèce** dans des **zones éloignées**, par exemple chez le fou du Cap (*Morus capensis*) (Grémillet et al. 2004), le pétrel de Cook (*Pterodroma cooki*) (Rayner et al. 2008), le gorfou sauteur (*Eudyptes moseleyi* et *E. filholi*) (Tremblay & Cherel 2003), l'albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophris*) (Wakefield et al. 2011), le manchot papou (*Pygoscelis papua*) (Lescroël & Bost 2005) et le fou de Bassan (*Morus bassanus*) (Wakefield et al. 2013). L'albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophrys*), étudié sur toute son aire de distribution dans l'Océan Austral, est par exemple spécialisé dans l'exploitation de zones néritiques (i.e. des eaux de moins de 200 m de profondeur allant jusqu'au bord du plateau continental), mais montrait également des préférences d'habitat différentes selon les populations (Wakefield et al. 2011).

1.3.2. Le cas des juvéniles

Cette étude est la première à explorer les **différences inter-colonies** du **comportement des juvéniles** d'une même espèce d'oiseau marin, au début de la période de soins post-envol. Les **premiers trajets des juvéniles**, peu de temps après leur envol, étaient **structurés de façon similaire** dans les 3 colonies étudiées et reflétaient un **comportement de recherche intensive prédominant**. Les zones ARS étaient plus fréquentes mais également plus longues que celles des adultes. Les juvéniles semblaient compenser leur **manque d'expérience** en effectuant de courts trajets autour de la colonie dédiés principalement à la recherche de proies. Il se peut également qu'une importante **dépense énergétique** lié au vol en mer les forçait à revenir fréquemment **se reposer à terre**. **L'association entre juvéniles** pendant des portions de leurs trajets, observée dans les 3 sites, semblait être un **trait caractéristique** non flexible, typique de l'espèce.

Les trajets des **juvéniles** étaient plus courts (en durée et en distance) à Genovesa, intermédiaires à Surprise et plus longs à Europa. A l'inverse, les trajets des **adultes** étaient considérablement plus longs à Genovesa, intermédiaires à Surprise et plus courts à Europa. Le rayon de prospection des juvéniles n'était donc **pas proportionnel** à celui des adultes de

la même colonie. Il est possible par exemple que la dépense énergétique liée au déplacement en mer soit particulièrement élevée chez les juvéniles de Genovesa, les poussant à revenir se reposer plus souvent à terre. La **longueur des ailes** des juvéniles était légèrement **supérieure** à celle des adultes, ce qui pouvait leur conférer un avantage en terme de configuration de vol. Les juvéniles étaient morphologiquement plus proches des adultes de leur colonie que des juvéniles des autres colonies. D'autre part, les individus de **Genovesa** étaient globalement **plus grands** que ceux d'Europa et de Surprise. Cette différence de taille pourrait être liée à la sélection d'individus plus grands, capables d'atteindre des **distances considérables** à moindre coûts énergétiques (cf. [Chapitre 4.2](#)). Chez les mammifères, la tendance à augmenter ou à diminuer la **taille du corps** en fonction de la région géographique ou du temps dépend de l'abondance, de la disponibilité et de la taille des ressources ciblées (McNab 2010). Chez l'otarie à fourrure subantarctique (*Arctocephalus tropicalis*), la **taille** de la femelle représente un facteur déterminant de son **succès reproducteur** (Beauplet & Guinet 2007, Authier et al. 2011). Les individus les plus grands peuvent par exemple posséder de meilleures capacités de plongée, atteindre des zones d'alimentation plus rapidement, ou stocker plus de réserves (Beauplet & Guinet 2007). De façon similaire, une légère **différence de taille** chez les oiseaux marins pourrait ainsi entraîner des différences notables dans l'acquisition de la ressource, d'autant plus dans un milieu pauvre en proies, et donc se répercuter sur le **succès reproducteur** (Beauplet & Guinet 2007).

1.4. Evolution du comportement des juvéniles

Lors de leurs premiers vols, les juvéniles de fous à pieds rouges de la colonie d'Europa effectuaient une majorité de **vols à l'intérieur des terres**. Ce comportement pourrait ainsi leur permettre d'améliorer au départ leur **aptitude à voler**. Progressivement, les oiseaux augmentaient le temps passé en mer et réduisaient celui passé au-dessus de l'île. Avant de partir en mer, les juvéniles formaient de **grands groupes** qui quittaient l'île plus tard que les adultes et y revenaient plus tôt afin d'être présents lors du nourrissage par les parents en fin de journée. Le comportement des juvéniles **évoluait au cours du temps**. Les juvéniles partaient de la colonie de plus en **plus souvent seuls** et **augmentaient progressivement le rayon de prospection de leurs trajets** – tout en restant à des distances de la colonie considérablement inférieures à celles des adultes. Les juvéniles semblaient compenser leur manque d'expérience en consacrant un temps particulièrement important à la recherche de leur nourriture. Les juvéniles se déplaçaient en mer **indépendamment de leurs parents** mais **s'associaient fréquemment à d'autres juvéniles** au cours de leurs trajets, en particulier lors

des comportements de recherche en zone restreinte (ARS). Les juvéniles étaient devenus **indépendants** entre 2 suivis visuels menés 80 jours et 155 jours après l'envol, ce qui était cohérent avec les précédentes estimations (Nelson 1969, Diamond 1974, Guo et al. 2010). La période de transition post-envol des juvéniles, particulièrement longue chez le fou à pieds rouges, semble être une **adaptation spécifique caractéristique au milieu tropical**. En effet, l'acquisition de ressources, plus rares et imprévisibles que dans les eaux tempérées ou polaires (Weimerskirch 2007), semble nécessiter le développement de techniques de recherche particulièrement complexes.

Si la **période de soins post-envol** peut durer plus d'un mois chez certaines espèces de sternes, de goélands et de cormorans, elle s'avère particulièrement longue **chez les fous tropicaux** (4 à 6 mois) **et les frégates** (plus de 6 mois) (Diamond 1975, Burger 1980, Guo et al. 2010). La durée de la **période de soins post-envol** des fous à pieds rouges est généralement estimée entre 90 et 180 jours (Nelson 1969, Diamond 1974, Guo et al. 2010 201). Alors que les juvéniles semblent devenir **indépendants** au bout de 90 jours aux îles Galápagos (Nelson 1978) et 118 jours à l'archipel de Xisha (Guo et al. 2010), aucun juvénile à Aldabra ne semblait être encore nourri 1 mois après leur envol (Diamond 1974). La durée de la période post-envol semble donc être très **variable** entre sites de reproduction. Cette variabilité pourrait s'expliquer par une durée d'apprentissage nécessaire plus ou moins longue selon les sites, probablement liée à la difficulté à rechercher et acquérir la ressource efficacement dans les différents habitats et/ou à un taux d'approvisionnement plus faible par les parents.

En revanche, les fous du genre *Morus*, qui évoluent dans des eaux tempérées et polaires, sont indépendants dès leurs premiers vols sans période de transition (Burger 1980). Ces différences semblent être corrélées en partie à la **prévisibilité de la ressource**. Les compétences nécessaires à la recherche et la capture de proies dans les eaux tropicales, où celles-ci sont plus rares et plus dispersées que dans les eaux tempérées et polaires (Longhurst & Pauly 1987), semblent nécessiter un certain temps avant d'être maîtrisées. Chez les frégates, qui possèdent la particularité de ne pas pouvoir entrer dans l'eau ni même se poser à la surface en raison de leur plumage non imperméable, la période soins post-envol est particulièrement longue (de 6 mois à 1 an ; Diamond 1975). En effet, les jeunes individus doivent apprendre à attraper leurs proies à la surface de l'eau et à voler la nourriture d'autres oiseaux marins (comportement de "cleptoparasitisme").

2. Structures communes des trajets

2.1. Trajets des adultes

Le fou à pieds rouges est un **prédateur** dit "**à site central**" dont le comportement illustre bien le **théorème de la valeur marginale** (Charnov 1976, Orians & Pearson 1979) dans un milieu où les proies sont distribuées de façon discontinue sous forme de patchs. En effet, les **différentes activités** d'un individu sont facilement identifiables grâce à des transitions marquées par des **changements des caractéristiques** de la trajectoire. Les individus modulent la vitesse et la sinuosité de leur trajectoire en mer en fonction de leurs principales activités : le **transit**, le **repos** et la **recherche alimentaire** (intensive et extensive).

Les méthodes de **déplacement** et de **recherche de la ressource** étaient globalement **similaires** pour tous les individus. Les adultes se déplaçaient avec une trajectoire globalement **rectiligne** et une **vitesse élevée** au **départ et au retour** de la colonie. Les oiseaux augmentaient leur effort de **recherche alimentaire** au niveau de la partie **distale** du trajet (Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005). Pendant le comportement de **transit**, l'individu survolait des zones qu'il n'utilisait pas pour acquérir sa ressource. La probabilité de **détection de proies** diminue avec la vitesse de déplacement, mais est également relative à l'**altitude** de l'oiseau. D'après Weimerskirch (2005), les fous à pieds rouges se déplacent en moyenne entre 20 à 50 m d'altitude. A cette hauteur, il est possible que les fous puissent détecter uniquement de **grands patchs de proies** ou une **importante activité à la surface** due à la présence d'autres oiseaux et/ou d'autres prédateurs de subsurface. Une fois qu'une zone est détectée, l'oiseau concentre son **effort de recherche alimentaire** en **diminuant sa vitesse** et en **augmentant la sinuosité** de sa trajectoire (comportement en ARS). Durant la journée, les **proportions** des différentes activités le long des trajets des adultes étaient **similaires dans tous les sites**. En moyenne, les adultes étaient en **transit** et en **recherche intensive** de proies **50 %** et **25 %** de leur temps, respectivement. Le reste du temps était partagé entre des phases de **repos** et des phases de **recherche extensive**. Alors que les comportements en **ARS**, au **repos** et en **transit** sont **communément décrits** chez les oiseaux marins (e.g. Paiva et al. 2010, Péron et al. 2013, Ponchon et al. 2017), le comportement de **recherche extensive** (Louzao et al. 2014) a rarement été identifié et discuté. Il se caractérise ici par une trajectoire sinueuse avec une vitesse élevée, qui pourrait refléter un comportement de **prospection entre différents patchs de proies** dans une zone globalement **favorable**. Chez l'albatros hurleur (*Diomedea exulans*), ces portions de trajet avec une vitesse élevée et une faible sinuosité correspondaient au

comportement en **ARS**, tandis que **la recherche intensive** (faible vitesse et sinuosité élevée) correspondait au moment où l'oiseau est posé sur l'eau pour attraper ses proies (Louzao et al. 2014, De Grissac et al. 2016). Il est donc important de bien connaître la biologie de l'espèce au préalable pour interpréter correctement les différents comportements identifiés par l'algorithme EMbC (Garriga et al. 2016).

2.2. Trajets des juvéniles

Les juvéniles présentaient un rayon de prospection nettement **plus limité** autour de la colonie. De ce fait, les juvéniles étaient **rarement en transit** (moins de 15 % du trajet). Les premiers vols des juvéniles, pouvant être potentiellement coûteux en énergie, laissaient présumer une importante proportion de repos. De plus, les juvéniles étant toujours nourris par leurs parents, la pression pour se nourrir activement était relativement faible. Pourtant, les juvéniles n'étaient **pas plus souvent au repos que les adultes** (moins de 15 % du trajet). Au contraire, les juvéniles étaient plus souvent observés en **recherche alimentaire intensive** (environ 40 % du trajet). Le nombre de **zones ARS** par heure et leur durée était plus important que chez les adultes.

Les juvéniles de fous à pieds rouges passaient donc un temps particulièrement élevé à **rechercher et acquérir leurs proies**, probablement pour **compenser un faible succès alimentaire**. Ces portions de trajets pourraient permettre aux juvéniles d'améliorer leurs capacités en **multipliant les tentatives de capture de proies** (Porter & Sealy 1982). Les juvéniles d'autres espèces d'oiseaux marins montrent également un manque d'expérience similaire, comme le cormoran vigua (*Phalacrocorax brasilianus*), dont les juvéniles étaient deux fois plus souvent en recherche intensive que les adultes (Morrison et al. 1978). Quant aux sternes royales, les immatures montraient des fréquences de plongée plus faibles que les adultes, mais recherchaient en revanche leurs proies durant de plus longues périodes pour compenser (Buckley & Buckley 1972). Les juvéniles semblent donc généralement augmenter leur **effort de recherche alimentaire** pour compenser un **faible succès alimentaire**.

2.3. Comportement en ARS

Dans **toutes les colonies** et à **tous stades de vie**, les individus décrivaient un **comportement de recherche en zone restreinte (ARS)** qui leur permettait d'augmenter le temps passé dans une zone d'intérêt. La **fréquence** des zones ARS, leur **durée** et leur **taille**

étaient **très variables** au sein d'un même site et entre individus. En revanche, les gammes de valeurs étaient **les même** pour tous les sites. Cela peut signifier qu'en présence de proies, le fou à pieds rouges adopte une **même stratégie générale** ajustée à la zone exploitée, en fonction de l'abondance et de la distribution des proies. Cette similarité peut être liée au mode d'agrégation et de mobilité de ses proies (i.e. poissons volants et calmars volants) probablement similaire dans toute l'aire de répartition du fou à pieds rouges (Nelson 1978, Harrison et al. 1983, Schreiber et al. 1996, Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005, Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al. 2006).

Les caractéristiques des **zones ARS des juvéniles** étaient comparables à celles des **adultes**. Cette similitude pouvait signifier que les juvéniles et les adultes se nourrissaient sur des **patches de proies** dont la **structure est similaire** et/ou que les juvéniles exploitaient de plus **petits patches** de façon **moins efficace**. En effet, des techniques de pêche **moins efficaces** dues à une habilité limitée pour attraper leur proie par exemple (Burger 1980) **et une pression d'alimentation plus faible** pourraient justifier la plus grande proportion de temps passée en ARS chez les juvéniles, qui sont toujours approvisionnés par leurs parents.

3. Transfert social d'informations

L'existence d'un **transfert d'information** chez les prédateurs à site central comme les oiseaux marins coloniaux, qui exploitent des patches de proies hétérogènes, est un sujet très discuté et à controverses. Si le transfert d'informations entre individus est une thématique explorée depuis des décennies chez les vertébrés (Galef & Giraldeau 2001, Dall et al. 2005), celle-ci s'avère particulièrement **difficile à étudier** chez les oiseaux marins.

3.1. Observations en mer

Les individus peuvent simplement fournir de façon involontaire des informations dites "**publiques**", à travers des signaux ou des indices que d'autres congénères ou espèces peuvent alors détecter et exploiter. Les premières études, menées à partir d'un bateau, ont permis de décrire les phénomènes d'**agrégation** (*local enhancement*), qui se produisent lorsque **plusieurs individus** d'une **même espèce** et/ou **d'espèces différentes** se **regroupent** afin de se nourrir sur un même patch de proies (Hoffman et al. 1981, Wittenberger & Hunt 1985, Harrison et al. 1991, Buckley 1997). D'autres prédateurs marins tels que de **grands poissons pélagiques** et **des mammifères marins** peuvent être également présents. Ces

derniers sont le plus souvent à l'origine de ces agrégations en rapprochant les proies de la surface et les rendent plus **accessibles aux oiseaux marins** (Au & Pitman 1986, Hebshi et al. 2008, Tremblay et al. 2014). Les **groupes de fous à pieds à rouges** en vol sont **très dynamiques**, avec des individus qui quittent et rejoignent des groupes qui se scindent et fusionnent fréquemment (Verner 1965). Dans l'est de l'océan Pacifique tropical, les fous à pieds rouges étaient souvent **observés avec des fous masqués** (*Sula dactylatra*) au sein de même groupes, qui dépendaient principalement de la présence de **thons et de dauphins** (Ballance et al. 1997). A Europa, les fous à pieds rouges étaient souvent **associés aux frégates** du Pacifique (*Fregata minor*) et aux frégates ariel (*Fregata ariel*), qui se nourrissent de proies similaires, en association avec les thons notamment (Jaquemet et al. 2005).

En observant le succès de capture des individus environnants afin d'adapter leur propre comportement (Krebs 1974, Templeton & Giraldeau 1996), les oiseaux regroupés pourraient constituer ainsi des "**assemblages**" (distribution de groupes de différentes densités selon l'échelle considérée) qui fonctionneraient comme des "**centres d'information**" (*information center*) pour la recherche de proies (Ward & Zahavi 1973). Très peu d'études ont réussi à confirmer cette hypothèse. Par exemple, les cormorans de Bougainville (*Phalacrocorax bougainvillii*) peuvent former un radeau à la surface, ajusté à la direction retour des cormorans, qui indiquerait l'orientation des patchs de proies (Weimerskirch et al. 2010). Le départ **en groupe** des jeunes fous à pieds rouges pouvait être le résultat d'une telle stratégie, qui permet d'utiliser les informations issue du comportement des congénères pour prendre des décisions.

3.2. Suivi par appareil embarqué

Les observations visuelles permettent difficilement d'étudier **l'influence des congénères à l'échelle d'un individu**. Ce n'est que plus tard, grâce au progrès technologiques, que la miniaturisation d'appareils pouvant être **fixés sur des oiseaux** (e.g. GPS, balises ARGOS, accéléromètres, caméras) a rendu possible le suivi d'individus en mer.

Des **caméras embarquées** sur des fous du Cap (*Morus capensis*) ont récemment montré que la distance de détection d'une agrégation de prédateurs augmentait avec la taille de celle-ci (Thiebault, Mullers, Pistorius, & Tremblay 2014) et que les individus **s'associaient fréquemment** au cours de leurs trajets en mer (Thiebault, Mullers, Pistorius, Meza-Torres, et al. 2014). De plus, plutôt que de rechercher directement leurs proies, certaines espèces semblent plutôt rechercher des **indicateurs de la présence de proies**. Ces

indicateurs pouvaient être des congénères conspécifiques ou hétérospécifiques, mais également des thons, des dauphins ou des bateaux de pêche (Tremblay et al. 2014).

Alors que **le suivi télémétrique par balises GPS** s'est vite popularisé (Hart & Hyrenbach 2009), ce type de données n'a jamais encore été utilisé, à notre connaissance, pour **étudier les associations entre individus équipés**. La limite majeure de cette méthode est la très faible proportion d'individus équipés, par rapport à la taille totale de la colonie. Ce biais diminue considérablement la probabilité de détection d'associations. Le transfert social d'information est une stratégie parfois observée au sein du processus d'**apprentissage des juvéniles**, au travers d'interactions avec des congénères (e.g. Hatch & Lefebvre 1997, Laland & Williams 1997 97, Mazur & Seher 2008, Kitowski 2009). De plus, le rayon de prospection des juvéniles étant limité autour de la colonie, la probabilité de détecter des associations entre individus devrait être supérieure à celle des adultes. Nous avons donc principalement utilisé cette méthode de façon exploratoire afin d'étudier les **interactions entre les juvéniles** de fous à pieds rouges, dont le comportement n'avait jamais été décrit auparavant.

3.3. Interactions sociales des juvéniles

Dans les 3 colonies étudiées, les juvéniles de fous à pieds rouges équipés de GPS **s'associaient fréquemment** à d'autres juvéniles équipés au cours de leurs trajets en mer. En considérant les tailles d'échantillons limitées de chaque population, ces résultats révèlent que **l'association entre juvéniles** pendant la période post-envol représente une **réelle stratégie largement utilisée**. L'étude plus approfondie menée à Europa révélait que ces associations étaient **opportunistes** et survenaient le plus souvent lors de comportement en **recherche restreinte (ARS)**.

Ainsi, les juvéniles peuvent **se joindre à d'autres individus** qui sont déjà en train de **rechercher des proies** et/ou en train de **se nourrir**. Les juvéniles pourraient alors former une sorte de **réseau** dans lequel chaque individu surveillerait le mouvement des autres pour se joindre à ceux en **recherche intensive**, qui indiqueraient **directement** la présence de proie (Wittenberger & Hunt 1985, Assali et al. 2017). Le déploiement de **caméras embarquées** sur des fous bruns (*Sula leucogaster*) a révélé que les juvéniles se trouvaient auprès **d'agrégations de congénères et d'autres espèces** dans 40 % de leur temps de recherche alimentaire (Yoda et al. 2011). Les juvéniles pouvaient **suivre volontairement** des individus conspécifiques, ce qui pouvait améliorer directement leur succès de capture mais également leurs techniques de recherche (Yoda et al. 2011). Au-delà de la phase de recherche, ces

associations pourraient également **faciliter la capture** des proies. En effet, l'effet cumulé des attaques de différents individus sur un même patch de proies peut entraîner une **désorganisation** de sa cohésion, et ainsi **augmenter le succès alimentaire** de chaque individu (Thiebault et al. 2016).

Certains passereaux semblent apprendre à utiliser des zones de recherche alimentaire spécifiques grâce à leurs parents et réutiliser cette expérience plus tard, lorsqu'ils alimentent à leur tour leur propre progéniture (Slagsvold & Wiebe 2007, 2011). Dans cette étude, les **juvéniles** de fous à pieds rouges étudiés **ne s'associaient pas en mer avec leurs parents**. De façon générale, les fous à pieds rouges juvéniles semblaient rarement s'associer en mer à des adultes expérimentés (un seul exemple dans cette étude). Ce résultat doit être interprété prudemment car la faible proportion d'association était biaisée par le faible nombre d'adultes ayant été suivis en même temps que les juvéniles. D'autres études semblent donc nécessaires pour mieux estimer les interactions en mer entre les adultes et les juvéniles. Si la recherche et la capture de proies en compagnie d'adultes peut être une stratégie efficace pour apprendre à détecter des zones favorables (Kitowski 2009), celle-ci semble limitée chez les fous à pieds rouges, notamment par le fait que les adultes concentraient leur effort de recherche alimentaire à des **distances inaccessibles** pour les juvéniles.

4. Influence de l'habitat

L'habitat est décrit ici comme l'ensemble des caractéristiques particulières du domaine de vie d'une espèce, défini par des **facteurs abiotiques et biotiques** (Townsend et al. 2003).

4.1. Indicateurs de la présence de proies

4.1.1. Bathymétrie

La **disponibilité en proies** dans le milieu marin dépend en partie de la dynamique des forçages issus des processus d'échange océan-atmosphère (Hunt 1999). Ainsi, les zones d'alimentation des prédateurs marins sont souvent observées auprès de **structures bathymétriques**, comme les monts sous-marins ou les bordures de plateau par exemple (e.g. Yen et al. 2004, Nur et al. 2011). En modifiant de façon importante les courants, ces structures créent des turbulences, et parfois d'importantes remontées d'eau froide riches en

minéraux, qui peuvent agréger le zooplancton et les proies des oiseaux. Dans notre étude, **la bathymétrie ne semblait ni expliquer l'orientation des trajets, ni le comportement en ARS** des fous à pieds rouges. Certaines structures bathymétriques environnantes, tels que des monts sous-marins, n'étaient pas spécifiquement ciblées par les fous à pieds rouges.

4.1.2. Productivité primaire

L'étude de 5 colonies de fous à pieds rouges dans l'océan Pacifique et l'océan Indien ne montrait **aucun lien clairement identifié entre les trajets et la concentration en chlorophylle** étudiée à différentes échelles spatio-temporelles. Des campagnes en mer menées dans l'est de l'océan Pacifique tropical (Ballance et al. 1997) et dans le canal du Mozambique (Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005, Jaquemet et al. 2014) suggéraient que les fous à pieds rouges ciblaient des eaux particulièrement productives, probablement riches en proies. Le suivi par GPS de quelques individus à Europa (Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005) semblait également aller dans ce sens. Dans notre étude, les zones prospectées à Europa étaient légèrement plus productives que les zones accessibles non prospectées. En revanche, la concentration en chlorophylle dans les portions de trajets en ARS n'était pas plus élevée qu'en transit. Les oiseaux des colonies de Walpole, Chesterfield et Genovesa ciblaient des zones qui n'étaient pas plus productives, voire moins productives, que d'autres zones dans un rayon accessible. Seule la colonie sur Christmas semblait favoriser des zones plus productives à la fois à l'échelle du trajet et des ARS. Young et al. (2010) n'observait aucune variation majeure de la concentration en chlorophylle autour de la colonie de fous à pieds rouges de Palmyra (Océan Pacifique central).

Ces résultats suggèrent que le fou à pieds rouges est une espèce **strictement océanique** qui ne **s'associe pas de façon évidente à des structures océanographiques particulières** et qui **préfère occasionnellement des zones plus productives** (Ballance et al. 1997, Jaquemet et al. 2005). L'étude de Ballance et al. (1997), menée à partir de navires scientifiques, incluait des observations de fous à pieds rouges particulièrement éloignées des colonies environnantes, probablement d'individus non-reproducteurs. La nécessité de revenir à terre pendant la **période de reproduction** pourrait alors contraindre les oiseaux à utiliser les ressources disponibles autour de la colonie, tandis que les individus **en dehors** de la période de reproduction pourraient cibler spécifiquement des **zones plus productives**.

4.1.3. Associations avec des prédateurs de subsurface

L'association avec **les prédateurs de subsurface** comme les thons et les dauphins semble être la stratégie principalement utilisée par les fous à pieds rouges, comme de très nombreux oiseaux marins tropicaux, pour rechercher leurs proies (Au & Pitman 1986, Ballance et al. 1997 199). Lors de leurs trajets en mer, certains fous à pieds rouges adoptaient parfois un **comportement caractéristique**, défini par une trajectoire globalement rectiligne qui inclue de nombreux ralentissements (voir Fig. 2.5), qui pourrait refléter le **suivi de prédateurs de subsurface** (Weimerskirch, Le Corre, Jaquemet, et al. 2005). Toutefois, ce comportement n'a pas été quantifié dans le cadre de ce travail. Dans l'océan Indien, les fous à pieds rouges peuvent généralement s'associer avec le thon jaune (*Thunnus albacares*) et le thon listao (*Katsuwonus pelamis*) (Weimerskirch et al. 2004) qui se nourrissent également des **poissons volants** et de **calmars volants** (Thomas & Kumaran 1963, Kornilova 1980, Roger 1994, Potier et al. 2002), ou avec des cétacés comme la fausse orque (*Pseudorca crassidens*) (Jaquemet et al. 2005). Autour d'Hawaï, les fou à pieds rouges étaient souvent associés avec des thons listao (Hebshi et al. 2008). Dans l'est de l'océan Pacifique tropical, la plupart des agrégations étaient constituées de plusieurs espèces d'oiseaux marins associées au thon jaune (*Thunnus albacares*), au dauphin tacheté pantropical (*Stenella attenuata*) et au dauphin à long bec (*Stenella longirostris*) (Ballance et al. 1997). La thermocline marquée et peu profonde dans cette région, qui s'avère plutôt productive pour le milieu tropical (Pennington et al. 2006), pourrait être une caractéristique "clé" qui contraindrait le thon jaune à chasser plus en surface, entraînant par la suite l'association avec les dauphins et les oiseaux marins (Au 1991, Ballance et al. 1997).

4.2. Compétition intra- et interspécifique

La présence d'individus conspécifiques ou d'espèces différentes peut également jouer un rôle dans la sélection d'habitat au travers de la compétition (Schoener 1974). Dans un environnement où les ressources sont limitées, la **compétition intra- et interspécifique** peut entraîner des phénomènes de ségrégation spatiale. Ces phénomènes peuvent s'observer à **l'échelle d'une colonie**, mais également **entre plusieurs colonies rapprochées**.

4.2.1. Compétition intra-colonie

La **surface de la zone de recherche alimentaire** utilisée par les fous à pieds rouges **variait fortement** selon les colonies. Tandis qu'à Europa les trajets des oiseaux étaient strictement diurnes, les individus des autres colonies pouvaient effectuer de plus longs

trajets et passer des nuits en mer. Ces différences de comportement pouvaient être en partie expliquées par la **taille de la population** de fous à pieds rouges qui variait de façon considérable selon les colonies, ainsi que la **présence d'autres espèces** écologiquement similaires. A Europa par exemple, où la population de fous à pieds rouges est de taille intermédiaire et où aucune autre espèce de fou tropical ne s'y reproduit, les fous à pieds rouges exploraient une zone relativement restreinte, uniquement pendant la journée. À l'inverse, à Genovesa, la présence simultanée des fous de Nazca (*Sula granti*) et le nombre très important de couples de fous à pieds rouges pourraient expliquer les distances considérables atteintes par les individus. La capacité à partir pendant plusieurs jours consécutifs et passer des nuits en mer pourrait être une **adaptation** façonnée en partie par la **compétition locale**.

Le fou à pieds rouge est l'espèce la plus pélagique de la famille des Sulidés (Nelson 1978), parcourant généralement des **distances plus élevées** en présence **d'autres espèces** de fous tropicaux. Les fous à pieds rouges réalisaient des trajets plus longs que les fous bruns à l'atoll Johnston (Lewis et al. 2004) et que les fous masqués à l'atoll Palmyra (Young et al. 2010). A Tromelin, où les eaux sont particulièrement oligotrophes, les fous à pieds rouges et les fous masqués montraient une ségrégation interspécifique au niveau des zones de recherche principales, mais pas à l'échelle de la zone entière utilisée (Kappes et al. 2011). Les petites tailles de populations (129 paires de fous à pieds rouges et 224 paires de fous masqués à l'époque de l'étude) pourraient alors expliquer la faible compétition interspécifique observée. Toutefois, la **compétition intra et interspécifique** n'expliquait pas les distances supérieures observées à Tern Island (3 000 – 5000 paires de fous à pieds rouges) par rapport à l'atoll de Palmyra, qui héberge 25 000 paires de fous à pieds rouges ainsi qu'une autre espèce de fou tropical (Young et al. 2015). Cependant, les 2 îles possèdent des **contextes océanographiques différents** et l'effet de l'environnement pourrait alors prendre le dessus sur celui de la compétition. En effet, Young et al. (2015) suggéraient que les oiseaux de Tern Island pouvaient potentiellement cibler des structures bathymétriques particulières, qui pourraient justifier le rayon de prospection observé.

La **compétition intraspécifique au sein d'une colonie**, à travers son **effet densité-dépendance**, joue un **rôle important** dans la dynamique des populations d'oiseaux marins. La comparaison de colonies de fous du Cap et de fous de Bassan révélait que les individus des colonies les plus grandes effectuaient des trajets plus longs et se nourrissaient plus loin (Lewis et al. 2001, Grémillet et al. 2004), validant alors l'hypothèse du halo d'Ashmole (Ashmole 1963, Birt et al. 1987). Les puffins fuligineux (*Puffinus griseus*) de Nouvelle-Zélande

utilisaient 2 habitats très différents qui leur offraient une plus grande flexibilité pour maximiser l'acquisition de leurs ressources et permettait également de réduire les phénomènes de compétition auprès de la colonie (Shaffer et al. 2009).

4.2.2. Compétition inter-colonie

Au-delà de la compétition entre des individus nichant sur un même site, **l'exclusion par les colonies adjacentes** peut également influencer l'orientation des trajets de recherche alimentaire (Grémillet et al. 2004, Wakefield et al. 2013). Ainsi, deux colonies de fous du Cap, situées à environ 100 km l'une de l'autre, montraient une faible zone de chevauchement entre leurs zones d'alimentation respectives (Grémillet et al. 2004). L'étude de 12 colonies voisines de fous de Bassan dans les îles Britanniques révélait l'existence de zones d'alimentation quasi-exclusives à chaque colonie (Wakefield et al. 2013), soulignant à nouveau une réduction de la compétition à travers un phénomène de **ségrégation spatiale**. D'autre part, l'étude de 3 **populations voisines** de gorfous sauteurs (*Eudyptes filholi* à Crozet et Kerguelen, *E. moseleyi* à Amsterdam) révélait des distributions **spatialement distinctes** entre les individus de Crozet et Kerguelen, malgré leur recherche de proies dans des habitats similaires. La population d'Amsterdam utilisait des zones communes avec celles des deux autres populations mais avec un décalage temporel de 2 mois, ce qui permettait d'éviter un fort chevauchement entre les populations (Thiebot et al. 2012).

Le phénomène d'**exclusion par les colonies adjacentes** peut être non seulement intraspécifique mais également **interspécifique** lorsque des espèces écologiquement similaires sont présentes dans des colonies rapprochées. A Europa, **aucune autre île** n'est présente à proximité et les trajets des fous à pieds rouges ne montraient **pas de direction préférentielle**. En revanche, **l'orientation générale des trajets vers l'est** observée à Genovesa, qui se situe à l'extrême nord-est de l'archipel des Galápagos, pourrait **éviter une potentielle compétition** avec les colonies des îles environnantes (Anderson 1991). Enfin, **aucune île** n'est présente à proximité de Christmas, où la direction générale des fous à pieds rouges **vers le nord est** semble être influencée par la productivité primaire. En effet, seuls les fous à pieds rouges de Christmas semblaient cibler des zones plus productives à l'échelle du trajet et des ARS.

En conclusion, la **variabilité du comportement de recherche alimentaire** d'une même espèce selon son site de reproduction peut s'expliquer en partie par des phénomènes de **compétition intra- et interspécifique** au sein de la **colonie**, mais également avec les **colonies environnantes**.

5. *Plasticité comportementale et changement global*

A l'issu de ce travail, nous pouvons nous demander quel peut être le **rôle de la plasticité comportementale** dans la recherche alimentaire chez les fous à pieds rouges face aux enjeux du changement climatique (Jenouvrier 2013).

Il est communément admis dans la communauté scientifique que le **réchauffement climatique** affecte **négativement** les écosystèmes et les espèces marines (Hughes 2000, Walther et al. 2002, Root et al. 2003). La réponse des populations face à la **variabilité environnementale** due au **changement global** a été définie comme une des **problématiques d'intérêt fondamental**, pour compléter nos **connaissances sur les oiseaux marins** et améliorer leur **conservation** (Grémillet & Boulinier 2009, Lewison et al. 2012). Ainsi Il est depuis longtemps connu que les **variations climatiques** entraînent des réponses **comportementales** et **physiologiques** qui peuvent se répercuter *in fine* sur la **démographie d'une population** (Sutherland 1996). La période de reproduction et le succès reproducteur de plusieurs espèces d'oiseaux marins tropicaux sont, par exemple, intimement liés à la variabilité climatique et aux conditions océanographiques (Surman et al. 2012). Les traits **morphologiques et physiologiques** sont généralement moins flexibles et évoluent beaucoup plus lentement que les **traits comportementaux**. L'adaptation comportementale représente donc la réponse écologique et évolutive la plus probable face aux **changements environnementaux** (Lewis et al. 2006).

La **plasticité comportementale** des individus tend à **amortir les effets des conditions défavorables** sur l'état de santé moyen d'une population (Walther et al. 2002, Réale et al. 2003, Ghalambor et al. 2007, Charmantier et al. 2008). Cette plasticité permet en général un ajustement du comportement face à des changements de l'habitat à court terme (Grémillet & Charmantier 2010). Toutefois, la plasticité comportementale possède **certaines limites** (Visser 2008). Par exemple, les alcidés tels que les Stariques de Cassin (*Ptychoramphus aleuticus*) s'adaptent en général aux variations des conditions océanographiques et de la disponibilité des proies en modulant la période à laquelle ils choisissent de se reproduire. En revanche, lors des années où les conditions deviennent défavorables après le début de la reproduction, la disponibilité en proies est alors considérablement réduite au-delà de la flexibilité adaptative des oiseaux et entraîne une **diminution du succès reproducteur** (Abraham & Sydeman 2004).

On sait que la reproduction, la distribution, la phénologie et la survie des oiseaux marins peuvent être affectées par des **processus climatiques de grande envergure** (Stenseth

et al. 2002, Mills et al. 2008, Chambers et al. 2011). Le réchauffement de l'océan Austral, par exemple, pourrait représenter un défi important pour les manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus*) de l'archipel de Crozet. En effet, des modèles climatiques prévoient que la distance entre la colonie et le front polaire, où se trouvent leurs zones d'alimentation, pourrait doubler d'ici 2100 (Péron et al. 2012). Les fous de Bassan de Bass Rock, au nord-est de l'Ecosse, ont jusqu'à présent réussi à maintenir un bon succès reproducteur même pendant les années où les proies étaient moins disponibles (Hamer et al. 2007). En revanche, ils n'en seront sûrement plus capables si, dans les années à venir, l'apport de nourriture aux poussins impliquera une augmentation supplémentaire de la durée du trajet ou de l'effort de recherche. (Hamer et al. 2007).

Les événements **ENSO** (*El Niño Southern Oscillation*) sont connus pour affecter les populations d'oiseaux marins des milieux tempérés et tropicaux (Schreiber & Schreiber 1984, Bertram et al. 2005). A l'atoll Johnson, dans le sud de l'archipel d'Hawaï, les fous à pieds rouges **évitent de se reproduire** pendant les années **El Niño** (Cubaynes et al. 2011). Des conditions particulièrement défavorables aux albatros de Laysan (*Phoebastria immutabilis*) et aux albatros à pieds noirs (*Phoebastria nigripes*) apparaissaient pendant les événements **La Niña**, caractérisés par une augmentation de l'indice NPGO (*North Pacific Gyre Oscillation index*) et un déplacement vers le nord de la zone TZCF (*Transition Zone Chlorophyll Front*) où ces espèces se nourrissent préférentiellement (Thorne et al. 2015). Les oiseaux effectuaient en conséquence des trajets plus longs pendant l'élevage du poussin, entraînant un succès reproducteur plus faible due à l'augmentation des coûts énergétiques (Thorne et al. 2015). D'importantes fluctuations démographiques étaient également observées dans l'ouest de l'océan Pacifique tropical chez différentes espèces de sternes, probablement liées aux **augmentations** contemporaines de la **fréquence et de l'intensité des événements ENSO** (Devney et al. 2009). Sachant que certains modèles climatiques continuent de prévoir une augmentation de la fréquence de ces événements extrêmes (e.g. Timmermann et al. 1999), les ajustements nécessaires aux modifications environnementales risquent de dépasser de plus en plus souvent la **limite de la plasticité comportementale** des individus et menacer les populations d'oiseaux marins et l'ensemble des écosystèmes de façon générale.

6. Conclusions et perspectives

Cette étude du **comportement de recherche alimentaire** du fou à pieds rouges selon différentes **contraintes intrinsèques** et **extrinsèques** a permis de distinguer la **part fixe** du comportement, spécifique à l'espèce, de ses différents **degrés de plasticité**.

A l'origine, un des principaux objectifs de ce travail de thèse était de relier le **comportement de recherche alimentaire** du fou à pieds rouges au **contexte océanographique**. Si les relations entre les oiseaux marins et leur habitat sont souvent décrites dans les **milieux tempérés et polaires** (Weimerskirch 2007, Grémillet & Boulinier 2009, Tremblay et al. 2009, Bost et al. 2015), celles-ci sont beaucoup moins comprises dans le **milieu tropical** (Ballance et al. 2006, Weimerskirch 2007). Il a néanmoins été montré que les **frégates**, qui partagent le même régime alimentaire que les fous à pieds rouges, sont capables de suivre précisément les **bordures de tourbillons** pour se déplacer et s'alimenter dans le canal du Mozambique (Weimerskirch et al. 2004, Tew-Kai et al. 2009, De Monte et al. 2012). L'interaction entre les tourbillons génère des **fronts** et des **filaments** qui semblent influencer le comportement des frégates (notamment les fronts thermiques ; De Monte et al., (2012). Contrairement aux frégates, nous n'avons trouvé **aucun lien** significatif entre le **comportement des fous à pieds rouges** d'Europa et ces **structures océanographiques**, identifiées grâce au calcul de l'indice FSLE (*Finite-Size Lyapunov Exponent*) et des gradients de température de surface. Des filaments issus des tourbillons passaient dans le rayon de prospection des fous à pieds rouges (Annexe 6), mais les oiseaux ne semblaient pas accorder particulièrement plus de leur temps en leur proximité, ni les suivre comme le faisaient les frégates. Le rayon de prospection des fous à pieds rouges étant considérablement **inférieur** à celui des frégates, il est possible que les structures sur lesquelles les frégates se nourrissent soient **différentes** de celles présentes aux abords d'Europa, et situées à des distances inaccessibles aux fous à pieds rouges. Ces résultats négatifs n'ont donc **pas été inclus** dans ce rapport. Si les **tourbillons** et les **filaments** associés représentent des zones de recherche alimentaire importantes pour de nombreux prédateurs marins de l'océan Austral (Bost et al. 2009), l'influence de ces structures sur les **oiseaux marins tropicaux**, décrite uniquement chez la frégate, reste donc à étudier chez d'autres espèces tropicales.

La **plasticité comportementale** est souvent sous-estimée dans la majorité des suivis des oiseaux marins qui sont menés dans un seul site de reproduction (Grémillet & Charmantier 2010). En revanche, l'étude de **différentes populations** s'avère particulièrement pertinente pour identifier un **éventail plus complet** des stratégies utilisées par une **même espèce**. Au-delà des études infra-spécifiques, des approches **multi-espèces** peuvent également permettre d'expliquer le comportement de recherche alimentaire des populations vis-à-vis de la **compétition interspécifique** locale. D'autre part, en étudiant la variation des zones de recherche alimentaire d'une année sur l'autre, les **suivis pluriannuels** permettent de mieux comprendre les facteurs qui influencent le choix de ces zones (Weimerskirch et al. 2001, Pinaud et al. 2005, Bost et al. 2015). Bien qu'essentielles pour comprendre le comportement d'une espèce dans son **intégralité**, les études **multi-échelles** sont souvent limitées par des difficultés logistiques et financières. D'après le Rapport de l'UNESCO sur la science (2015), la **collaboration internationale** entre scientifiques est devenue incontournable. De nos jours, **l'échange** et le **partage des données** peuvent alors faciliter la réalisation de ce type d'études **multi-échelles**, notamment grâce aux avancés informatiques. Ainsi, la **mise en commun de données collectées localement** par **différents collaborateurs** afin de mieux comprendre le comportement à large échelle est vivement encouragée.

A ce jour, très peu d'études se sont consacrées au comportement des oiseaux marins **juvéniles** et la majorité sont **récentes** (Castillo-Guerrero & Mellink 2006a, Daunt et al. 2007, Yoda et al. 2007, Polito & Trivelpiece 2008, Guo et al. 2010, Votier et al. 2011, Riotte-Lambert & Weimerskirch 2013, Mellink et al. 2014, De Grissac et al. 2016, Orgeret et al. 2016). Cette étude reporte pour la **première fois** des informations sur le comportement en mer de **juvéniles** d'un **oiseau marin tropical** dans plusieurs sites et révèle notamment l'occurrence d'**associations** entre les individus lors de leurs trajets en mer. Décrite ici pour la première fois de manière préliminaire, l'étude de **l'influence de congénères** sur le comportement des juvéniles mériterait donc d'être poursuivie.

D'après d'anciennes observations, les juvéniles de fous à pieds rouges semblent être capables de se **dispenser** en mer et d'effectuer plusieurs milliers de kilomètres pour se déplacer entre différentes îles (Schreiber & Ashmole 1970, Harrison 1990). Harrison (1990) reportait notamment que la plupart des oiseaux observés en pleine mer étaient des individus immatures ou des subadultes, tandis que les adultes semblaient rester plus près de la colonie. Hormis ces informations, le comportement du fou à pieds rouges **en dehors de la saison de reproduction** est quasiment **inconnu** (Schreiber et al. 1996) et gagnerait donc à être exploré.

Une des principales limites de ce travail était l'**effet du sexe** sur le comportement de recherche alimentaire, qui n'a pas été pris en compte dans la comparaison inter-colonie. La durée et le rayon de prospection maximal des trajets **en fonction du sexe** montraient des **tendances différentes** selon les **sites** et le **stade de reproduction** (Annexe 1). Globalement, les femelles semblaient partir plus loin que les mâles pendant la période d'élevage du poussin, particulièrement contraignante d'un point de vue énergétique. Sachant que les différences dans les paramètres descriptifs des trajets semblaient plus prononcées entre les colonies qu'entre les sexes, tous les individus ont été regroupés sans distinction dans les analyses. En perspective, Il serait donc intéressant d'étudier l'apparente plasticité inter-colonie dans le comportement de recherche alimentaire selon le sexe, afin de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents à l'origine de ces différences.

Comme de nombreux autres prédateurs marins, les oiseaux marins sont exposés à une variété de menaces liées au **changement global** et aux **menaces anthropiques** (Grémillet & Boulinier 2009), dont l'**appauvrissement local des ressources par les pêcheries** (Crawford et al. 1983, Camphuysen & Garthe 2000, Furness & Tasker 2000, Tasker et al. 2000, Furness 2006, Bertrand et al. 2012). L'évaluation de la **plasticité comportementale** des fous à pieds rouges révélait leur capacité à rechercher leurs proies dans des zones **particulièrement éloignées** de la colonie, comme aux Galápagos et à Christmas par exemple. En revanche, cette plasticité pourrait ne **plus être suffisante** en cas de **diminution de la concentration en proies** ou de la **raréfaction des opportunités d'association** avec des prédateurs de subsurface. Les thons tropicaux sont des espèces **surexploitées** par les pêcheries, dont les quantités prélevées sont en constante augmentation (Pauly et al. 2003, Myers & Worm 2005, Sibert et al. 2006). Sachant que les thons représentent l'un des **principaux groupes** de prédateurs de subsurface avec lesquels les oiseaux marins peuvent **s'associer** (Au & Pitman 1986, Au 1991, Ballance et al. 1997, Hebshi et al. 2008), leur **surexploitation** pourrait alors entraîner de **lourdes conséquences** pour les oiseaux marins (Le Corre & Jaquemet 2005, Weimerskirch et al. 2008).

- Abraham CL, Sydeman WJ (2004) Ocean climate, euphausiids and auklet nesting: inter-annual trends and variation in phenology, diet and growth of a planktivorous seabird, *Ptychoramphus aleuticus*. *Mar Ecol Prog Ser* 274:235–250
- Aebischer NJ, Coulson JC, Colebrookl JM (1990) Parallel long-term trends across four marine trophic levels and weather. *Nature* 347:753–755
- Ainley DG, Sydeman WJ, Norton J (1995) Upper trophic level predators indicate interannual negative and positive anomalies in the California Current food web. *Mar Ecol Prog Ser*:69–79
- Alderman R, Gales R, Hobday AJ, Candy SG (2010) Post-fledging survival and dispersal of shy albatross from three breeding colonies in Tasmania. *Mar Ecol Prog Ser* 405:271–285
- Anderson DJ (1991) Apparent predator-limited distribution of Galápagos Red-footed Boobies *Sula sula*. *Ibis* 133:26–29
- Anderson-Sprecher R, Ledolter J (1991) State-space analysis of wildlife telemetry data. *J Am Stat Assoc* 86:596–602
- Andersson M (1981) Central place foraging in the whinchat, *Saxicola rubetra*. *Ecology* 62:538–544
- Ashmole NP (1963) The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103:458–473
- Ashmole NP (1965) Adaptive variation in the breeding regime of a tropical sea bird. *Proc Natl Acad Sci* 53:311–318
- Ashmole NP (1971) Seabird ecology and the marine environment. *Avian Biol* 1:223–286
- Ashmole NP, Tovar H (1968) Prolonged parental care in Royal Terns and other birds. *The Auk*:90–100
- Assali C, Bez N, Tremblay Y (2017) Seabird distribution patterns observed with fishing vessel's radar reveal previously undescribed sub-meso-scale clusters. *Sci Rep* 7
- Au DWK (1991) Polyspecific nature of tuna schools: sharks, dolphin, and seabird associates. *Fish Bull* 89:343–354
- Au DW, Pitman RL (1986) Seabird interactions with dolphins and tuna in the eastern tropical Pacific. *Condor*:304–317
- Authier M, Cam E, Guinet C (2011) Selection for increased body length in Subantarctic fur seals on Amsterdam Island. *J Evol Biol* 24:607–616
- Awkerman JA, Fukuda A, Higuchi H, Anderson DJ (2005) Foraging activity and submesoscale habitat use of waved albatrosses *Phoebastria irrorata* during chick-brooding period. *Mar Ecol Prog Ser* 291:289–300

- Baduini CL, Hyrenbach KD (2003) Biogeography of procellariiform foraging strategies: does ocean productivity influence provisioning. *Mar Ornithol* 31:101–112
- Baker GB, Cunningham RB, Murray W (2004) Are red-footed boobies *Sula sula* at risk from harvesting by humans on Cocos (Keeling) Islands, Indian Ocean? *Biol Conserv* 119:271–278
- Ballance LT, Pitman RL, Fiedler PC (2006) Oceanographic influences on seabirds and cetaceans of the eastern tropical Pacific: a review. *Prog Oceanogr* 69:360–390
- Ballance LT, Pitman RL, Reilly SB (1997) Seabird community structure along a productivity gradient: importance of competition and energetic constraint. *Ecology* 78:1502–1518
- Barraquand F, Benhamou S (2008) Animal movements in heterogeneous landscapes: identifying profitable places and homogeneous movement bouts. *Ecology* 89:3336–3348
- Bartumeus F, Catalan J, Viswanathan GM, Raposo EP, Da Luz MGE (2008) The influence of turning angles on the success of non-oriented animal searches. *J Theor Biol* 252:43–55
- Bashey F (2006) Cross-generational environmental effects and the evolution of offspring size in the Trinidadian guppy *Poecilia reticulata*. *Evolution* 60:348–361
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J Stat Softw* 67:48
- Beauplet G, Guinet C (2007) Phenotypic determinants of individual fitness in female fur seals: larger is better. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 274:1877–1883
- Benhamou S (2004) How to reliably estimate the tortuosity of an animal's path: straightness, sinuosity, or fractal dimension? *J Theor Biol* 229:209–220
- Benhamou S, Bovet P (1989) How animals use their environment: a new look at kinesis. *Anim Behav* 38:375–383
- Bertram DF, Harfenist A, Smith BD (2005) Ocean climate and El Niño impacts on survival of Cassin's Auklets from upwelling and downwelling domains of British Columbia. *Can J Fish Aquat Sci* 62:2841–2853
- Bertrand S, Joo R, Arbulu Smet C, Tremblay Y, Barbraud C, Weimerskirch H (2012) Local depletion by a fishery can affect seabird foraging. *J Appl Ecol* 49:1168–1177
- BirdLife International (2017) Species factsheet: *Sula sula*. <http://www.birdlife.org>. 18/08/2017
- Birt VL, Birt TP, Goulet D, Cairns DK, Montevecchi WA (1987) Ashmole's halo: direct evidence for prey depletion by a seabird. *Mar Ecol Prog Ser Oldendorf* 40:205–208

- Boehlert GW, Genin A (1987) A review of the effects of seamounts on biological processes. *Seamounts Isl Atolls*:319–334
- Bograd SJ, Rabinovich AB, LeBlond PH, Shore JA (1997) Observations of seamount-attached eddies in the North Pacific. *J Geophys Res Oceans* 102:12441–12456
- Borsa P, Pandolfi M, Andréfouët S, Bretagnolle V (2010) Breeding avifauna of the Chesterfield Islands, Coral Sea: current population sizes, trends, and threats. *Pac Sci* 64:297–314
- Bost C-A, Cotté C, Bailleul F, Cherel Y, Charrassin J-B, Guinet C, Ainley DG, Weimerskirch H (2009) The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *J Mar Syst* 78:363–376
- Bost CA, Cotté C, Terray P, Barbraud C, Bon C, Delord K, Gimenez O, Handrich Y, Naito Y, Guinet C (2015) Large-scale climatic anomalies affect marine predator foraging behaviour and demography. *Nat Commun* 6
- Brockmann HJ, Barnard CJ (1979) Kleptoparasitism in birds. *Anim Behav* 27:487–514
- Buckley NJ (1997) Spatial-concentration effects and the importance of local enhancement in the evolution of colonial breeding in seabirds. *Am Nat* 149:1091–1112
- Buckley FG, Buckley PA (1972) The breeding ecology of Royal Terns *Sterna (Thalasseus) maxima maxima*. *Ibis* 114:344–359
- Burger J (1980) The transition to independence and postfledging parental care in seabirds. In: *Behavior of marine animals*. Springer, p 367–447
- Burger AE, Piatt JF (1990) Flexible time budgets in breeding Common Murres: Buffers against variable prey availability. *Stud Avian Biol* 14:71–83
- Burke CM, Montevecchi WA (2009) The foraging decisions of a central place foraging seabird in response to fluctuations in local prey conditions. *J Zool* 278:354–361
- Bustamante J (1993) Post-fledging dependence period and development of flight and hunting behaviour in the red kite *Milvus milvus*. *Bird Study* 40:181–188
- Bustamante J, Hiraldo F (1989) Post-fledging dependence period and maturation of flight skills in the Black Kite *Milvus migrans*. *Bird Study* 36:199–204
- Calenge C (2006) The package “adehabitat” for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol Model* 197:516–519
- Camphuysen CJ, Garthe S (2000) Seabirds and commercial fisheries: population trends of piscivorous seabirds explained. *Eff Fish Non-Target Species Habitats*:163–184
- Castillo-Guerrero JA, Mellink E (2006a) Maximum diving depth in fledging Blue-footed Boobies: skill development and transition to independence. *Wilson J Ornithol* 118:527–531

- Castillo-Guerrero JA, Mellink E (2006b) Maximum diving depth in fledging Blue-footed Boobies: skill development and transition to independence. *Wilson J Ornithol* 118:527–531
- Chamberlain S (2016) rerddap: General Purpose Client for “ERDDAP” Servers. R package.
- Chambers LE, Devney CA, Congdon BC, Dunlop N, Woehler EJ, Dann P (2011) Observed and predicted effects of climate on Australian seabirds. *Emu* 111:235–251
- Charmantier A, McCleery RH, Cole LR, Perrins C, Kruuk LE, Sheldon BC (2008) Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science* 320:800–803
- Charnov EL (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor Popul Biol* 9:129–136
- Chaurand T, Weimerskirch H (1994) The regular alternation of short and long foraging trips in the blue petrel *Halobaena caerulea*: a previously undescribed strategy of food provisioning in a pelagic seabird. *J Anim Ecol*:275–282
- Cook TR, Cherel Y, Bost C-A, Tremblay Y (2007) Chick-rearing Crozet shags (*Phalacrocorax melanogenis*) display sex-specific foraging behaviour. *Antarct Sci* 19:55–63
- Costa DP (1991) Reproductive and foraging energetics of high latitude penguins, albatrosses and pinnipeds: implications for life history patterns. *Am Zool* 31:111–130
- Coulson JC (2002) Colonial breeding in seabirds. *Biol Mar Birds*:87–113
- Crawford RJM, Shelton PA, Cooper J, Brooke RK (1983) Distribution, population size and conservation of the Cape gannet *Morus capensis*. *South Afr J Mar Sci* 1:153–174
- Croll DA, Demer DA, Hewitt RP, Jansen JK, Goebel ME, Tershy BR (2006) Effects of variability in prey abundance on reproduction and foraging in chinstrap penguins (*Pygoscelis antarctica*). *J Zool* 269:506–513
- Croxall JP, Prince PA (1980) Food, feeding ecology and ecological segregation of seabirds at South Georgia. *Biol J Linn Soc* 14:103–131
- Croxall JP, Reid K, Prince PA (1999) Diet, provisioning and productivity responses of marine predators to differences in availability of Antarctic krill. *Mar Ecol Prog Ser*:115–131
- Croxall JP, Wood AG (2002) The importance of the Patagonian Shelf for top predator species breeding at South Georgia. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 12:101–118
- Cubaynes S, Doherty PF, Schreiber EA, Gimenez O (2011) To breed or not to breed: a seabird’s response to extreme climatic events. *Biol Lett* 7:303–306
- Dall SR, Giraldeau L-A, Olsson O, McNamara JM, Stephens DW (2005) Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends Ecol Evol* 20:187–193

- Daniel Kissling W, Pattemore DE, Hagen M (2014) Challenges and prospects in the telemetry of insects. *Biol Rev* 89:511–530
- Daunt F, Afanasyev V, Adam A, Croxall JP, Wanless S (2007) From cradle to early grave: juvenile mortality in European shags *Phalacrocorax aristotelis* results from inadequate development of foraging proficiency. *Biol Lett* 3:371–374
- De Grissac S, Börger L, Guitteaud A, Weimerskirch H (2016) Contrasting movement strategies among juvenile albatrosses and petrels. *Sci Rep* 6
- De Monte S, Cotté C, Ovidio F d', Lévy M, Le Corre M, Weimerskirch H (2012) Frigatebird behaviour at the ocean–atmosphere interface: integrating animal behaviour with multi-satellite data. *J R Soc Interface* 9:3351–3358
- Deguchi T, Wada A, Watanuki Y, Osa Y (2010) Seasonal changes of the at-sea distribution and food provisioning in rhinoceros auklets. *Ecol Res* 25:123–137
- Devney CA, Short M, Congdon BC (2009) Sensitivity of tropical seabirds to El Niño precursors. *Ecology* 90:1175–1183
- Diamond AW (1974) Red-footed booby on Aldabra Atoll, Indian-Ocean. *Ardea* 62:196–218
- Diamond AW (1975) Biology and behaviour of frigatebirds *Fregata* spp. on Aldabra Atoll. *Ibis* 117:302–323
- Dragon A-C, Bar-Hen A, Monestiez P, Guinet C (2012) Comparative analysis of methods for inferring successful foraging areas from Argos and GPS tracking data. *Mar Ecol Prog Ser* 452:253–267
- Dunn EK (1975) The role of environmental factors in the growth of tern chicks. *J Anim Ecol*:743–754
- Eaton JW, Bateman D, Hauberg S, Wehbring R (2014) GNU Octave version 3.8.1 manual: a high-level interactive language for numerical computations.
- Elliott KH, Gaston AJ, Crump D (2010) Sex-specific behavior by a monomorphic seabird represents risk partitioning. *Behav Ecol* 21:1024–1032
- Endler JA (1986) *Natural selection in the wild*. Princeton University Press
- Falkowski PG, Raven JA (2013) *Aquatic photosynthesis*. Princeton University Press
- Fauchald P, Tveraa T (2003) Using first-passage time in the analysis of area-restricted search and habitat selection. *Ecology* 84:282–288
- Feare CJ (1978) The decline of booby (*Sulidae*) populations in the western Indian ocean. *Biological Conservation* 14(4):295-305

- Field IC, Bradshaw CJ, Burton HR, Sumner MD, Hindell MA (2005) Resource partitioning through oceanic segregation of foraging juvenile southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Oecologia* 142:127–135
- Fox CW (2000) Natural selection on seed-beetle egg size in nature and the laboratory: variation among environments. *Ecology* 81:3029–3035
- Frederiksen M, Harris MP, Wanless S (2005) Inter-population variation in demographic parameters: a neglected subject? *Oikos* 111:209–214
- Freeman R, Dennis T, Landers T, Thompson D, Bell E, Walker M, Guilford T (2010) Black Petrels (*Procellaria parkinsoni*) patrol the ocean shelf-break: GPS tracking of a vulnerable procellariiform seabird. *PLoS One* 5:e9236
- Furness RW (2006) How many fish should we leave in the sea for seabirds and marine mammals? *Conserv Biol Ser-Camb-* 12:211
- Furness RW, Birkhead TR (1984) Seabird colony distributions suggest competition for food supplies during the breeding season. *Nature* 311:655–656
- Furness RW, Tasker ML (2000) Seabird-fishery interactions: quantifying the sensitivity of seabirds to reductions in sandeel abundance, and identification of key areas for sensitive seabirds in the North Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 202:253–264
- Gaillard J-M, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG (1998) Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends Ecol Evol* 13:58–63
- Galef BG, Giraldeau L-A (2001) Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Anim Behav* 61:3–15
- Garriga J, Palmer JR, Oltra A, Bartumeus F (2015) Expectation-Maximization Binary Clustering for Behavioural Annotation. *ArXiv Prepr ArXiv150304059*
- Garriga J, Palmer JR, Oltra A, Bartumeus F (2016) Expectation-Maximization Binary Clustering for Behavioural Annotation. *PLoS One* 11:e0151984
- Gaston AJ, Ydenberg RC, Smith GJ (2007) Ashmole's halo and population regulation in seabirds. *Mar Ornithol* 35:119–126
- Gause GF (1934) *The struggle for existence*, Williams and Wilkins, Baltimore, 1934.
- Ghalambor CK, McKay JK, Carroll SP, Reznick DN (2007) Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Funct Ecol* 21:394–407
- González-Solís J, Croxall JP, Wood AG (2000) Sexual dimorphism and sexual segregation in foraging strategies of northern giant petrels, *Macronectes halli*, during incubation. *Oikos* 90:390–398

- Granadeiro JP, Nunes M, Silva MC, Furness RW (1998) Flexible foraging strategy of Cory's shearwater, *Calonectris diomedea*, during the chick-rearing period. *Anim Behav* 56:1169–1176
- Gray H (1981) *Christmas Island-Naturally*. Howard Gray
- Gray CM, Hamer KC (2001) Food-provisioning behaviour of male and female Manx shearwaters, *Puffinus puffinus*. *Anim Behav* 62:117–121
- Grémillet D, Boulinier T (2009) Spatial ecology and conservation of seabirds facing global climate change: a review. *Mar Ecol Prog Ser* 391:121–138
- Grémillet D, Charmantier A (2010) Shifts in phenotypic plasticity constrain the value of seabirds as ecological indicators of marine ecosystems. *Ecol Appl* 20:1498–1503
- Grémillet D, Dell'Omo G, Ryan PG, Peters G, Ropert-Coudert Y, Weeks SJ (2004) Offshore diplomacy, or how seabirds mitigate intra-specific competition: a case study based on GPS tracking of Cape gannets from neighbouring colonies. *Mar Ecol Prog Ser* 268:265–279
- Grémillet D, Lewis S, Drapeau L, Der Lingen CD van, Huggett JA, Coetzee JC, Verheye HM, Daunt F, Wanless S, Ryan PG (2008) Spatial match–mismatch in the Benguela upwelling zone: should we expect chlorophyll and sea-surface temperature to predict marine predator distributions? *J Appl Ecol* 45:610–621
- Guilford T, Roberts S, Biro D, Rezek I (2004) Positional entropy during pigeon homing II: navigational interpretation of Bayesian latent state models. *J Theor Biol* 227:25–38
- Guo H, Cao L, Peng L, Zhao G, Tang S (2010) Parental care, development of foraging skills, and transition to independence in the red-footed booby. *The Condor* 112:38–47
- Hake M, Kjellén N, Alerstam T (2003) Age-dependent migration strategy in honey buzzards *Pernis apivorus* tracked by satellite. *Oikos* 103:385–396
- Hamer KC, Humphreys EM, Garthe S, Hennicke J, Peters G, Grémillet D, Phillips RA, Harris MP, Wanless S (2007) Annual variation in diets, feeding locations and foraging behaviour of gannets in the North Sea: flexibility, consistency and constraint. *Mar Ecol Prog Ser* 338:295–305
- Hamer KC, Humphreys EM, Magalhaes MC, Garthe S, Hennicke J, Peters G, Grémillet D, Skov H, Wanless S (2009) Fine-scale foraging behaviour of a medium-ranging marine predator. *J Anim Ecol* 78:880–889
- Hamer KC, Monaghan P, Uttley JD, Walton P, Burns MD (1993) The influence of food supply on the breeding ecology of Kittiwakes *Rissa tridactyla* in Shetland. *Ibis* 135:255–263
- Haney JC (1986) Seabird affinities for Gulf Stream frontal eddies: responses of mobile marine consumers to episodic upwelling. *J Mar Res* 44:361–384
- Haraway MM, Maples EG (1998) Species-typical behavior. *Comp Psychol Handb*:191–197

- Harding AM, Welcker J, Steen H, Hamer KC, Kitaysky AS, Fort J, Talbot SL, Cornick LA, Karnovsky NJ, Gabrielsen GW (2011) Adverse foraging conditions may impact body mass and survival of a high Arctic seabird. *Oecologia* 167:49–59
- Harrison CS (1990) *Seabirds of Hawaii: natural history and conservation*. Cornell University Press
- Harrison CS, Hida TS, Seki MP (1983) Hawaiian seabird feeding ecology. *Wildl Monogr*:3–71
- Harrison NM, Whitehouse MJ, Heinemann D, Prince PA, Hunt Jr GL, Veit RR (1991) Observations of multispecies seabird flocks around South Georgia. *The Auk*:801–810
- Hart KM, Hyrenbach KD (2009) Satellite telemetry of marine megavertebrates: the coming of age of an experimental science. *Endanger Species Res* 10:9–20
- Hatch KK, Lefebvre L (1997) Does father know best? Social learning from kin and non-kin in juvenile ringdoves. *Behav Processes* 41:1–10
- Hebshi AJ, Duffy DC, Hyrenbach KD (2008) Associations between seabirds and subsurface predators around Oahu, Hawaii. *Aquat Biol* 4:89–98
- Hedd A, Gales R (2005) Breeding and overwintering ecology of shy albatrosses in southern Australia: year-round patterns of colony attendance and foraging-trip durations. *The Condor* 107:375–387
- Heinsohn RG (1991) Slow learning of foraging skills and extended parental care in cooperatively breeding white-winged choughs. *Am Nat*:864–881
- Hickey BM (1979) The California Current system—hypotheses and facts. *Prog Oceanogr* 8:191–279
- Hoffman W, Heinemann D, Wiens JA (1981) The ecology of seabird feeding flocks in Alaska. *The Auk*:437–456
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P, Heiberger RM (2008) Multcomp: simultaneous inference in general parametric models. R package.
- Hughes L (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends Ecol Evol* 15:56–61
- Hunt GL (1999) Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. In: *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress, 16-22 August 1998, Durban*. BirdLife South Africa
- Hurlbert SH (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol Monogr* 54:187–211
- Jakubas D, Wojczulanis-Jakubas K, Iliszko L, Darecki M, Stempniewicz L (2014) Foraging strategy of the little auk *Alle alle* throughout breeding season—switch from unimodal to bimodal pattern. *J Avian Biol* 45:551–560

- James DJ, McAllan IA (2014) The birds of Christmas Island, Indian ocean: A review. *Aust Field Ornithol* 31:S1
- Jaquemet S, Le Corre M, Marsac F, Potier M, Weimerskirch H (2005) Foraging habitats of the seabird community of Europa Island (Mozambique Channel). *Mar Biol* 147:573–582
- Jaquemet S, Le Corre M, Quartly GD (2007) Ocean control of the breeding regime of the sooty tern in the southwest Indian Ocean. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 54:130–142
- Jaquemet S, Le Corre M, Weimerskirch H (2004) Seabird community structure in a coastal tropical environment. *Mar Ecol Prog Ser* 268:281–292
- Jaquemet S, Ternon J-F, Kaehler S, Thiebot JB, Dyer B, Bemanaja E, Marteau C, Le Corre M (2014) Contrasted structuring effects of mesoscale features on the seabird community in the Mozambique Channel. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 100:200–211
- Jenouvrier S (2013) Impacts of climate change on avian populations. *Glob Change Biol* 19:2036–2057
- Johnson RL, Venter A, Bester MN, Oosthuizen WH (2006) Seabird predation by white shark and Cape fur seal at Dyer Island. *South Afr J Wildl Res* 36:00–00
- Jonsen ID, Myers RA, James MC (2007) Identifying leatherback turtle foraging behaviour from satellite telemetry using a switching state-space model. *Mar Ecol Prog Ser* 337:255–264
- Jose YS, Aumont O, Machu E, Penven P, Moloney CL, Maury O (2014) Influence of mesoscale eddies on biological production in the Mozambique Channel: Several contrasted examples from a coupled ocean-biogeochemistry model. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 100:79–93
- Jouventin P, Weimerskirch H (1990) Satellite tracking of wandering albatrosses. *Nature* 343:746
- Jovani R, Lascelles B, Garamszegi LZ, Mavor R, Thaxter CB, Oro D (2015) Colony size and foraging range in seabirds. *Oikos* 125:968–974
- Kacelnik A (1984) Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch residence time. *J Anim Ecol*:283–299
- Kahle D, Wickham H (2013) ggmap: Spatial Visualization with ggplot2. R package
- Kappes MA, Shaffer SA, Tremblay Y, Foley DG, Palacios DM, Bograd SJ, Costa DP (2015) Reproductive constraints influence habitat accessibility, segregation, and preference of sympatric albatross species. *Mov Ecol* 3:34

- Kappes MA, Shaffer SA, Tremblay Y, Foley DG, Palacios DM, Robinson PW, Bograd SJ, Costa DP (2010) Hawaiian albatrosses track interannual variability of marine habitats in the North Pacific. *Prog Oceanogr* 86:246–260
- Kappes MA, Weimerskirch H, Pinaud D, Le Corre M (2011) Variability of resource partitioning in sympatric tropical boobies. *Mar Ecol Prog Ser* 441:281–294
- Kareiva P, Odell G (1987) Swarms of predators exhibit “preytaxis” if individual predators use area-restricted search. *Am Nat*:233–270
- Kendal JR, Rendell L, Pike TW, Laland KN (2009) Nine-spined sticklebacks deploy a hill-climbing social learning strategy. *Behav Ecol* 20:238–244
- Kenward RE (2000) A manual for wildlife radio tagging. Academic Press
- Kitowski I (2009) Social learning of hunting skills in juvenile marsh harriers *Circus aeruginosus*. *J Ethol* 27:327–332
- 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
- Krebs JR (1974) Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food resources in the Great Blue Heron (*Ardea herodias*). *Behaviour* 51:99–134
- Lack D (1954) The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press
- Lack DL (1968) Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London
- Laland KN, Williams K (1997) Shoaling generates social learning of foraging information in guppies. *Anim Behav* 53:1161–1169
- Laland KN, Williams K (1998) Social transmission of maladaptive information in the guppy. *Behav Ecol* 9:493–499
- Lance MM, Thompson CW, Burger AE (2005) Overlap in diets and foraging of Common Murres (*Uria aalge*) and Rhinoceros Auklets (*Cerorhinca monocerata*) after the breeding season. *The Auk* 122:887–901
- Langen TA (2000) Prolonged offspring dependence and cooperative breeding in birds. *Behav Ecol* 11:367–377
- Le Corre M (1997) Diving depths of two tropical Pelecaniformes: the red-tailed tropicbird and the red-footed booby. *Condor*:1004–1007
- Le Corre M (1999) Plumage polymorphism of red-footed boobies (*Sula sula*) in the western Indian Ocean: an indicator of biogeographic isolation. *J Zool* 249:411–415
- Le Corre, M, Danckwerts DK, Ringler D, Bastien M, Orłowski S, Rubio CM, Pinaud D, Micol T (2015) Seabird recovery and vegetation dynamics after Norway rat eradication at Tromelin Island, western Indian Ocean. *Biological Conservation* 185:85–94

- 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. *Estuar Coast Shelf Sci* 63:421–428
- Le Corre M, Jouventin P (1997a) Kleptoparasitism in tropical seabirds: vulnerability and avoidance responses of a host species, the red-footed booby. *Condor*:162–168
- Le Corre M, Jouventin P (1997b) Ecological significance and conservation priorities of Europa Island (western Indian Ocean), with special reference to seabirds. *Terre Vie* 52:205–220
- Lescroël A, Bost C-A (2005) Foraging under contrasting oceanographic conditions: the gentoo penguin at Kerguelen Archipelago. *Mar Ecol Prog Ser* 302:245–261
- Lett C, Semeria M, Thiebault A, Tremblay Y (2014) Effects of successive predator attacks on prey aggregations. *Theor Ecol* 7:239–252
- Lévy M, Ferrari R, Franks PJ, Martin AP, Rivière P (2012) Bringing physics to life at the submesoscale. *Geophys Res Lett* 39
- Lévy M, Klein P, Treguier A-M (2001) Impact of sub-mesoscale physics on production and subduction of phytoplankton in an oligotrophic regime. *J Mar Res* 59:535–565
- Lewis S, Benvenuti S, Dall–Antonia L, Griffiths R, Money L, Sherratt TN, Wanless S, Hamer KC (2002) Sex-specific foraging behaviour in a monomorphic seabird. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 269:1687–1693
- Lewis S, Gremillet D, Daunt F, Ryan PG, Crawford RJ, Wanless S (2006) Using behavioural and state variables to identify proximate causes of population change in a seabird. *Oecologia* 147:606–614
- Lewis SUE, Schreiber EA, Daunt F, Schenk GA, Orr K, Adams A, Wanless S, Hamer KC (2005) Sex-specific foraging behaviour in tropical boobies: does size matter? *Ibis* 147:408–414
- Lewis S, Schreiber EA, Daunt F, Schenk GA, Wanless S, Hamer KC (2004) Flexible foraging patterns under different time constraints in tropical boobies. *Anim Behav* 68:1331–1337
- Lewis S, Sherratt TN, Hamer KC, Wanless S (2001) Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature* 412:816–819
- Lewison R, Oro D, Godley B, Underhill L, Bearhop S, Wilson R, Ainley D, Arcos Pros JM, Boersma PD, Borboroglu P (2012) Research priorities for seabirds: improving seabird conservation and management in the 21st century. *Endanger Species Res* 17(2):93–121
- Litzow MA, Piatt JF (2003) Variance in prey abundance influences time budgets of breeding seabirds: evidence from pigeon guillemots *Cephus columba*. *J Avian Biol* 34:54–64

- Longhurst AR, Harrison WG (1989) The biological pump: profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Prog Oceanogr* 22:47–123
- Longhurst ARP, Pauly D (1987) *Ecology of tropical oceans*, Academic Press, San Diego, CA.
- Lormée H, Barbraud C, Chastel O (2005) Reversed sexual size dimorphism and parental care in the Red-footed Booby *Sula sula*. *Ibis* 147:307–315
- Lott DF (1991) *Intraspecific Variation in the Social Systems of Wild Vertebrates*. Cambridge University Press
- Louzao M, Hyrenbach KD, Arcos JM, Abelló P, Sola LG, Oro D (2006) Oceanographic habitat of an endangered Mediterranean procellariiform: implications for marine protected areas. *Ecol Appl* 16:1683–1695
- Louzao M, Weigand T, Bartumeus F, Weimerskirch H (2014) Coupling instantaneous energy-budget models and behavioural mode analysis to estimate optimal foraging strategy: an example with wandering albatrosses. *Mov Ecol* 2:8
- MacArthur RH, Pianka ER (1966) On optimal use of a patchy environment. *Am Nat* 100:603–609
- Machu E, Garçon V (2001) Phytoplankton seasonal distribution from SeaWiFS data in the Agulhas Current system. *J Mar Res* 59:795–812
- Maness TJ, Westbrook MA, Feeley KJ, Anderson DJ (2011) Offspring sex and duration of post-fledging parental care in the sexually size dimorphic Nazca Booby (*Sula granti*). *Neotropical Ornithol* 22:347–359
- Marascuilo LA (1966) Large-sample multiple comparisons. *Psychol Bull* 65:280
- Marchetti K, Price T (1989) Differences in the foraging of juvenile and adult birds: the importance of developmental constraints. *Biol Rev* 64:51–70
- Maxwell SM, Frank JJ, Breed GA, Robinson PW, Simmons SE, Crocker DE, Gallo-Reynoso JP, Costa DP (2012) Benthic foraging on seamounts: A specialized foraging behavior in a deep-diving pinniped. *Mar Mammal Sci* 28: E333–E344
- Mazur R, Seher V (2008) Socially learned foraging behaviour in wild black bears, *Ursus americanus*. *Anim Behav* 75:1503–1508
- McNab BK (2010) Geographic and temporal correlations of mammalian size reconsidered: a resource rule. *Oecologia* 164:13–23
- Mellink E, Castillo-Guerrero JA, Peñaloza-Padilla E (2014) Development of Diving Abilities by Fledgling Brown Boobies (*Sula leucogaster*) in the Central Gulf of California, México. *Waterbirds* 37:451–456

- Mendez L, Borsa P, Cruz S, De Grissac S, Hennicke J, Lallemand J, Prudor A, Weimerskirch H (2017) Geographical variation in the foraging behaviour of the pantropical red-footed booby. *Mar Ecol Prog Ser* 568:217–230
- Meyer CG, Papastamatiou YP, Holland KN (2010) A multiple instrument approach to quantifying the movement patterns and habitat use of tiger (*Galeocerdo cuvier*) and Galapagos sharks (*Carcharhinus galapagensis*) at French Frigate Shoals, Hawaii. *Mar Biol* 157:1857–1868
- Midford PE, Hailman JP, Woolfenden GE (2000) Social learning of a novel foraging patch in families of free-living Florida scrub-jays. *Anim Behav* 59:1199–1207
- Mills JA, Yarrall JW, Bradford-Grieve JM, Uddstrom MJ, Renwick JA, Merilä J (2008) The impact of climate fluctuation on food availability and reproductive performance of the planktivorous red-billed gull *Larus novaehollandiae scopulinus*. *J Anim Ecol* 77:1129–1142
- Monaghan P (1992) Effect of changes in food availability on reproductive effort in Arctic terns *Sterna paradisaea*. *Ardea* 80:71–81
- Monaghan P, Walton P, Wanless S, Uttley JD, Bljrn MD (1994) Effects of prey abundance on the foraging behaviour, diving efficiency and time allocation of breeding guillemots *Uria aalge*. *Ibis* 136:214–222
- Montevecchi WA, Benvenuti S, Garthe S, Davoren GK, Fifield D (2009) Flexible foraging tactics by a large opportunistic seabird preying on forage-and large pelagic fishes. *Mar Ecol Prog Ser* 385:295–306
- Monticelli D, Ramos JA, Quartly GD (2007) Effects of annual changes in primary productivity and ocean indices on breeding performance of tropical roseate terns in the western Indian Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 351:273–286
- Morrison ML, Slack RD, Shanley Jr E (1978) Age and foraging ability relationships of Olivaceous Cormorants. *Wilson Bull*:414–422
- Myers RA, Worm B (2005) Extinction, survival or recovery of large predatory fishes. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 360:13–20
- Naef-Daenzer B, Früh D, Stalder M, Wetli P, Weise E (2005) Miniaturization (0.2 g) and evaluation of attachment techniques of telemetry transmitters. *J Exp Biol* 208:4063–4068
- 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
- Nelson JB (1967) Etho–Ecological Adaptations in the Great Frigate-bird. *Nature* 214:318–318
- Nelson JB (1969) The breeding ecology of the Red-footed Booby in the Galapagos. *J Anim Ecol*:181–198

- Nelson JB (1978) *The Sulidae—Gannets and Boobies*, Oxford U.P. University of Aberdeen
- Nevitt GA (2008) Sensory ecology on the high seas: the odor world of the procellariiform seabirds. *J Exp Biol* 211:1706–1713
- Nevoux M, Forcada J, Barbraud C, Croxall J, Weimerskirch H (2010) Bet-hedging response to environmental variability, an intraspecific comparison. *Ecology* 91:2416–2427
- Nur N, Jahncke J, Herzog MP, Howar J, Hyrenbach KD, Zamon JE, Ainley DG, Wiens JA, Morgan K, Ballance LT (2011) Where the wild things are: predicting hotspots of seabird aggregations in the California Current System. *Ecol Appl* 21:2241–2257
- Oppel S, Beard A, Fox D, Mackley E, Leat E, Henry L, Clingham E, Fowler N, Sim J, Sommerfeld J (2015) Foraging distribution of a tropical seabird supports Ashmole’s hypothesis of population regulation. *Behav Ecol Sociobiol* 69:915–926
- Orgeret F, Weimerskirch H, Bost C-A (2016) Early diving behaviour in juvenile penguins: improvement or selection processes. *Biol Lett* 12:20160490
- Orians GH, Pearson NE (1979) On the theory of central place foraging. *Anal Ecol Syst Ohio State Univ Press Columb*:155–177
- Paiva VH, Geraldés P, Ramírez I, Garthe S, Ramos JA (2010) How area restricted search of a pelagic seabird changes while performing a dual foraging strategy. *Oikos* 119:1423–1434
- Pante E, Simon-Bouhet B (2013) Marmap: a package for importing, plotting and analyzing bathymetric and topographic data in R. *PLoS One* 8:e73051
- Pauly D, Alder J, Bennett E, Christensen V, Tyedmers P, Watson R (2003) The future for fisheries. *Science* 302:1359–1361
- Peck DR, Congdon BC (2006) Sex-specific chick provisioning and diving behaviour in the wedge-tailed shearwater *Puffinus pacificus*. *J Avian Biol* 37:245–251
- Pennington JT, Mahoney KL, Kuwahara VS, Kolber DD, Calienes R, Chavez FP (2006) Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Prog Oceanogr* 69:285–317
- Péron C, Grémillet D (2013) Tracking through life stages: adult, immature and juvenile autumn migration in a long-lived seabird. *PLoS One* 8:e72713
- Péron C, Grémillet D, Prudor A, Pettex E, Saraux C, Soriano-Redondo A, Authier M, Fort J (2013) Importance of coastal Marine Protected Areas for the conservation of pelagic seabirds: The case of Vulnerable yellow shearwaters in the Mediterranean Sea. *Biol Conserv* 168:210–221
- Péron C, Weimerskirch H, Bost C-A (2012) Projected poleward shift of king penguins’ (*Aptenodytes patagonicus*) foraging range at the Crozet Islands, southern Indian Ocean. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*:rspb20112705

- Perrins CML, Hirons J-D (1993) Bird population studies: relevance to conservation and management. Oxford University Press
- Phillips RA, Silk JRD, Phalan B, Catry P, Croxall JP (2004) Seasonal sexual segregation in two *Thalassarche* albatross species: competitive exclusion, reproductive role specialization or foraging niche divergence? *Proc R Soc B Biol Sci* 271:1283
- Piatt JF, Sydeman WJ, Wiese F (2007) Introduction: a modern role for seabirds as indicators. *Mar Ecol Prog Ser* 352:199–204
- Pinaud D (2008) Quantifying search effort of moving animals at several spatial scales using first-passage time analysis: effect of the structure of environment and tracking systems. *J Appl Ecol* 45:91–99
- Pinaud D, Cherel Y, Weimerskirch H (2005) Effect of environmental variability on habitat selection, diet, provisioning behaviour and chick growth in yellow-nosed albatrosses. *Mar Ecol Prog Ser* 298:295–304
- Pinaud D, Weimerskirch H (2005) Scale-dependent habitat use in a long-ranging central place predator. *J Anim Ecol* 74:852–863
- Pinet P, Jaquemet S, Phillips RA, Le Corre M (2012) Sex-specific foraging strategies throughout the breeding season in a tropical, sexually monomorphic small petrel. *Anim Behav* 83:979–989
- Pinet P, Jaquemet S, Pinaud D, Weimerskirch H, Phillips RA, Le Corre M (2011) Migration, wintering distribution and habitat use of an endangered tropical seabird, Barau's petrel *Pterodroma baraui*. *Mar Ecol Prog Ser* 423:291–302
- Piontkovski SA, Williams R (1995) Multiscale variability of tropical ocean zooplankton biomass. *ICES J Mar Sci J Cons* 52:643–656
- Platt T, Fuentes-Yaco C, Frank KT (2003) Marine ecology: spring algal bloom and larval fish survival. *Nature* 423:398–399
- Pohlert T (2014) The pairwise multiple comparison of mean ranks package (PMCMR). R Package
- Polis GA (1984) Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning: can age groups function as ecological species? *Am Nat* 123:541–564
- Polito MJ, Trivelpiece WZ (2008) Transition to independence and evidence of extended parental care in the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*). *Mar Biol* 154:231–240
- Ponchon A, Aulert C, Le Guillou G, Gallien F, Péron C, Grémillet D (2017) Spatial overlaps of foraging and resting areas of black-legged kittiwakes breeding in the English Channel with existing marine protected areas. *Mar Biol* 164:119
- Porter JM, Sealy SG (1982) Dynamics of seabird multispecies feeding flocks: age-related feeding behaviour. *Behaviour* 81:91–109

- Potier M, Lucas V, Marsac F, Sabatié R, Ménard F (2002) On-going research activities on trophic ecology of tuna in equatorial ecosystems of the Indian Ocean. Fourth Sess IOTC Work Party Trop Tunas Shangaï Chine:3–11
- R Development Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Rayner MJ, Hauber ME, Clout MN, Seldon DS, Van Dijken S, Bury S, Phillips RA (2008) Foraging ecology of the Cook's petrel *Pterodroma cookii* during the austral breeding season: a comparison of its two populations. *Mar Ecol Prog Ser* 370:271–284
- Réale D, McAdam AG, Boutin S, Berteaux D (2003) Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 270:591–596
- Remsen jr JV (2015) HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World Volume 1: Non-passerines Josep del Hoyo and Nigel J. Collar 2014. Lynx Edicions, Barcelona. *J Field Ornithol* 86:182–187
- Ricklefs RE (1983) Some considerations on the reproductive energetics of pelagic seabirds. *Stud Avian Biol* 8:84–94
- Ridley AR, Raihani NJ (2007) Variable postfledging care in a cooperative bird: causes and consequences. *Behav Ecol* 18:994–1000
- Riotte-Lambert L, Weimerskirch H (2013) Do naive juvenile seabirds forage differently from adults? *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 280:20131434
- Robinet O, Sirgouant S, Bretagnolle V (1997) Marine birds of d'Entrecasteaux Reefs (New Caledonia, Southwestern Pacific): diversity, abundance, trends and threats. *Colon Waterbirds*:282–290
- Robson BW, Goebel ME, Baker JD, Ream RR, Loughlin TR, Francis RC, Antonelis GA, Costa DP (2004) Separation of foraging habitat among breeding sites of a colonial marine predator, the northern fur seal (*Callorhinus ursinus*). *Can J Zool* 82:20–29
- Roger C (1994) Relationships among yellowfin and skipjack tuna, their prey-fish and plankton in the tropical western Indian Ocean. *Fish Oceanogr* 3:133–141
- Rolland C, Danchin E, Fraipont M de (1998) The evolution of coloniality in birds in relation to food, habitat, predation, and life-history traits: a comparative analysis. *Am Nat* 151:514–529
- Rollinson N, Hutchings JA (2013) Environmental quality predicts optimal egg size in the wild. *Am Nat* 182:76–90
- Rome MS, Ellis JC (2004) Foraging ecology and interactions between herring gulls and great black-backed gulls in New England. *Waterbirds* 27:200–210
- Ronconi RA, Burger AE (2008) Limited foraging flexibility: increased foraging effort by a marine predator does not buffer against scarce prey. *Mar Ecol Prog Ser* 366:245–258

- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421:57
- Ruijter WP de, Aken HM van, Beier EJ, Lutjeharms JR, Matano RP, Schouten MW (2004) Eddies and dipoles around South Madagascar: formation, pathways and large-scale impact. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 51:383–400
- Ruijter WP de, Ridderinkhof H, Lutjeharms JR, Schouten MW, Veth C (2002) Observations of the flow in the Mozambique Channel. *Geophys Res Lett* 29:140
- Sabarros PS, Ménard F, Lévénez J-J, Tew-Kai E, Ternon J-F (2009) Mesoscale eddies influence distribution and aggregation patterns of micronekton in the Mozambique Channel. *Mar Ecol Prog Ser* 395:101–107
- Saji NH, Goswami BN, Vinayachandran PN, Yamagata T (1999) A dipole mode in the tropical Indian Ocean. *Nature* 401:360
- Salamolard M, Weimerskirch H (1993) Relationship between foraging effort and energy requirement throughout the breeding season in the wandering albatross. *Funct Ecol*:643–652
- Sandvik H, Einar Erikstad K (2008) Seabird life histories and climatic fluctuations: a phylogenetic-comparative time series analysis of North Atlantic seabirds. *Ecography* 31:73–83
- Schneider D (1982) Fronts and seabird aggregations in the southeastern Bering Sea. *Mar Ecol Prog Ser Oldendorf* 10:101–103
- Schoener TW (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27–39
- Schouten MW, Ruijter WP de, Van Leeuwen PJ, Ridderinkhof H (2003) Eddies and variability in the Mozambique Channel. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 50:1987–2003
- Schreiber EA (2001) Climate and weather effects on seabirds. *Biol Mar Birds*:179–207
- Schreiber RW, Ashmole NP (1970) Seabird breeding seasons on Christmas Island, Pacific Ocean. *Ibis* 112:363–394
- Schreiber EA, Burger J (2001) *Biology of marine birds*. CRC Press
- Schreiber RW, Schreiber EA (1984) Central Pacific seabirds and the El Niño southern oscillation: 1982 to 1983 perspectives. *Science* 225:713–716
- Schreiber E, Schreiber R, Schenk G (1996) Red-footed booby (*Sula sula*). In: Poole A, Gill F (eds) *The birds of North America*, The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, PA, and The American Ornithologist's Union. Washington, DC
- Shaffer SA, Tremblay Y, Weimerskirch H, Scott D, Thompson DR, Sagar PM, Moller H, Taylor GA, Foley DG, Block BA (2006) Migratory shearwaters integrate oceanic resources across the Pacific Ocean in an endless summer. *Proc Natl Acad Sci* 103:12799–12802

- Shaffer SA, Weimerskirch H, Costa DP (2001) Functional significance of sexual dimorphism in wandering albatrosses, *Diomedea exulans*. *Funct Ecol* 15:203–210
- Shaffer SA, Weimerskirch H, Scott D, Pinaud D, Thompson DR, Sagar PM, Moller H, Taylor GA, Foley DG, Tremblay Y (2009) Spatiotemporal habitat use by breeding sooty shearwaters *Puffinus griseus*. *Mar Ecol Prog Ser* 391:209–220
- Shealer DA, Schreiber EA, Burger J (2002) Foraging behavior and food of seabirds. *Biol Mar Birds*:137–177
- Sibert J, Hampton J, Kleiber P, Maunder M (2006) Biomass, size, and trophic status of top predators in the Pacific Ocean. *science* 314:1773–1776
- Slagsvold T, Wiebe KL (2007) Learning the ecological niche. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 274:19–23
- Slagsvold T, Wiebe KL (2011) Social learning in birds and its role in shaping a foraging niche. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 366:969–977
- Smithers BV, Peck DR, Krockenberger AK, Congdon BC (2003) Elevated sea-surface temperature, reduced provisioning and reproductive failure of wedge-tailed shearwaters (*Puffinus pacificus*) in the southern Great Barrier Reef, Australia. *Mar Freshw Res* 54:973–977
- Sommerfeld J, Hennicke JC (2010) Comparison of trip duration, activity pattern and diving behaviour by Red-tailed Tropicbirds (*Phaethon rubricauda*) during incubation and chick-rearing. *Emu* 110:78–86
- Sommerfeld J, Kato A, Ropert-Coudert Y, Garthe S, Wilcox C, Hindell MA (2015) Flexible foraging behaviour in a marine predator, the Masked booby (*Sula dactylatra*), according to foraging locations and environmental conditions. *J Exp Mar Biol Ecol* 463:79–86
- Spaggiari J, Chartendrault V, Barré N (2007) Zones importantes pour la conservation des oiseaux de Nouvelle-Calédonie. *Société calédonienne d'ornithologie*
- Springer AM, McRoy CP, Flint MV (1996) The Bering Sea Green Belt: shelf-edge processes and ecosystem production. *Fish Oceanogr* 5:205–223
- Stearns SC (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press Oxford
- Stenseth NC, Mysterud A, Ottersen G, Hurrell JW, Chan K-S, Lima M (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297:1292–1296
- Stephens DW, Krebs JR (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press
- Sullivan KA (1989) Predation and starvation: age-specific mortality in juvenile juncos (*Junco phaeotus*). *J Anim Ecol*:275–286

- Surman CA, Nicholson LW, Santora JA (2012) Effects of climate variability on breeding phenology and performance of tropical seabirds in the eastern Indian Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 454:147–157
- Suryan RM, Santora JA, Sydeman WJ (2012) New approach for using remotely sensed chlorophyll a to identify seabird hotspots. *Mar Ecol Prog Ser* 451:213–225
- Sutherland WJ (1996) From individual behaviour to population ecology. Oxford University
- Takahashi A, Ochi D, Watanuki Y, Deguchi T, Oka N, Afanasyev V, Fox JW, Trathan PN (2008) Post-breeding movement and activities of two Streaked Shearwaters in the north-western Pacific. *Ornithol Sci* 7:29–35
- Tasker ML, Camphuysen CJ, Cooper J, Garthe S, Montevecchi WA, Blaber SJ (2000) The impacts of fishing on marine birds. *ICES J Mar Sci* 57:531–547
- Templeton JJ, Giraldeau L-A (1996) Vicarious sampling: the use of personal and public information by starlings foraging in a simple patchy environment. *Behav Ecol Sociobiol* 38:105–114
- Tew Kai E, Marsac F (2010) Influence of mesoscale eddies on spatial structuring of top predators' communities in the Mozambique Channel. *Prog Oceanogr* 86:214–223
- Tew-Kai E, Rossi V, Sudre J, Weimerskirch H, Lopez C, Hernandez-Garcia E, Marsac F, Garçon V (2009) Top marine predators track Lagrangian coherent structures. *Proc Natl Acad Sci* 106:8245–8250
- Thiebault A, Mullers R, Pistorius P, Meza-Torres MA, Dubroca L, Green D, Tremblay Y (2014) From colony to first patch: processes of prey searching and social information in Cape gannets. *The Auk* 131:595–609
- Thiebault A, Mullers RH, Pistorius PA, Tremblay Y (2014) Local enhancement in a seabird: reaction distances and foraging consequence of predator aggregations. *Behav Ecol* 25:1302–1310
- Thiebault A, Semeria M, Lett C, Tremblay Y (2016) How to capture fish in a school? Effect of successive predator attacks on seabird feeding success. *J Anim Ecol* 85:157–167
- Thiebault A, Tremblay Y (2013) Splitting animal trajectories into fine-scale behaviorally consistent movement units: breaking points relate to external stimuli in a foraging seabird. *Behav Ecol Sociobiol* 67:1013–1026
- Thiebot J-B, Chérel Y, Trathan PN, Bost C-A (2012) Coexistence of oceanic predators on wintering areas explained by population-scale foraging segregation in space or time. *Ecology* 93:122–130
- Thiebot J-B, Weimerskirch H (2013) Contrasted associations between seabirds and marine mammals across four biomes of the southern Indian Ocean. *J Ornithol* 154:441–453

- Thiers L, Louzao M, Ridoux V, Le Corre M, Jaquemet S, Weimerskirch H (2014) Combining methods to describe important marine habitats for top predators: application to identify biological hotspots in tropical waters. *PLoS One* 9:e115057
- Thomas PT, Kumaran M (1963) Food of Indian tunas. *FAO Exp Pap* 39 3:1659–1667
- Thorne LH, Hazen EL, Bograd SJ, Foley DG, Conners MG, Kappes MA, Kim HM, Costa DP, Tremblay Y, Shaffer SA (2015) Foraging behavior links climate variability and reproduction in North Pacific albatrosses. *Mov Ecol* 3:27
- Thums M, Bradshaw CJ, Hindell MA (2011) In situ measures of foraging success and prey encounter reveal marine habitat-dependent search strategies. *Ecology* 92:1258–1270
- Timmermann A, Oberhuber J, Bacher A, Esch M (1999) Increased El Niño frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature* 398:694
- Townsend CR, Begon M, Harper JL (2003) *Essentials of ecology*. Blackwell Science
- Tremblay Y, Bertrand S, Henry RW, Kappes MA, Costa DP, Shaffer SA (2009) Analytical approaches to investigating seabird–environment interactions: a review. *Mar Ecol Prog Ser* 391:153–164
- Tremblay Y, Cherel Y (2003) Geographic variation in the foraging behaviour, diet and chick growth of rockhopper penguins. *Mar Ecol Prog Ser* 251:279–297
- Tremblay Y, Roberts AJ, Costa DP (2007) Fractal landscape method: an alternative approach to measuring area-restricted searching behavior. *J Exp Biol* 210:935–945
- Tremblay Y, Thiebault A, Mullers R, Pistorius P (2014) Bird-borne video-cameras show that seabird movement patterns relate to previously unrevealed proximate environment, not prey. *PLoS One* 9:e88424
- Trivelpiece WZ, Trivelpiece SG, Volkman NJ (1987) Ecological segregation of Adélie, gentoo, and chinstrap penguins at King George Island, Antarctica. *Ecology* 68:351–361
- Uttley JD, Walton P, Monaghan P, Austin G (1994) The effects of food abundance on breeding performance and adult time budgets of guillemots *Uria aalge*. *Ibis* 136:205–213
- Verner J (1965) Flight Behavior of the Red-Footed Booby. *Wilson Bull* 77:229–234
- Vilchis LI, Ballance LT, Fiedler PC (2006) Pelagic habitat of seabirds in the eastern tropical Pacific: effects of foraging ecology on habitat selection. *Mar Ecol Prog Ser* 315:279–292
- Visser ME (2008) Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 275:649–659

- Votier SC, Birkhead TR, Oro D, Trinder M, Grantham MJ, Clark JA, McCleery RH, Hatchwell BJ (2008) Recruitment and survival of immature seabirds in relation to oil spills and climate variability. *J Anim Ecol* 77:974–983
- Votier SC, Grecian WJ, Patrick S, Newton J (2011) Inter-colony movements, at-sea behaviour and foraging in an immature seabird: results from GPS-PPT tracking, radio-tracking and stable isotope analysis. *Mar Biol* 158:355–362
- Wakefield ED, Bodey TW, Bearhop S, Blackburn J, Colhoun K, Davies R, Dwyer RG, Green JA, Grémillet D, Jackson AL (2013) Space partitioning without territoriality in gannets. *Science* 341:68–70
- Wakefield ED, Phillips RA, Trathan PN, Arata J, Gales R, Huin N, Robertson G, Waugh SM, Weimerskirch H, Matthiopoulos J (2011) Habitat preference, accessibility, and competition limit the global distribution of breeding Black-browed Albatrosses. *Ecol Monogr* 81:141–167
- Walther G-R, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJ, 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
- Warham J (1996) The behaviour, population biology and physiology of the petrels. Academic Press
- Weichler T, Garthe S, Luna-Jorquera G, Moraga J (2004) Seabird distribution on the Humboldt Current in northern Chile in relation to hydrography, productivity, and fisheries. *ICES J Mar Sci* 61:148–154
- Weimerskirch H (1992) Reproductive effort in long-lived birds: age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the wandering albatross. *Oikos*:464–473
- Weimerskirch H (1998) How can a pelagic seabird provision its chick when relying on a distant food resource? Cyclic attendance at the colony, foraging decision and body condition in sooty shearwaters. *J Anim Ecol* 67:99–109
- Weimerskirch H (2001) Seabird demography and its relationship with the marine environment. *Biol Mar Birds* EA Schreib J Burger Eds CRC Press Boca Raton FL:115–136
- Weimerskirch H (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 54:211–223
- Weimerskirch H, Åkesson S, Pinaud D (2006) Postnatal dispersal of wandering albatrosses *Diomedea exulans*: implications for the conservation of the species. *J Avian Biol* 37:23–28

- Weimerskirch H, Barbraud C, Lys P (2000) Sex differences in parental investment and chick growth in wandering albatrosses: fitness consequences. *Ecology* 81:309–318
- Weimerskirch H, Bartle JA, Jouventin P, Stahl JC (1988) Foraging ranges and partitioning of feeding zones in three species of southern albatrosses. *Condor*:214–219
- Weimerskirch H, Bertrand S, Silva J, Marques JC, Goya E (2010) Use of social information in seabirds: compass rafts indicate the heading of food patches. *PLoS One* 5:e9928
- Weimerskirch H, Bonadonna F, Bailleul F, Mabile G, Dell’Omo G, Lipp H-P (2002) GPS tracking of foraging albatrosses. *Science* 295:1259–1259
- Weimerskirch H, Cherel Y, Cuenot-Chaillet F, Ridoux V (1997) Alternative foraging strategies and resource allocation by male and female wandering albatrosses. *Ecology* 78:2051–2063
- Weimerskirch H, Cherel Y, Delord K, Jaeger A, Patrick SC, Riotte-Lambert L (2014) Lifetime foraging patterns of the wandering albatross: life on the move! *J Exp Mar Biol Ecol* 450:68–78
- Weimerskirch H, Le Corre M, Bost CA (2008) Foraging strategy of masked boobies from the largest colony in the world: relationship to environmental conditions and fisheries. *Mar Ecol Prog Ser* 362:291–302
- Weimerskirch H, Le Corre M, Jaquemet S, Marsac F (2005) Foraging strategy of a tropical seabird, the red-footed booby, in a dynamic marine environment. *Mar Ecol Prog Ser* 288:251–261
- Weimerskirch H, Le Corre M, Jaquemet S, Potier M, Marsac F (2004) Foraging strategy of a top predator in tropical waters: great frigatebirds in the Mozambique Channel. *Mar Ecol Prog Ser* 275:297–308
- Weimerskirch H, Le Corre M, Marsac F, Barbraud C, Tostain O, Chastel O (2006) Postbreeding movements of frigatebirds tracked with satellite telemetry. *The Condor* 108:220–225
- Weimerskirch H, Le Corre M, Ropert-Coudert Y, Kato A, Marsac F (2005) The three-dimensional flight of red-footed boobies: adaptations to foraging in a tropical environment? *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 272:53–61
- Weimerskirch H, Le Corre M, Ropert-Coudert Y, Kato A, Marsac F (2006) Sex-specific foraging behaviour in a seabird with reversed sexual dimorphism: the red-footed booby. *Oecologia* 146:681–691
- Weimerskirch H, Pinaud D, Pawlowski F, Bost C-A (2007) Does prey capture induce area-restricted search? A fine-scale study using GPS in a marine predator, the wandering albatross. *Am Nat* 170:734–743
- Weimerskirch H, Salamolard M, Sarrazin F, Jouventin P (1993) Foraging strategy of wandering albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry. *The Auk*:325–342

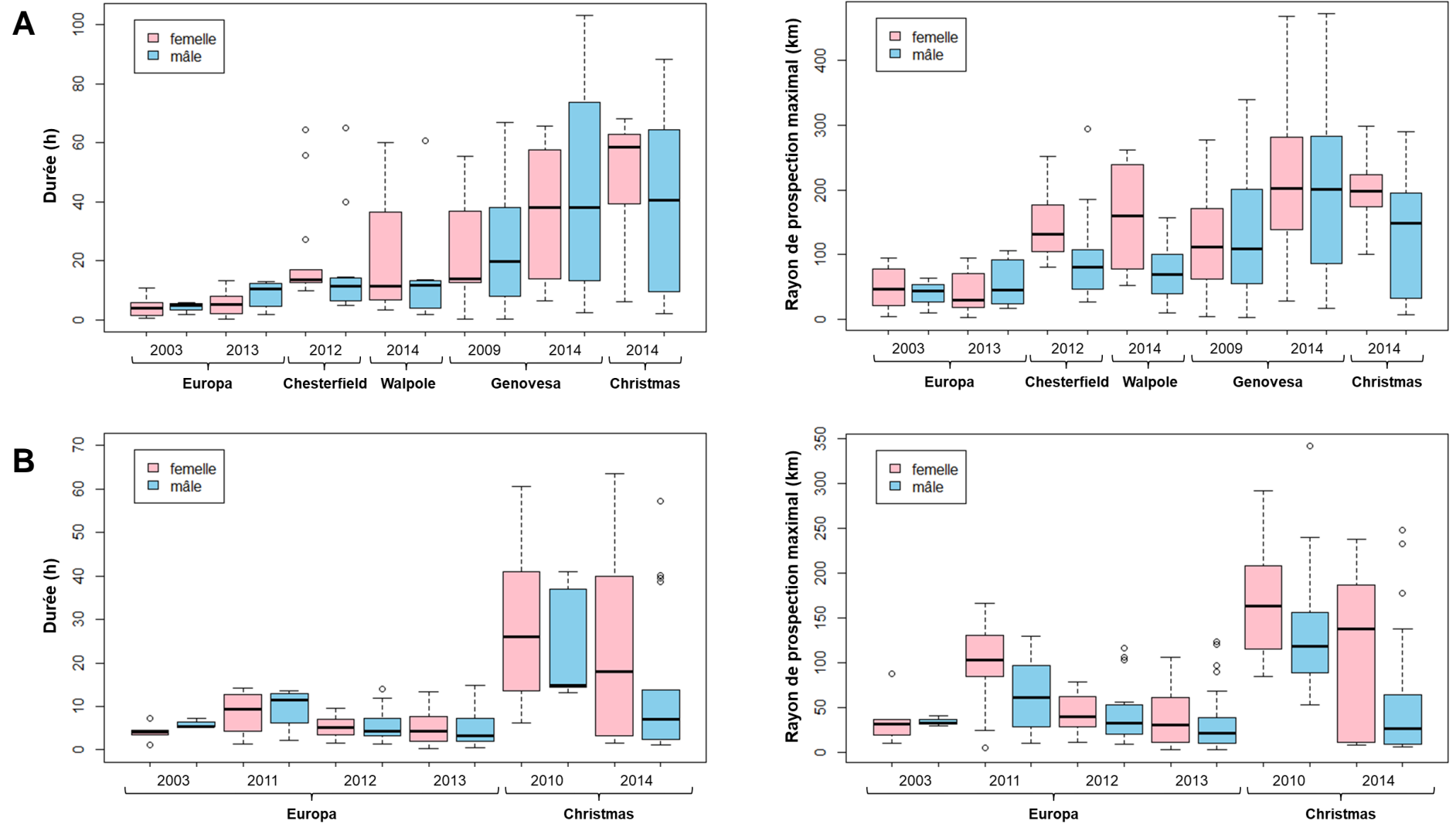
- Weimerskirch H, Shaffer SA, Tremblay Y, Costa DP, Gadenne H, Kato A, Ropert-Coudert Y, Sato K, Aurioles D (2009) Species- and sex-specific differences in foraging behaviour and foraging zones in blue-footed and brown boobies in the Gulf of California. *Mar Ecol Prog Ser* 391:267–278
- Weimerskirch H, Zimmermann L, Prince PA (2001) Influence of environmental variability on breeding effort in a long-lived seabird, the yellow-nosed albatross. *Behav Ecol* 12:22–30
- Welcker J, Steen H, Harding A, Gabrielsen GW (2009) Sex-specific provisioning behaviour in a monomorphic seabird with a bimodal foraging strategy. *Ibis* 151:502–513
- Wheelwright NT, Templeton JJ (2003) Development of foraging skills and the transition to independence in juvenile Savannah Sparrows. *The Condor* 105:279–287
- White TCR (2004) Limitation of populations by weather-driven changes in food: a challenge to density-dependent regulation. *Oikos* 105:664–666
- Wittenberger JF, Hunt GL (1985) The adaptive significance of coloniality in birds. *Avian Biol* 8:1–78
- Wolf SG, Sydeman WJ, Hipfner JM, Abraham CL, Tershy BR, Croll DA (2009) Range-wide reproductive consequences of ocean climate variability for the seabird Cassin's Auklet. *Ecology* 90:742–753
- Worton BJ (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70:164–168
- Yamamoto T, Kohno H, Mizutani A, Sato H, Yamagishi H, Fujii Y, Murakoshi M, Yoda K (2017) Effect of wind on the flight of Brown Booby fledglings. *Ornithol Sci* 16:17–22
- Ydenberg RC (1994) The behavioral ecology of provisioning in birds. *Ecoscience* 1:1–14
- Yen PP, Sydeman WJ, Hyrenbach KD (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
- Yoda K, Kohno H, Naito Y (2004) Development of flight performance in the brown booby. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 271:S240–S242
- Yoda K, Kohno H, Naito Y (2007) Ontogeny of plunge diving behaviour in brown boobies: application of a data logging technique to hand-raised seabirds. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 54:321–329
- Yoda K, Murakoshi M, Tsutsui K, Kohno H (2011) Social interactions of juvenile Brown Boobies at sea as observed with animal-borne video cameras. *Plos One* 6:e19602
- Young HS, Maxwell SM, Connors MG, Shaffer SA (2015) Pelagic marine protected areas protect foraging habitat for multiple breeding seabirds in the central Pacific. *Biol Conserv* 181:226–235

BIBLIOGRAPHIE

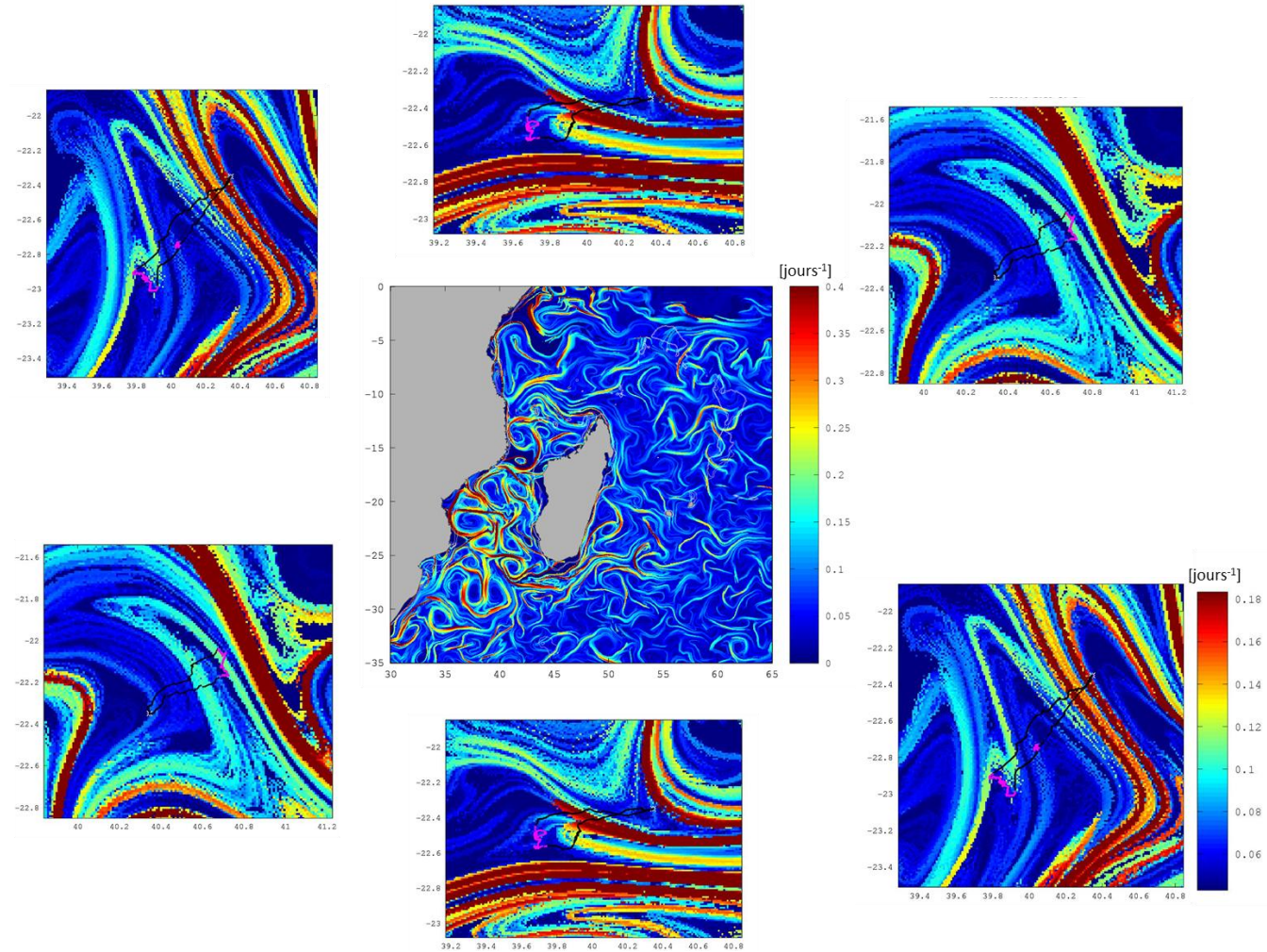
Young HS, Shaffer SA, McCauley DJ, Foley DG, Dirzo R, Block BA (2010) Resource partitioning by species but not sex in sympatric boobies in the central Pacific Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 403:291–301

Zavalaga CB, Emslie SD, Estela FA, Müller MS, DELL'OMO G, Anderson DJ (2012) Overnight foraging trips by chick-rearing Nazca Boobies *Sula granti* and the risk of attack by predatory fish. *Ibis* 154:61–73

Annexe 1	150
Durée et rayon de prospection maximal des fous à pieds rouges en fonction du sexe selon les années et les sites étudiés : A) pendant l'incubation, B) pendant l'élevage du poussin.	
Annexe 2	151
Exemples de 6 trajets de fous à pieds rouges d'Europa superposés aux cartes de FSLE (<i>Finite-Size Lyapunov Exponent</i>). Les valeurs élevées de FSLE permettent d'identifier les fronts et des filaments. Les zones ARS (<i>en rose</i>) correspondent au moment où l'oiseau concentre son effort de recherche alimentaire.	
Annexe 3	153
Mendez et al. (2016) Variability in foraging behaviour of red-footed boobies nesting on Europa Island. <i>Acta Oecologica</i> 72, 87-97	
Annexe 4	165
Mendez et al. (2017) Geographical variation in the foraging behaviour of the pantropical red-footed booby. <i>Marine Ecology Progress Series</i> 568, 217-230	
Annexe 5	179
Mendez et al. Ontogeny of foraging behaviour in juvenile red-footed boobies (<i>Sula sula</i>). <i>Scientific Reports</i> (en révision)	
Annexe 6	207
Mendez et al. Inter-population variation in the behaviour of juvenile red-footed boobies (<i>Sula sula</i>) (en préparation)	



Annexe 1. Durée et rayon de prospection maximal des fous à pieds rouges en fonction du sexe selon les années et les sites étudiés : A) pendant l'incubation, B) pendant l'élevage du poussin.



Annexe 2. Exemples de 6 trajets de fous à pieds rouges d'Europa superposés aux cartes de FSLE (*Finite-Size Lyapunov Exponent*). Les valeurs élevées de FSLE permettent d'identifier les fronts et des filaments. Les zones ARS (*en rose*) correspondent au moment où l'oiseau concentre son effort de recherche alimentaire.



Contents lists available at ScienceDirect

Acta Oecologica

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

Original article

Variability in foraging behaviour of red-footed boobies nesting on Europa Island*

Loriane Mendez ^{a,b,*}, Cedric Cotte ^c, Aurelien Prudor ^{a,b}, Henri Weimerskirch ^{a,b}^a Centre d'Etudes Biologiques de Chize (CEBC), UMR7372 CNRS, Université de La Rochelle 79360 Villiers-en-Bois, France^b ENTROPIE, UMR 9220 UR CNRS/IRD, Université de La Réunion, CS 92003, 97744 Saint Denis Cedex 9, Ile de La Réunion, France^c LOCEAN-IPSL, Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06/CNRS/MNHN, UMR 7159, F-75005 Paris, France

article info

Article history:

Received 11 February 2015

Received in revised form

29 October 2015

Accepted 30 October 2015

Available online 10 November 2015

Keywords:

Seabird

Foraging

Behaviour

Tropical

GPS

abstract

Seabirds are considered to be good indicators of the marine environment. However, little is known about the effects of environmental variability on the foraging behaviour of tropical seabirds. Red-footed boobies (RFB) nesting on Europa Island (Mozambique Channel) were fitted with GPS devices over four years and different breeding stages. We first show that the durations of foraging trips vary extensively according to the stage of the breeding, being short during brooding, intermediate during incubation and long during fledging. This result highlights the importance of considering breeding stage when conducting comparisons of foraging between sites or years. In addition, we show that RFB adjusted their foraging behaviour between years (2003, 2011, 2012 and 2013) according to the prevailing environmental conditions. During 2011, RFB made longer foraging trips with larger area-restricted search (ARS) zones over a larger total surface area, suggesting that the foraging conditions were probably poor. This year was characterized by a decrease of the major environmental drivers of the Mozambique Channel system, i.e. particularly low chlorophyll concentrations in the northern part of the Mozambique Channel, as well as a weak eddy activity. This observation suggests that environmental conditions may have altered the southward transport and concentration processes structuring the trophic chain, leading to adverse conditions for a central-place forager like the RFB. Our results emphasize that environmental and breeding stage variation should be taken into account to better understand the distribution of these predators in marine tropical ecosystems.

© 2015 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

1. Introduction

As top marine predators, seabirds are generally considered as good indicators of marine environment, reflecting the availability, variability and distribution of lower trophic levels (Furness and Camphuysen, 1997). They can concentrate in large numbers at specific breeding sites on land, and are thus relatively easy to study compared to other marine predators. Breeding seabirds have to

make continuous round-trips between the breeding site and foraging zones at sea, and are thus referred as 'central-place foragers' (Orlans and Pearson, 1979). According to the 'optimal foraging theory' (Charnov, 1976), foraging behaviour is adjusted to gain the most benefit for the lowest cost, so that fitness is maximised. When foraging at sea, individuals are expected to spend more time in more profitable areas with a higher prey concentration. This behaviour can be detected by a decrease in the flight speed and an increase in the sinuosity and is generally referred as 'area-restricted search' (ARS) behaviour (Kareiva and Odell, 1987). In contrast, a higher flight speed and a lower sinuosity would reduce the time spent within a high-density patch of prey, and thus indicate that the individual is not foraging but rather travelling. When food is less available, individuals may spend more time foraging, or at extended distances from colonies compared to when food is abundant (e.g. Burke and Montevecchi, 2009) and have a lower body condition (e.g. Harding et al., 2011). Individuals may also increase time foraging within ARS (Fauchald and Tveraa, 2003).

* No conflicts of interest are associated with this publication and no significant financial support for this work could have influenced its outcome. Loriane Mendez did all the tracks analysis, participated in the environmental analysis and wrote the publication. Cedric Cotte participated to the environmental analysis and helped with the writing. Aurelien Prudor was involved in three field missions, exported the GPS data and began to clean them. Henri Weimerskirch designed the study, organised the field work, participated in one field mission and corrected successive versions of the manuscript. All authors have approved the final article.

* Corresponding author.

E-mail address: mendez@cebc.cnrs.fr (L. Mendez).

Tropical waters are characterised by an overall lower productivity compared to temperate or polar waters (Longhurst and Pauly, 1987). The distribution and abundance of prey is believed to be more unpredictable than in colder waters (Ashmole, 1971). Foraging strategies must be particularly adapted to these constraints and are expected to be based on reduced flight costs (Ballance, 1995). Relatively fewer studies on seabirds have been carried out in tropical waters compared to other areas, but different foraging strategies to cope with the specific environmental conditions have already been described, such as the association with subsurface predators that make prey available for birds at the surface (Au and Pitman, 1986) or bimodal foraging to optimise self-feeding and the delivery of food to chicks (Sommerfeld and Hennicke, 2010; Sommerfeld et al., 2015; Young et al., 2010; Weimerskirch et al., 2008). However, little is known about the effects of environmental variability on the foraging behaviour of tropical seabirds.

Seabirds tend to forage in zones where primary productivity is high such as upwellings over shelves or fronts and eddies (e.g. Croxall and Wood, 2002; Weichler et al., 2004; Louzao et al., 2006; Vilchis et al., 2006). The Mozambique channel is characterized by intense mesoscale dynamics with large eddies (diameters of 100e 300 km) that are generated in the north and leads to a southward transport of waters throughout the channel, resulting in a strong spatiotemporal heterogeneity of productivity (De Ruijter et al., 2002; De Ruijter et al., 2004; Schouten et al., 2003).

The Red-footed booby *Sula sula* (RFB) is a pan-tropical oceanic species that feeds mainly on flying-fish and squid that are caught by plunge-diving or in flight, often in association with subsurface predators like tuna and dolphins that make these preys available at the surface (Au and Pitman, 1986). As in all members of Sulidae, except gannets, the male is smaller and lighter than the female (Nelson, 1978). During the breeding season, the female lays only one egg and both partners of a pair take turns at sea to forage and to feed the chick after hatching. The foraging behaviour of the RFB has been studied previously during the incubation and/or brooding stage, but only during one specific year (Kappes et al., 2011; Lewis et al., 2004, 2005; Lormee et al., 2005; Weimerskirch et al., 2005a, 2005b, 2006) or two years pooled together (Young et al., 2010). Therefore, the variability in their foraging behaviour when conditions at sea vary is yet unknown.

Individuals nesting on Europa Island (Mozambique Channel) were fitted with GPS loggers to collect their positions during foraging trips at sea during different breeding stages over 4 separate years. The aim of the study is to better understand in the RFB: i) the impact of the breeding stage on foraging behaviour, and ii) the interannual variability of foraging behaviour in connection to environmental conditions.

2. Material and methods

2.1. Field work

Field studies were conducted on Europa Island (22.3 S, 40.3 E; Local Time ¼ GMTþ3) in the Mozambique Channel, 300 km from the coasts of Madagascar and 500 km from the mainland coast of Africa. Europa hosts 2800e 3800 pairs of RFB during the breeding season, all located in the dry *Euphorbia stenoclada* forest of the northern part of the island (LeCorre and Jouventin, 1997). The breeding season starts with the laying/incubation stage in late August and September each year. This is followed by the brooding stage that occurs after egg hatching. The breeding season ends the following year in Februarye April with the fledging stage, when chicks learn how to fly and thus can leave the nest. Birds were tracked between September and November during incubation and/or brooding in 2003 (n ¼ 17), 2011 (n ¼ 33), 2012 (n ¼ 31) and 2013

(n ¼ 41). In 2014, they were studied in Januarye February during fledging (n ¼ 8, the end of the 2013 breeding season). To study the movements of birds at sea, adults were selected randomly and fitted with GPS loggers: 30 g Technosmart GPS (40 30 mm) in 2003 and 20 g iGotU GPS (32 22 mm) during the other years. GPS were attached under the three central tail feathers using Tesa tape. Depending on the year and the GPS type, locations were recorded every 10 s, 30 s, 60 s, 120 s or 300 s. Birds were captured on the nests, previously identified with a plastic tag and mapped. One bird per nest was marked on the tail or the breast with a spray paint in order to identify bird rapidly and from a distance. The colony was monitored several times per day to infer the duration of foraging trips and departure and return times of the birds. On several occasions during the field missions, different individuals were captured by hand or with a 6 m telescopic fishing pole fitted with a nylon noose for the birds nesting higher in the trees. They were measured (culmen height and length, wing length) and weighed in a bag with a spring balance. When recaptured for logger recovery, they were weighed again to estimate the gain or loss of weight. In a few cases, both partners at the same nest were fitted with GPS. Boobies were sexed by voices when possible (males have a higher pitched voice than females; Nelson, 1978) or by measurements (females are larger than males; Nelson, 1978; Weimerskirch et al., 2006). Blood samples were also collected in some cases to confirm by molecular sexing the inferred sex in the field (Weimerskirch et al., 2006).

2.2. Analysis of foraging trips

A total of 321 tracks were collected from the four different breeding seasons (n ¼ 17 in 2003, n ¼ 34 in 2011, n ¼ 39 in 2012, n ¼ 165 and 69 in 2013 and 2014 respectively). These tracks represented 1 to 17 successive foraging trips of 112 birds. Complete tracks, starting from the departure of the bird from the nest and ending to his return to the starting point, represented 88% of the total number of tracks. Incomplete tracks were due to battery failure of the GPS devices. Duration of foraging trip (h), total distance covered (km), maximum range from the colony (km) and proportion of time sitting on the water (%) with speeds lower than 10 km h⁻¹ corresponding to birds on the water or diving (Weimerskirch et al., 2005b), were calculated for each track. All analyses were conducted in R 3.1.2 (R Development Core Team, 2014).

2.3. ARS behaviour

First-passage time (FPT) analysis was used in order to detect ARS behaviour. FPT is defined as the time required to cross a circle with a given radius (Fauchald and Tveraa, 2003). First, the track was discretized every 50 m through a linear interpolation to obtain movement representations based on a constant step length. FPT was calculated at each location with radii ranging from 0.1 km to 0.9 km, 1 km to 10 km, 12 km to 20 km and 25e 100 km, with an increment of 0.1 km, 0.5 km, 2 km and 5 km, respectively. Peaks in log-transformed variance of the FPT as a function of the radius size were identified, indicating the ARS scale at which the individual increased its search effort. In order to study the behaviour at different scales, one main peak per range of radii was kept, such that the same trip may contain ARS up to 4 different scales. Each foraging trip was then split into homogenous segments using Lavielle's method (R package *adehabitatLT*; Calenge, 2006). Segments with a mean FPT value higher than the mean FPT value of the track were considered as ARS behaviour. The analysis was conducted in R following Pinaud (2008). Trip parameters related to ARS were then estimated: number of ARS per trip, total distance

covered in ARS (km), maximum distance from the colony (km) and proportion of time spent sitting on the water within ARS (%).

2.4. Spatial distribution

Kernel estimation (Worton, 1989) was used to determine the utilization distribution (UD) probability based on the locations of individuals. Kernel density approaches offer the advantages of being widely used, and capable of identifying population-level core habitat areas. Geographic coordinates from GPS tracks were transformed using the projected CRD Moznet/UTM zone 37S. We used the function `kernelUD` implemented in the R package `adehabitatHR` (Calenge, 2006). The average scale of area-restricted search (Pinaud and Weimerskirch, 2005) was used as smoothing parameter (h values). We used the function `getverticeshr` to estimate the size of general (95%) and core (50%) foraging areas.

2.5. Environmental drivers

Depth was delineated using bathymetry data of one minute resolution from The National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) using the R package `marmap` (Pante and Simon-Bouhet, 2013). Sea surface temperature (SST) and chlorophyll concentration (Chl *a*) were both obtained from the MODIS-Aqua satellite (<http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni>). Monthly composite of SST (in °C) and Chl *a* (in mg m⁻³) were obtained at a spatial resolution of 4 km. Since the Mozambique Channel is characterised by a strong eddy activity that influences top predators distribution (Weimerskirch et al., 2004; Tew Kai and Marsac, 2010), we used an indicator of mesoscale physical activity, the eddy kinetic energy (EKE) calculated as $EKE = \frac{1}{2} (U^2 + V^2)$ where U and V are zonal and meridional geostrophic currents components, respectively, derived from altimetry. In brief, the EKE is the energy associated with the turbulent part of the flow of a fluid and is calculated from sea-level anomaly (SLA).

The Mozambique channel hosts a biological contrast between inshore (highly productive areas along Mozambique and Madagascar coasts) and offshore areas (less productive areas) (Machu and Garçon, 2001; Tew Kai and Marsac, 2009). Thereby, we chose to exclude the inshore waters, as Europa was located in the middle of the Channel in the pelagic domain. Since calculating time series over a wide area along the canal could hide fine variations, we considered the SST and Chl *a* in two distinct areas: the northern part (12e15 S, 42e46 E) where eddy activity forms and the southern part where eddies rapidly move south (18e21 S, 38e42 E). For the EKE, the southern part was extended over a larger area around Europa (17e25 S).

2.6. Statistical analysis

Two different main comparisons of trip parameters were made: i) between breeding stages, using data from the 2013e2014 breeding season, ii) between years during brooding, where tracks from the 4 breeding seasons of this study were available. Whereas sex-specific differences are found in the 2003 data set (Weimerskirch et al., 2006), we found no sex-specific difference in foraging parameters using the entire data set (including additional new tracks from 2011, 2012, 2013 and 2014). Therefore males and females were pooled together for all analyses, except for the weight-analysis due to the strong sexual dimorphism of the species (Nelson, 1978; Weimerskirch et al., 2006). Absence of sex-specific differences were similarly found in other sites for this species (Kappes et al., 2011; Lewis et al., 2005; Young et al., 2010). Because each year some individuals were tracked for several trips, mixed model ANOVA were applied to test for differences in trip

parameters between breeding stages and between years, using the function `lme` in the R package `nlme` (Pinheiro et al., 2015). Variables were transformed to improve the normality. Duration, total distance covered, maximum range and ARS scales were previously square-root transformed. Proportion of time sitting on the water was arcsine transformed. 'Duration', 'distance covered' etc. were the dependant variables, 'year' or 'breeding stage' were fixed factors and 'individual' was a random factor. For the analysis of parameters within ARS, 'trip ID' nested into 'individual' was set as a random effect. Tukey HSD test were used to calculate post hoc comparisons on each factor in the model using the function `glht` from the R package `multcomp` (Hothorn et al., 2008). Pearson's r was used to look for correlation between trip parameters. Values are given as average \pm standard deviation (SD).

3. Results

3.1. General foraging behaviour

Almost all trips were performed during the day and lasted on average 6.4 ± 4.4 h. Only 5 trips lasted more than 24 h, including 3 outliers where birds spent several days at sea during the tropical storm Guito (19e20 February 2014). These trips were excluded from the analysis. Trip duration ranged between 0.27 and 14.9 h (Fig. 1). Trips were oriented in all directions (Fig. 2a), covering a general foraging area (95% of locations) of 33 580 km² and a core foraging area (50% of locations) of 4360 km² (Fig. 2b). The range from the colony was on average 47 ± 37 km, with a maximum of 166 km. The total distance covered was on average 141 ± 101 km. The duration of trips was significantly related to the total distance covered ($r = 0.94$, $n = 259$, $p < 0.001$) and the maximum range ($r = 0.95$, $n = 259$, $p < 0.001$) (Fig. 3). ARS behaviour was detected in 298 out of the 315 tracks (95%). Most ARS zones were located near the maximum foraging range (Fig. 4), at a mean distance from the colony of 47 ± 36 km (range 2.8e176 km). Each track included on average 2.1 ± 1.2 ARS (range 1e7 ARS).

3.2. Comparison between breeding stages

Trip parameters of 208 tracks of 44 individuals were compared during the same breeding season that started in 2013 and finished in 2014 (Fig. 5). Three parameters were significantly different depending on breeding stage: the duration of trips (mixed ANOVA, $F_{2,41} = 6.6$, $p = 0.003$), the total distance covered (mixed ANOVA, $F_{2,41} = 3.9$, $p = 0.029$) and the maximum range ($F_{2,41} = 4.6$, $p = 0.016$). Post hoc comparisons (see Appendix 1) indicate that

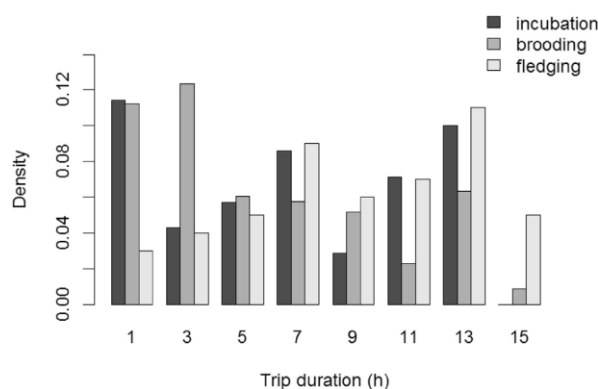


Fig. 1. Distribution of trip durations according to the breeding stage.

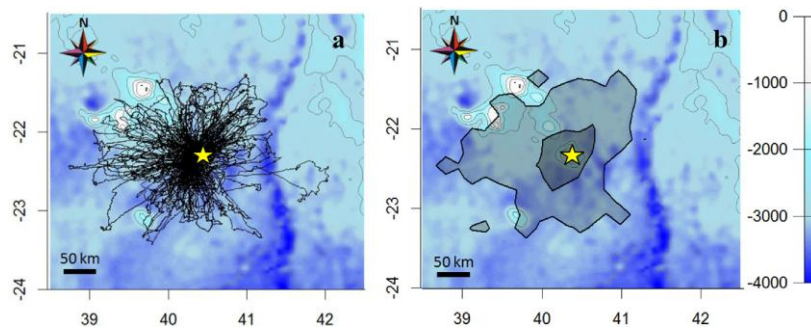


Fig. 2. Bathymetric map of the central Mozambique Channel with a) all tracks ($n = 315$) and b) general (95% light) and core (50% dark) foraging areas of red-footed boobies nesting on Europa Island (yellow star), all years pooled (2003, 2011, 2012, 2013 and 2014). (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

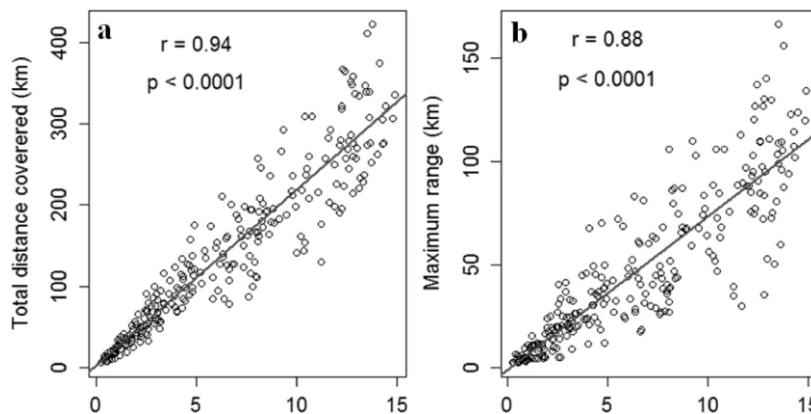


Fig. 3. Pairwise linear regression between a) trip duration and total distance covered; b) trip duration and maximum range from the colony.

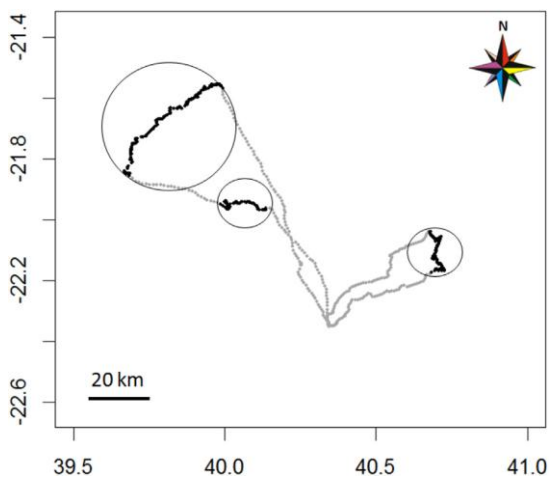


Fig. 4. Example of foraging trips of 2 red-footed boobies nesting on Europa Island recorded by GPS. Each dot is a GPS position, represented in grey during commuting and in black during Area-Restricted Search (ARS). Circles indicate the size of the ARS.

these parameters were shorter during brooding (respectively 5.0 ± 3.9 h, 107 ± 85 km, 35 ± 29 km; $n = 126$) than during fledging (8.9 ± 4.1 h, 178 ± 86 km, 65 ± 34 km; $n = 50$). Intermediate values

were observed during incubation (6.8 ± 4.4 h, 138 ± 95 km, 50 ± 37 km; $n = 32$). The proportion of time when birds were sitting on the water did not differ significantly between breeding stages (mixed ANOVA, $F_{2,41} = 1.3$, $p = 0.278$). The foraging area (Table 2), represented by the 95% estimation of the utilization distribution with the kernel method, was much larger during fledging ($32\,933$ km²) than brooding ($14\,890$ km²) and incubation ($12\,539$ km²).

The foraging behaviour within ARS was compared between the three breeding stages (Table 1 & Appendix 1). The mean numbers of ARS were similar (mixed ANOVA, $F_{2,41} = 1.5$, $p = 0.31$). As for the full trips, duration of ARS and maximum distance between ARS and the colony were smaller during brooding than during the other breeding stages (mixed ANOVA, $F_{2,41} = 6.4$, $p = 0.004$). However, the distance covered within ARS did not differ significantly depending on the breeding stage (mixed ANOVA, $F_{2,41} = 2.8$, $p = 0.07$). The mean proportion of time sitting on the water within ARS was higher than during complete trips ($49\% \text{ vs } 34\%$ respectively; Welch's t-test, $t = 12.1$, $df = 598.2$, $p < 0.0001$) and differed between stages (mixed ANOVA, $F_{2,41} = 4.3$, $p = 0.02$), with higher values during fledging than during brooding.

3.3. Interannual comparison

A strong sexual dimorphism was observed (Fig. 6), with females being significantly heavier than males (ANOVA, $F_{1,151} = 172.1$,

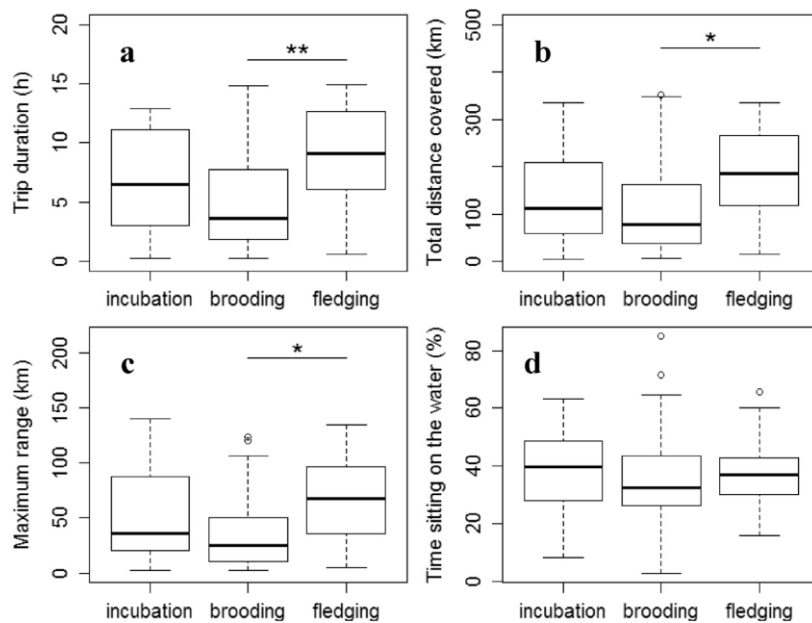


Fig. 5. a) Trip duration, b) total distance covered, c) maximum range from the colony and d) proportion of time sitting on the water, according to the breeding stage: incubation (n = 32), brooding (n = 126) and fledging (n = 50).

Table 1

Foraging parameters within area-restricted search (ARS) of red-footed boobies according to the breeding stage. Parameters different at the 0.05 level of significance are in bold.

	Incubation		Brooding		Fledging	
	mean ± SD	n	mean ± SD	n	mean ± SD	n
Number of ARS per trip	2.1 ± 1.1	29	2.2 ± 1.2	116	1.9 ± 1.1	48
Duration (h)	3.0 ± 2.4	61	1.8 ± 1.9	254	3.0 ± 2.3	90
Total distance covered (km)	32.2 ± 29.5	61	21.6 ± 23.1	254	31.3 ± 28.4	90
Maximum distance from the colony (km)	55.9 ± 36.6	61	34.2 ± 27.4	254	60.2 ± 34.3	90
%time sitting on the water	58 ± 21	61	49 ± 22	254	61 ± 21	90

Table 2

General (95%) and core (50%) foraging area of red-footed boobies nesting on Europa according to the breeding stage.

	Incubation (n = 34)	Brooding (n = 126)	Fledging (n = 60)
95% foraging area (km ²)	12 539	14 890	32 933
50% foraging area (km ²)	1547	1715	5490

$p < 0.0001$). Body weights were significantly different between years (ANOVA, $F_{3,151} = 3.5$, $p = 0.02$). Birds were on average lighter in 2011 than during the other years, but only the differences between 2011 and 2012 were significant according to post-hoc comparisons.

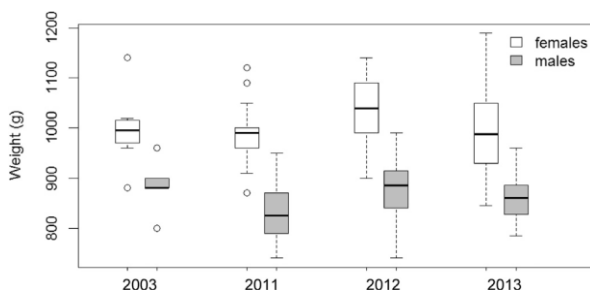


Fig. 6. Weight of red-footed boobies during brooding according to the year: 2003 (n = 8 females; n = 5 males), 2011 (n = 17; n = 26), 2012 (n = 17; n = 36) and 2013 (n = 28; n = 19).

During brooding, the duration of the trips (mixed ANOVA, $F_{3,58} = 7.8$, $p < 0.001$), the total distance covered (mixed ANOVA, $F_{3,58} = 9.9$, $p < 0.001$) and the maximum range from the colony (mixed ANOVA, $F_{3,58} = 6.7$, $p < 0.001$) were significantly different between years (Fig. 7). Post hoc comparisons (see Appendix 2) showed longer trips in 2011 (respectively 9.5 ± 4.3 h, 244 ± 122 km and 78 ± 50 km; n = 28) than in 2012 (4.3 ± 2.8 h, 118 ± 78 km and 34 ± 27 km; n = 16) and 2013 (5.0 ± 3.9 h, 107 ± 85 km and 35 ± 29 km; n = 126) at the 0.05 level of significance. Trips were also shorter in 2003 compared to 2011 (4.6 ± 2.6 h, 119 ± 59 km and 30 ± 14 km; n = 4) but the difference was not significant, probably because of the small sample size. The proportion of time spent on the water differed significantly between years (mixed ANOVA, $F_{3,58} = 31.6$, $p < 0.001$), with significantly higher values in 2013 ($34 \pm 14\%$) than in 2003 ($9 \pm 3\%$), 2011 ($17 \pm 5\%$) and 2012 ($13 \pm 6\%$). The distribution of the duration and maximum range of foraging trips (Fig. 8) shows that the increase in these parameters in 2011 is due to birds making a larger proportion of long trips (in duration and range), leading to a tendency for a bimodal distribution of trips in 2011 compared to the other years.

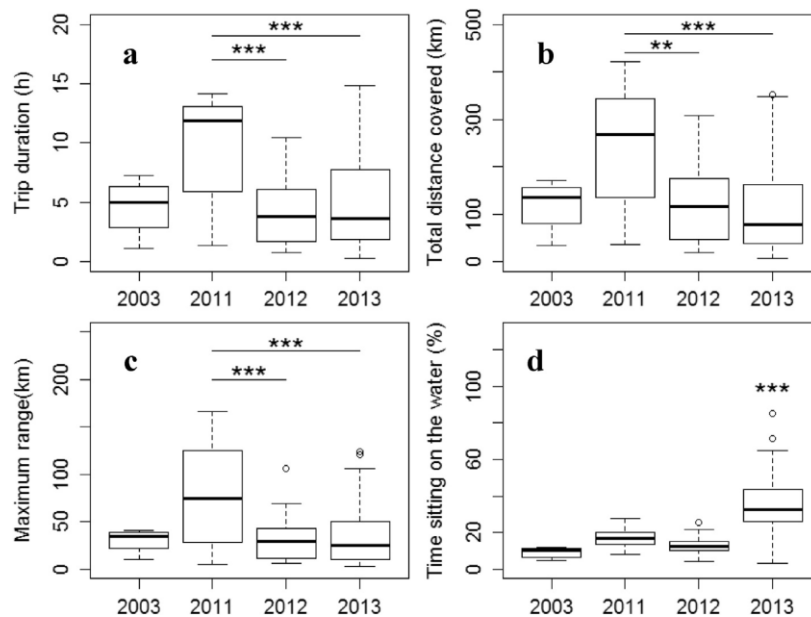


Fig. 7. a) Trip duration, b) total distance covered, c) maximum range from the colony and d) proportion of time sitting on the water during brooding according to years: 2003 (n = 4), 2011 (n = 28), 2012 (n = 16) and 2013 (n = 126).

Foraging parameters within the ARS zones identified were compared between years (Table 3 & Appendix 2). The number of ARS per trip did not vary significantly between years (mixed ANOVA, $F_{3,58} = 1.84$, $p = 0.15$). We observed the same patterns within ARS and for the entire trip. Indeed, duration of ARS (mixed ANOVA, $F_{3,58} = 0.02$, $p = 0.0001$), distance covered within ARS (mixed ANOVA, $F_{3,58} = 10.9$, $p < 0.0001$) and maximum range between ARS and the colony (mixed ANOVA, $F_{3,58} = 9.26$, $p < 0.0001$) were significantly larger in 2011 than during other years. In addition, the proportion of time spent sitting on the water within ARS zones was higher in 2013 (mixed ANOVA, $F_{3,58} = 10.6$, $p < 0.0001$). The foraging area was much larger in 2011 (26 315 km²) than during the other years (range 1588e 14 890 km², Table 4).

3.4. Variability of environmental drivers

The chlorophyll a concentration in the Mozambique Channel is overall low. The average concentration during the 2003e 2013 period was 0.153 ± 0.021 mg m⁻³ in the southern zone of the channel and 0.154 ± 0.023 mg m⁻³ in the northern zone. In the northern zone (Fig. 9a), the productivity was the highest in 2003 and decreased to a minimum reached in 2011, followed by an increase. In the southern zone (Fig. 9b), a completely different pattern was observed, with more variation over the years. The average value of eddy kinetic energy in the southern part of the Mozambique Channel around Europa between 2003 and 2013 was 1000 ± 107 cm² s⁻². As observed for the chlorophyll a parameter in the northern sector, a decrease of the mesoscale activity occurred

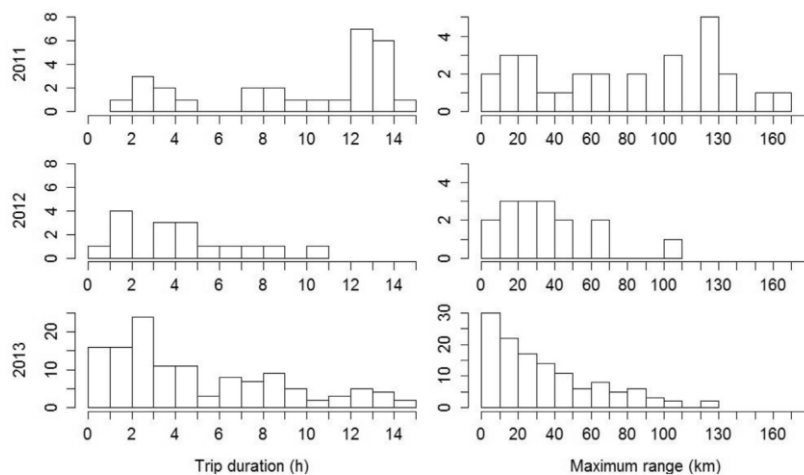


Fig. 8. Trip duration (h) and maximum range (km) from the colony according to years: 2011 (n = 28), 2012 (n = 16) and 2013 (n = 126), 2003 is not shown due to the small sample size.

Table 3

Foraging parameters within area-restricted search (ARS) of red-footed boobies according to years. Parameters different at least at the 0.05 level of significance are in bold.

	2003		2011		2012		2013	
	mean \pm SD	n	mean \pm SD	n	mean \pm SD	n	mean \pm SD	n
Number of ARS per trip	1.3 \pm 0.5	4	2.0 \pm 0.8	28	2.6 \pm 1.5	16	2.2 \pm 1.2	116
Duration (h)	1.5 \pm 1.1	5	3.3 \pm 2.1	55	0.9 \pm 0.9	42	1.7 \pm 1.9	254
Total distance covered (km)	28.8 \pm 20.6	5	46.0 \pm 32.8	55	16.7 \pm 16	42	21.6 \pm 23.1	254
Maximum distance from the colony (km)	26.8 \pm 14	5	77.3 \pm 48.1	55	24.5 \pm 16.2	42	34.2 \pm 27.4	254
%time sitting on the water	15 \pm 6	5	37 \pm 15	55	28 \pm 23	42	49 \pm 22	254

Table 4

General (95%) and core (50%) foraging area of red-footed boobies nesting on Europa according to years.

	2003 (n ¼ 4)	2011 (n ¼ 28)	2012 (n ¼ 16)	2013 (n ¼ 126)
95%foraging area (km ²)	1588	26 315	7537	14 890
50%foraging area (km ²)	220	3947	1138	1715

with a minimum in 2011 ($843 \pm 63 \text{ mg m}^{-3}$), followed by an increase (Fig. 10).

4. Discussion

In this study we showed that RFB nesting on Europa varied extensively their foraging behaviour in relation to the different stages of the breeding season, but also between years in relation to the prevailing environmental conditions.

4.1. Foraging behaviour during the breeding season

The duration of foraging trips of RFB varied extensively according to the stage of the breeding season, being intermediate during incubation, shorter during brooding of the chick and longer during fledging i.e. the late chick-rearing period. Monitoring of the nest attendance of RFB in Europa has already revealed that trip duration decreased from the incubation to the brooding stage (Lormee et al., 2005). This trend was confirmed later by the use of loggers, with a mean trip duration of 10 h and a range of 67 km during incubation, versus 5 h and a range of 39 km during brooding (Weimerskirch et al., 2005a). Here we found that trips during incubation lasted on average 7 h with a foraging range of 50 km, compared to 5 h for a range of 35 km during brooding. It is known

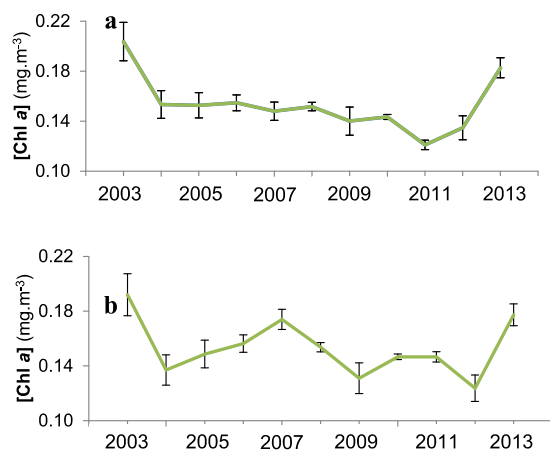


Fig. 9. Time series of winter (June–August) mean chlorophyll a concentration (\pm SD) a) in the north and b) in the south of the Mozambique Channel, over the 2003e2013 period.

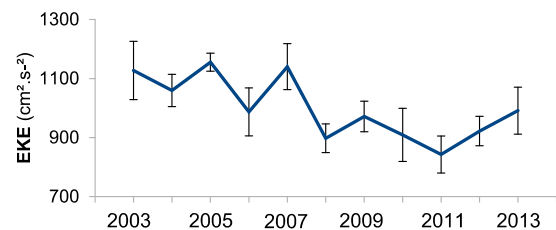


Fig. 10. Time series (September–October) of mean eddy kinetic energy (EKE) (\pm SD) in the south of the Mozambique Channel around Europa over the 2003e2013 period.

that foraging effort can be higher during brooding than incubation, because birds have to minimize their time at sea to maximize the rate of food delivery to chicks, and at the same time alternate with their partner on the nest to guard the small chick. In contrast, Young et al. (2010) observed that trip distribution during brooding of RFB on Palmyra Atoll in the equatorial Pacific Ocean was bimodal, suggesting important behavioural differences between sites. This strategy is also used in masked boobies *Sula dactylatra* (Weimerskirch et al., 2008; Sommerfeld et al., 2015) and many Procellariiform species (Shaffer et al., 2003; Weimerskirch et al., 1993). For example, red-tailed tropicbirds *Phaethon rubricauda* on Christmas Island had a bimodal pattern of foraging during brooding, when the feeding pressure is higher, whereas incubating adults undertook only long trips (Sommerfeld and Henny, 2010). The alternation of short and long foraging trips could allow the optimisation of simultaneous food delivery to chicks and self-feeding when local resources are poor (Weimerskirch et al., 1993). The absence of that pattern in Europa during favourable years could thus mean that there are sufficient resources nearby the colony. However during unfavourable years such as in 2011, birds may have to shift to a bimodal strategy as they do at other sites where food availability is lower (Young et al., 2010).

Far less is known about RFB adults' foraging behaviour when they are provisioning large chicks. In our study we show that the duration of trips, the distance covered and the maximum range from the colony were much longer at this stage than during brooding and, to a lesser extent, than during incubation. This can be explained by the increased chick needs as it grows larger, after the first month of brooding. At the end of the breeding season, when chicks start to forage at sea on their own but are still fed by the parents, their food requirement may be reduced, and adults could progressively supply the chick in a smaller extent. In Dong Island (northern South China Sea), Guo et al. (2010) reported that when

parents feed large chicks, they progressively decrease provisioning from the first fledging of the chick until his independence. At the same time, juveniles' foraging trips lengthened progressively and this period served mainly to juvenile birds to develop foraging skills (Guo et al., 2010). Because the period of fledging occurs 3e4 months after hatching, an alternative explanation could be that the increasing length of the trips is the result of a seasonal displacement of resources farther from the colony.

Most of the previous studies on RFB were carried out during the period pooling incubation and brooding. We saw here that foraging behaviour varies extensively between breeding stages, highlighting the importance to consider the same stage when doing comparisons between sites or years.

4.2. Variability of the foraging range between sites

Traditionally, the RFB has been considered to be the most pelagic of all boobies (Nelson, 1978; Schreiber et al., 1996). At Europa, it was thought that RFB were strictly diurnal forager and that they never spent the night at sea (Weimerskirch et al., 2005a). Here we confirmed that most of the birds left early in the morning and returned to the colony before or just after dusk, but a few individuals spent the night at sea. The tracks of three of these five individuals coincide with the tropical storm Guito (19e 20 February 2014). Birds could have been caught in the storm, preventing them from returning to the colony, or could deliberately have avoided the storm. Daylight in Europa during the studied seasons was on average 12.5 h and trips lasted on average 6.4 ± 4.4 h, allowing each partner of a pair to make a foraging trip during the same day. If the limited-time of daylight represents a constraint to foraging, it is less apparent in Europa than for example in Johnston Atoll (central Pacific Ocean), where average trip duration of RFB was 14 h (Lewis et al., 2004), i.e. slightly longer than the local daylight duration.

Foraging trips at Europa were longer than at Tromelin Island where mean duration was 4 h and maximum range was 31 km (Kappes et al., 2011). In a study of two nearby islands in the oligotrophic central Pacific, Young et al. (2015) observed that RFB foraged farther, faster, and for longer durations around Tern Island (average duration of 8 h, maximum range of 61 km and absolute area of polygon of 37 789 km²) than at Palmyra Atoll (respectively 13 h, 105 km and 52 089 km²). These differences between sites can be explained by the size of populations and associated intra-specific competition (Gremillet et al., 2004; Wakefield et al., 2013). However, maximum ranges of brooding birds were greater at Palmyra than at Europa, despite larger numbers of RFB nesting at Europa. Europa has nonetheless a relatively small population that may explain the relatively short duration and short range of foraging trips of RFB compared to other sites. However, observed variability in foraging range can also be influenced by environmental factors like the presence of oceanographic features (Harding et al., 2013) or the variation in oceanic productivity around the colony (Ballance et al., 1997; Paiva et al., 2010). Indeed, overall RFB appear to have a very variable duration of foraging trips according to the sites that lie in contrasted environmental conditions. Although the trip duration is influenced by a variety of factors, the primary factor influencing duration may be the availability of prey, the lower the availability of prey, the longer the foraging trips to find and catch sufficient amounts of prey or to reach distant more productive areas (e.g. Suryan et al., 2000). A comparison of the oceanographic conditions around the different breeding sites would be necessary to test these hypotheses.

4.3. Optimisation of the foraging behaviour

When seabirds reach a patch of prey, they are supposed to

reduce their speed and increase their sinuosity to remain in the zone of interest and maximize their probability of prey acquisition (Weimerskirch et al., 2007). This behaviour was clearly detectable on GPS tracks of RFB. The strategy of the RFB was to rapidly leave the colony with a nearly linear path until reaching a zone where an ARS (Area-Restricted Search) was performed and then rapidly return to the colony. ARS were almost systematically located at the maximum range of the trip, similar to other Sulid species such as Peruvian boobies (Weimerskirch et al., 2012) or northern and Cape gannets (Garthe et al., 1999; Gremillet et al., 2004). RFB nesting on Europa seemed to have smaller ARS nested into larger ones, as is the case for yellow-nosed albatross *Thalassarche carteri* for example (Pinaud and Weimerskirch, 2005). That scale-dependent pattern of foraging movement fits well with the heterogeneous and hierarchical distribution of patchy resources (Fauchald, 1999).

RFB spent on average two-thirds of their foraging time in flight, the rest sitting on the water or diving. This proportion is higher than in seabirds from temperate or polar waters such as gannets (Garthe et al., 1999, 2003; Ropert-Coudert et al., 2004), alcid (Kato et al., 2003) or albatrosses (Weimerskirch and Guionnet, 2002). The proportion of time sitting on the water (when speed was lower than 10 km h⁻¹) was the same during incubation, brooding and fledging (34e 38% on average). This could mean that RFB did not increase their foraging effort by plunging more often for example during brooding to balance the fact that trips were shorter during this breeding stage. Nevertheless this parameter should be interpreted carefully because we did not distinguish between birds foraging or resting on the surface of the water. This issue was well studied by Sommerfeld et al. (2013), who observed that ARS zones of masked boobies are often falsely detected when birds are resting on the water, mostly during short trips in close proximity to the colony. Nonetheless, the probability of ARS behaviour increased with the number of dives, suggesting that ARS behaviour may anyway be used as a proxy to identify important feeding areas. During brooding, we observed that birds made shorter trips and used larger ARS zones where they concentrated their foraging effort.

4.4. Interannual variation in the foraging behaviour

In 2003, only trips to the east were observed, but sample size was small (Weimerskirch et al., 2005a). However, this result was not observed in the other years, when birds headed in all directions. This pluriannual study confirms that RFB nesting on Europa did not exhibit directional preference nor orient their trip towards well defined foraging areas.

This study shows that foraging parameters of RFB varied extensively between years, and that 2011 was probably unfavourable compared to other years. Indeed, foraging trips were about twice as long in duration and length, with birds using a larger total surface area and larger ARS zones. Although the number of tracks obtained in 2011 was five times less than in 2013, the global foraging surface area was almost twice the size, highlighting an unusual behaviour in 2011. The ARS zones were also longer in duration and length.

The distribution of the duration and range of foraging trips also suggested that RFB may adopted a bimodal foraging strategy in 2011 when condition were unfavourable, whereas during other years the distribution was more Poisson-shape. RFB may have thus flexible foraging strategy, with short trips when conditions are favourable, and with the alternation of short and long trips when conditions around a site close to productive waters become unfavourable some years, or in sites where waters are unfavourable every season, such as in the North Pacific colonies (Young et al., 2010).

4.5. Influence of environmental parameters

As seabirds tend to forage in zones where primary productivity is high and predictable, they are supposed to search for specific predictable processes where productivity and prey availability are increased such as bathymetric features (e.g. Bograd et al., 1997; Maxwell et al., 2012). However, we saw that RFB nesting on Europa headed in all direction and didn't target specific topographic structures such as the close Bassas da India seamounts. RFB may rather search for mobile and transient oceanographic features such as eddies that move southward in the Mozambique Channel (Tew Kai and Marsac, 2010). In polar and temperate pelagic waters, it is known that resources are often predictable so that top predators tend to target associated oceanographic features such as fronts or eddy edges (eg. Cotte et al., 2011). In tropical waters, that are in comparison less productive, several studies on tropical seabirds used chlorophyll and/or SST to explain their use of specific areas (Ballance et al., 1997; Jaquemet et al., 2005). Previous work suggested that RFB generally headed in the direction of zones where productivity was enhanced (Weimerskirch et al., 2005a).

We hypothesize that the foraging conditions were probably poor for RFB in 2011 compared to other years, since trips were significantly longer and birds lighter. Birds may have had to forage further and longer to bring enough food to the chick. Indeed, 2011 was a poor year in terms of chlorophyll concentration in the northern part of the Mozambique Channel, but not in the southern part where Europa is located. This year also presented the weakest mesoscale activity (through EKE) around Europa over the whole 10-years period, suggesting a decline in food supply, since mesoscale activity was reported to affect productivity (Jose et al., 2014; Tew Kai and Marsac, 2009). Considering the lifetime of organisms, a depletion in primary production in the north of the Channel will induce a lower density of zooplankton later southwards, and subsequently less prey available for seabirds. The edge of eddies is known to be beneficial for the concentration of prey due to their structuring effect (Sabarros et al., 2009). For instance, the probability of observing the feeding of great frigatebirds *Fregata minor* breeding in Europa is positively linked with the development of dynamical fronts at the edge of eddies (Tew Kai et al., 2009; De Monte et al., 2012; Jaquemet et al., 2014). During ship-based surveys, Jaquemet et al. (2014) observed that RFB concentrated in divergence zones characterised by low sea level anomalies, low geostrophic currents, and high zooplankton biomass close to the surface. A global reduction of the eddy activity in 2011 could thus have altered the transport and concentration processes structuring the trophic chain, leading to adverse conditions for a central-place forager like the RFB.

5. Conclusion

Thanks to a large data set over different breeding stages and

Appendix 1
Foraging parameters of red-footed boobies studied during the 2013e 2014 breeding season.

	Incubation		Brooding		Fledging	
	mean \pm SD	n	mean \pm SD	n	mean \pm SD	n
Trip duration (h)	6.8 \pm 4.4	32	5.0 \pm 3.9	126	8.9 \pm 4.1	50
Total distance covered (km)	138 \pm 95	32	107 \pm 85	126	178 \pm 86	50
Maximum range (km)	50 \pm 37	32	35 \pm 29	126	65 \pm 34	50
%time sitting on the water	38 \pm 14	32	34 \pm 14	126	37 \pm 11	50
Number of ARS per trip	2.1 \pm 1.1	29	2.2 \pm 1.2	116	1.9 \pm 1.1	48
Duration of ARS (h)	3.0 \pm 2.4	61	1.8 \pm 1.9	254	3.0 \pm 2.3	90
Total distance covered within ARS (km)	32.2 \pm 29.5	61	21.6 \pm 23.1	254	31.3 \pm 28.4	90
Maximum distance of ARS from the colony (km)	55.9 \pm 36.6	61	34.2 \pm 27.4	254	60.2 \pm 34.3	90
%time sitting on the water within ARS	58 \pm 21	61	49 \pm 22	254	61 \pm 21	90

several years, we have shown that RFB nesting on Europa varied extensively their foraging behaviour in poor and heterogeneous waters according to the stage of the breeding cycle and the environmental variability. Since we observed variations between the different stages of the breeding season within a specific year, we strongly encourage future work to consider the same stages when comparing foraging parameters between sites or years. Foraging behaviour also varied extensively between years, probably in relation to the prevailing environmental conditions. In 2011, foraging trips were longer in duration and range, suggesting unfavourable conditions compared to other years. Particularly low productivity and low eddy activity matched this modified foraging behaviour.

Since RFB inhabit all tropical oceans around the world (Schreiber et al., 1996), this species is a good model to study the influence of environmental conditions on habitat and foraging behaviour of a top marine predator in tropical ecosystems. In this study we focused on the colony nesting on Europa, but important differences in foraging behaviour appear to exist between sites. It would be interesting in the future to compare the behaviour of individuals breeding in different sites with sharply contrasted oceanographic conditions. This would help to understand why such differences occur, to predict the favourable oceanic areas for these predators, and overall to learn more about the potential environmental conditions involved in the evolution of foraging behaviours. Besides the fundamental interest to study these questions, a better understanding of the distribution of these marine predators would provide information on high-biodiversity areas in marine pelagic ecosystems.

Acknowledgements

This research was supported by France's "Iles Eparses" program (2011e 2013) managed by CNRS-InEE (Institut Ecologie et Environnement) with the financial support of CNRS-InEE, CNRS-INSU (Institut National des Sciences de l'Univers), IRD (Institut de Recherche pour le Développement), AAMP (Agence des Aires Marines Protegees) and the logistic support of TAAF (Terres Australes et Antarctiques Françaises). This work was also part of the program EARLYLIFE, funded by a European Research Council Advanced Grant under the European Community's Seven Framework Program FP7/2007e 2013 (Grant Agreement ERC-2012-ADG_20120314 to Henri Weimerskirch). We thank Jean-Baptiste Pons, Sebastien Jaquemet, Matthieu LeCorre and Matthieu Bastien for their assistance in the field. Thanks to Francis Marsac for help with the interpretation of environmental data and Benoît Simon-Bouhet for help with the marmap package. We also thank Jacquelyn Grace for English language proofreading and two anonymous reviewers for their extensive comments on an earlier version of the manuscript.

Appendices

Appendix 2

Foraging parameters of red-footed boobies studied during brooding in 2003, 2011, 2012 and 2013.

	2003		2011		2012		2013	
	mean \pm SD	n	mean \pm SD	n	mean \pm SD	n	mean \pm SD	n
Trip duration (h)	4,6 \pm 2,6	4	9,5 \pm 4,3	28	4,4 \pm 2,8	16	5,0 \pm 3,9	126
Total distance covered (km)	119 \pm 59	4	244 \pm 122	28	118 \pm 78	16	107 \pm 85	126
Maximum range (km)	30 \pm 14	4	78 \pm 50	28	34 \pm 27	16	35 \pm 30	126
%time sitting on the water	9 \pm 3	4	17 \pm 5	28	13 \pm 6	16	34 \pm 14	126
Number of ARS per trip	1,3 \pm 0,5	4	2,0 \pm 0,8	28	2,6 \pm 1,5	16	2,2 \pm 1,2	116
Duration of ARS (h)	1,5 \pm 1,1	5	3,3 \pm 2,1	55	0,9 \pm 0,9	42	1,7 \pm 1,9	254
Total distance covered within ARS (km)	28,8 \pm 20,6	5	46,0 \pm 32,8	55	16,7 \pm 16	42	21,6 \pm 23,1	254
Maximum distance of ARS from the colony (km)	26,8 \pm 14	5	77,3 \pm 48,1	55	24,5 \pm 16,2	42	34,2 \pm 27,4	254
%time sitting on the water within ARS	15 \pm 6	5	37 \pm 15	55	28 \pm 23	42	49 \pm 22	254

References

- Ashmole, N.P., 1971. Seabird ecology and the marine environment. In: Farner, D.S., King, J.R. (Eds.), *Avian Biology*, vol. 1. Academic Press, New York, pp. 223e 286.
- Au, D.W.K., Pitman, R.L., 1986. Seabird interactions with dolphins and tuna in the eastern tropical Pacific. *Condor* 88, 304e 317.
- Ballance, L.T., 1995. Flight energetics of free-ranging red-footed boobies (*Sula sula*). *Physiol. Zool.* 68, 887e 914.
- 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, 1502e 1518. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1502:SCSAAP\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1502:SCSAAP]2.0.CO;2).
- Bograd, S.J., Rabinovich, A.B., LeBlond, P.H., Shore, J.A., 1997. Observations of seamount-attached eddies in the north pacific. *J. Geophys Res-Oceans* 102, 12441e 12456. <http://dx.doi.org/10.1029/97JC00585>.
- Burke, C.M., Montevecchi, W.A., 2009. The foraging decisions of a central place foraging seabird in response to fluctuations in local prey conditions. *J. Zool.* 278, 354e 361.
- Calenge, C., 2006. The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol. Model.* 197, 516e 519. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017>.
- Charnov, E.L., 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* 9 (2), 129e 136.
- Cotte, C., d'Ovidio, F., Chaigneau, A., Levy, M., Taupier-Letage, I., Mate, B., Guinet, C., 2011. Scale-dependent interactions of Mediterranean whales with marine dynamics. *Limnol. Oceanogr.* 56, 219e 232. <http://dx.doi.org/10.4319/lo.2011.56.1.0219>.
- Croxall, J.P., Wood, A.G., 2002. The importance of the Patagonian Shelf for top predator species breeding at South Georgia. *Aquat. Conserv. Mar. Freshwat Ecosyst.* 12, 101e 118.
- De Monte, S., Cotte, C., d'Ovidio, F., Levy, M., LeCorre, M., Weimerskirch, H., 2012. Frigatebird behaviour at the ocean atmosphere interface: integrating animal behaviour with multi-satellite data. *J. R. Soc. Interface* 9, 3351e 3358. <http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2012.0509>.
- 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. *Geophys Res. Lett.* 29, 1401e 1403.
- De Ruijter, W.P.M., vanAken, H., Beier, E., Lutjeharms, J., Matano, R., Schouten, M., 2004. Eddies and dipoles around South Madagascar: formation, pathways and large-scale impact. *Deep-Sea Res.* 51, 383e 400.
- Fauchald, P., 1999. Foraging in a hierarchical patch system. *Am. Nat.* 153, 603e 613.
- Fauchald, P., Tveraa, T., 2003. Using first-passage time in the analysis of area-restricted search and habitat selection. *Ecology* 84, 282e 288.
- Furness, R.W., Camphuysen, C.J., 1997. Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES J. Mar. Sci.* 54, 726e 737.
- Garthe, S., Benvenuti, S., Montevecchi, W.A., 2003. Temporal patterns of foraging activities of northern gannets, *Sula bassanus*, in the northwest Atlantic Ocean. *Can. J. Zool.* 81, 453e 461.
- Garthe, S., Gremillet, D., Furness, R.W., 1999. At sea activity and foraging efficiency in chick rearing northern gannets *Sula bassana*, a case study in Shetland. *MEPS* 185, 93e 99.
- 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. *MEPS* 268, 265e 279.
- Guo, H., Cao, L., Peng, L., Zhao, G., Tang, S., 2010. Parental care, development of foraging skills, and transition to independence in the red-footed booby. *Condor* 112 (1), 38e 47. <http://dx.doi.org/10.1525/cond.2010.090154>.
- Harding, A., Paredes, R., Suryan, R., Roby, D., Irons, D., Orben, R., Renner, H., Young, R., Barger, C., Dorresteyn, I., 2013. Does location really matter? An inter-colony comparison of seabirds breeding at varying distances from productive oceanographic features in the Bering Sea. *Deep-Sea Res.* 94, 178e 191.
- Harding, A.M., Welcker, J., Steen, H., Hamer, K.C., Kitaysky, A.S., Fort, J., Talbot, S.L., Cornick, L.A., Karnovsky, N.J., Gabrielsen, G.W., Gremillet, D., 2011. Adverse foraging conditions may impact body mass and survival of a high Arctic seabird. *Oecologia* 167 (1), 49e 59. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-011-1971-7>.
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., 2008. Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical J.* 50 (3), 346e 363.
- Jaquemet, S., LeCorre, M., Marsac, F., Potier, M., Weimerskirch, H., 2005. Foraging habitats of the seabird community of Europa Island (Mozambique Channel). *Mar. Biol.* 147, 573e 582.
- Jaquemet, S., Temonc, J.F., Kaehler, S., Thiebote, J.B., Dyerf, B., Bemanajag, E., Marteau, C., Le Corre, M., 2014. Contrasted structuring effects of mesoscale features on the seabird community in the Mozambique Channel. *Deep-Sea Res.* 100, 200e 211. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr.2013.10.027>.
- Jose, Y.S., Aumont, O., Machu, E., Penven, P., Moloney, C.L., Maury, O., 2014. Influence of mesoscale eddies on biological production in the Mozambique Channel: several contrasted examples from a coupled ocean-biogeochemistry model. *Deep-Sea Res.* 100, 79e 93. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr.2013.10.018>.
- Kappes, M.A., Weimerskirch, H., Pinaud, D., LeCorre, M., 2011. Variability of resource partitioning in sympatric tropical boobies. *MEPS* 44, 281e 294. <http://dx.doi.org/10.3354/meps09376>.
- Kareiva, P., Odell, G., 1987. Swarms of predators exhibit Prey taxis if individual predators use area-restricted search. *Am. Nat.* 130, 233e 270.
- Kato, A., Watanuki, Y., Naito, Y., 2003. Foraging behaviour of chick-rearing rhinoceros auklets *Cerorhinca monocerata* at Teuri Island, Japan, determined by acceleration-depth recording micro data loggers. *J. Avian Biol.* 34, 282e 287. <http://dx.doi.org/10.1034/j.1600-048X.2003.03134.x>.
- LeCorre, M., Jouvencin, P., 1997. Ecological significance and conservation priorities of Europa Island (Western Indian Ocean) with special reference to seabirds. *Revue d'Ecologie Terre & Vie* 52, 205e 220.
- Lewis, S., Schreiber, E.A., Daunt, F., Schenk, G.A., Orr, K., Adams, A., Wanlessi, S., Hamer, K.C., 2005. Sex-specific foraging behaviour in tropical boobies: does size matter? *Ibis* 147, 408e 414.
- Lewis, S., Schreiber, E.A., Daunt, F., Schenk, G.A., Wanless, S., Hamer, K.C., 2004. Flexible foraging patterns under different time constraints in tropical boobies. *Anim. Behav.* 69 (6), 1331e 1337. <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.04.007>.
- Longhurst, A.R., Pauly, D., 1987. *Ecology of Tropical Ocean*. Academic Press, San Diego, CA.
- Lormee, H., Barbraud, C., Chastel, O., 2005. Reversed sexual size dimorphism and parental care in the Red-footed Booby *Sula sula*. *Ibis* 147, 307e 315. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1474-919x.2005.00404.x>.
- Louzao, M., Hyrenbach, K.D., Arcos, J.M., Abello, P., de Sola, L.G., Oro, D., 2006. Oceanographic habitat of an endangered Mediterranean procellariiform: implications for marine protected areas. *Ecol. Appl.* 16, 1683e 1695.
- Machu, E., Garçon, V., 2001. Phytoplankton seasonal distribution from SeaWiFS data in the Agulhas Current system. *J. Mar. Res.* 59, 795e 812. <http://dx.doi.org/10.1135/002224001762674944>.
- Maxwell, S.M., Frank, J.J., Breed, G.A., Robinson, P.W., Simmons, S.E., Crocker, D.E., Gallo-Reynoso, J.P., Costa, D.P., 2012. Benthic foraging on seamounts: a specialized foraging behavior in a deep-diving pinniped. *Mar. Mamm. Sci.* 28, E333e E344.
- Nelson, J.B., 1978. *The Sulidae: Gannets and Boobies*. Oxford University Press, Oxford.
- Orians, G.H., Pearson, N.E., 1979. On the theory of central place foraging. In: Horn, D.F. (Ed.), *Analysis of Ecological Systems*. Ohio State University Press, Columbus, pp. 157e 177.
- Pante, E., Simon-Bouhet, B., 2013. Marmap: a package for importing, plotting and analyzing bathymetric and topographic data in R. *PLoS One* 8 (9), e7305. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0073051>.
- Paiva, V.H., Geraldes, P., Ramirez, I., Meirinho, A., Garthe, S., Ramos, J.A., 2010. Foraging plasticity in a pelagic seabird species along a marine productivity gradient. *MEPS* 398, 259e 274. <http://dx.doi.org/10.3354/meps08319>.
- Pinaud, D., 2008. Quantifying search effort of moving animals at several spatial scales using first-passage time analysis: effect of the structure of environment and tracking systems. *J. Appl. Ecol.* 45, 91e 99. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01370.x>.
- Pinaud, D., Weimerskirch, H., 2005. Scale-dependent habitat use in a long-ranging central place predator. *J. Anim. Ecol.* 74 (5), 852e 863.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team, 2015. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R Package Version 3.1-119.

- R Core Team, 2014. R: a Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ropert-Coudert, Y., Gremillet, D., Kato, A., Ryan, P.G., Naito, Y., Le Maho, Y., 2004. A fine-scale time budget of Cape gannets provides insights into their foraging strategies. *Anim. Behav.* 67, 985e 992.
- Sabarrós, P.S., Menard, F., Levenez, J.J., Tew Kai, E., Ternon, J.F., 2009. Mesoscale eddies influence distribution and aggregation patterns of micronekton in the Mozambique Channel. *MEPS* 395, 101e107.
- Schouten, M.W., de Ruijter, W.P.M., van Leeuwen, P.J., Ridderinkhof, H., 2003. Eddies and variability in the Mozambique Channel. *Deep-Sea Res. II* 50, 1987e 2003.
- Schreiber, E.A., Schreiber, R.W., Schenk, G.A., 1996. Red-footed booby (*Sula sula*). In: Poole, A., Gill, F. (Eds.), *The Birds of North America*, No. 241. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, PA, and The American Ornithologist's Union, Washington, DC.
- Shaffer, S.A., Costa, D.P., Weimerskirch, H., 2003. Foraging effort in relation to the constraints of reproduction in free-ranging albatrosses. *Funct. Ecol.* 17, 66e 74. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00705.x>.
- Sommerfeld, J., Hennicke, J.C., 2010. Comparison of trip duration, activity pattern and diving behaviour by Red-tailed Tropicbirds (*Phaethon rubricauda*) during incubation and chick-rearing. *EMU* 110, 78e 86. <http://dx.doi.org/10.1071/MU09053>.
- Sommerfeld, J., Kato, A., Ropert-Coudert, Y., Garthe, S., Hindell, M.A., 2013. Foraging parameters influencing the detection and interpretation of area-restricted search behaviour in marine predators: a case study with the masked booby. *PLoS One* 8 (5), e63742. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0063742>.
- Sommerfeld, J., Kato, A., Ropert-Coudert, Y., Garthe, S., Wilcox, C., Hindell, M.A., 2015. Flexible foraging behaviour in a marine predator, the Masked booby (*Sula dactylatra*), according to foraging locations and environmental conditions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 463, 79e 86. <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/11-0407.1>.
- Suryan, R.M., Irons, D.B., Benson, J., 2000. Prey switching and variable foraging strategies of Black-legged Kittiwakes and the effect on reproductive success. *Condor* 102, 375e 385.
- Tew Kai, E., Marsac, F., 2009. Patterns of variability of sea surface chlorophyll in the Mozambique Channel: a quantitative approach. *J. Mar. Syst.* 77, 77e 88.
- Tew Kai, E., Marsac, F., 2010. Influence of mesoscale eddies on spatial structuring of top predators' communities in the Mozambique Channel. *Prog. Oceanogr.* 86 (1e2), 214e 223.
- Tew Kai, E., Rossi, V., Sudre, J., Weimerskirch, H., Lopez, C., Hernandez-Garcia, E., Marsac F., Garçon, V., 2009. Top marine predators track Lagrangian coherent structures. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 106, 8245e 8250.
- Vilchis, L.I., Ballance, L.T., Fiedler, P.C., 2006. Pelagic habitat of seabirds in the eastern tropical Pacific: effects of foraging ecology on habitat selection. *MEPS* 315, 279e 292.
- Wakefield, E.D., Bodey, T.W., Bearshop, S., Blackburn, J., Colhoun, K., Davies, R., Dwyer, R.G., Green, J.A., Gremillet, D., Jackson, A.L., Jessopp, M.J., Kane, A., Langston, R.H.W., Lescoeur, A., Murray, S., Le Nuz, M., Patrick, S.C., Peron, C., Soane, L.M., Wanless, S., Votier, S.C., Hamer, K.C., 2013. Space partitioning without territoriality in gannets. *Science* 341, 68e 70.
- Weichler, T., Garthe, S., Luna-Jorquera, G., Moraga, J., 2004. Seabirds distribution on the Humboldt Current in northern Chile in relation to hydrography. *ICES J. Mar. Sci.* 61 (1), 148e 154. <http://dx.doi.org/10.1016/j.icesjms.2003.07.001>.
- Weimerskirch, H., Bertrand, S., Silva, J., Bost, C., Peraltila, S., 2012. Foraging in Guanay cormorant and Peruvian booby, the major guano-producing seabirds in the Humboldt Current System. *MEPS* 458, 231e 245. <http://dx.doi.org/10.3354/meps09752>.
- Weimerskirch, H., Guionnet, T., 2002. Comparative activity pattern during foraging of four albatross species. *Ibis* 144, 40e 50. <http://dx.doi.org/10.1046/j.0019-1019.2001.00021.x>.
- Weimerskirch, H., LeCorre, M., Bost, C.A., 2008. Foraging strategy of masked boobies from the largest colony in the world: relationship to environmental conditions and fisheries. *MEPS* 362, 291e 302. <http://dx.doi.org/10.3354/meps07424>.
- Weimerskirch, H., LeCorre, M., Jaquemet, S., Potier, M., Marsac, F., 2004. Foraging strategy of a top predator in tropical waters: great frigatebirds in the Mozambique Channel. *MEPS* 275, 297e 308. <http://dx.doi.org/10.3354/meps275297>.
- Weimerskirch, H., LeCorre, M., Jaquemet, S., Marsac, F., 2005a. Foraging strategy of a tropical seabird, the red-footed booby, in a dynamic marine environment. *MEPS* 288, 251e 261.
- Weimerskirch, H., LeCorre, 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. Biol. Sci.* 272 (1558), 53e 61. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2004.2918>.
- Weimerskirch, H., LeCorre, M., Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Marsac, F., 2006. Sex-specific foraging behaviour in a seabird with reversed sexual dimorphism: the red-footed booby. *Oecologia* 146 (4), 681e 691.
- Weimerskirch, H., Pinaud, D., Pawlowski, F., Bost, C.A., 2007. Does prey capture induce area-restricted search? A fine-scale study using GPS in a marine predator, the wandering albatross. *Am. Nat.* 170, 734e 743.
- 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 (2), 325e 342.
- Worton, B.J., 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in homerange studies. *Ecology* 70, 164e 168.
- Young, H.S., Maxwell, S.M., Connors, M.G., Shaffer, S.A., 2015. Pelagic marine protected areas protect foraging habitat for breeding seabirds in the Central Pacific. *Biol. Conserv.* 181, 226e 235.
- Young, H.S., Shaffer, S.A., McCauley, D.J., Foley, D.G., Dirzo, R., Block, B.A., 2010. Resource partitioning by species but not sex in sympatric boobies in the central Pacific Ocean. *MEPS* 403, 291e 301. <http://dx.doi.org/10.3354/meps08478>.



Geographical variation in the foraging behaviour of the pantropical red-footed booby

Loriane Mendez^{1,2,*}, Philippe Borsa³, Sebastian Cruz⁴, Sophie de Grissac^{1,2}, Janos Hennicke^{1,5}, Joëlle Lallemand¹, Aurélien Prudor^{1,2}, Henri Weimerskirch^{1,2}

¹Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC), UMR7372 CNRS, Université de La Rochelle, 79360 Villiers-en-Bois, France

²UMR 9220 UR CNRS IRD ENTROPIE, Faculté des Sciences et Technologies, Université de la Réunion, 15 avenue René Cassin - CS 92003, 97744 Saint Denis Cedex 9, La Réunion

³UMR 250 UR CNRS IRD ENTROPIE, 101 Promenade Roger Laroque, 98848 Nouméa, Nouvelle-Calédonie

⁴Department of Migration and Immuno-ecology, Max Planck Institute for Ornithology, 78315 Radolfzell, Germany

⁵Department of Ecology and Conservation, Institute of Zoology, University of Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, 20146 Hamburg, Germany

ABSTRACT: While interspecific differences in foraging behaviour have attracted much attention, less is known about how foraging behaviour differs between populations of the same species. Here we compared the foraging strategy of a pantropical seabird, the red-footed booby *Sula sula*, in 5 populations breeding in contrasted environmental conditions. The foraging strategy strongly differed between sites, from strictly diurnal short trips in Europa Island (Mozambique channel) to long trips including up to 5 nights at sea in Genovesa Island (Galapagos archipelago). The Expectation Maximisation binary Clustering (EMbc) algorithm was used to determine the different behaviours of individuals during their foraging trips (travelling, intensive foraging, resting and relocating). During the day, the activity budget was similar for all the breeding colonies. During the night, birds were primarily on the water, drifting with currents. At all sites, birds similarly performed intensive foraging in zones of area-restricted search (ARS), although the size and duration of ARS zones differed markedly. Red-footed boobies foraged over deep oceanic waters, with chlorophyll *a* concentrations varying between sites. Birds did not appear to target areas with higher productivity. We suggest that range differences between populations may be linked to other factors such as intra- and interspecific competition.

KEY WORDS: *Sula sula* · Tropical · GPS tracking · Area-restricted search · ARS · Chlorophyll *a* · Expectation Maximisation binary Clustering · EMbc

INTRODUCTION

The concept of species-typical behaviour assumes that behavioural traits are common among all members of a species (Greenberg & Haraway 1998). However, behavioural variation is commonly observed within a species (Lott 1991). While interspecific differences in foraging behaviour are well studied, less is known about how populations of the same species differ in their foraging behaviour.

Seabirds are 'central-place foragers' during the breeding period, since they nest on land and forage at sea (Orlans & Pearson 1979). Foraging strategies are usually linked to the local environmental conditions (e.g. Sims & Quayle 1998, Weimerskirch 1998, Burke & Montevecchi 2009) and vary widely across seabird species (Shealer et al. 2002, Weimerskirch 2007). Some species search for unpredictable resources over wide areas covering large distances during their foraging trips, while others specifically

*Corresponding author: loriane.mendez@cebc.cnrs.fr

© The authors 2017. Open Access under Creative Commons by Attribution Licence. Use, distribution and reproduction are unrestricted. Authors and original publication must be credited.

Publisher: Inter-Research · www.int-res.com

target oceanographic features such as fronts, shelf edges or sea mounts to find prey (e.g. Schneider 1982, Haney 1986, Weimerskirch 2007, Freeman et al. 2010). These oceanographic features play an essential role in the dispersion and aggregation of nutrients and plankton, which attract both prey and predators. Moreover, it has been found that meso-scale and sub-mesoscale structures (e.g. eddies and filaments) can increase primary productivity and consequently concentrate associated predators such as seabirds (Nel et al. 2001, Weimerskirch et al. 2004, Tew Kai et al. 2009). In tropical oligotrophic waters, resources are scarcer and more heterogeneously distributed compared to temperate and polar waters (Longhurst & Pauly 1987, Ballance et al. 1997, Weimerskirch 2007). Several species of tropical seabirds feed in close association with sub-surface predators, such as tuna and dolphins, that bring prey to the surface within reach of flying predators (Au & Pitman 1986, Hebshi et al. 2008).

The red-footed booby *Sula sula*, hereafter RFB, is a non-migrant seabird species that lives year-round in pantropical regions of the Atlantic, Pacific and Indian Oceans (Nelson 1978). During the breeding season, both partners of the pair take turns between nest-guarding and foraging trips. The RFB mainly feeds on flying fishes (Exocoetidae) and flying squids (Ommastrephidae) (Nelson 1978, Schreiber et al. 1996). Since these prey occupy a low trophic position, the chlorophyll *a* concentration (a common proxy of the water productivity) could be an indicator of their spatial distribution. RFBs appear to target specific areas with higher productivity at some sites (Ballance et al. 1997, Jaquemet et al. 2005, Weimerskirch et al. 2005a) but not at others (Young et al. 2010).

Besides local productivity, competition between individuals may also affect the distribution of the foraging zones around the colonies. Ashmole (1963) described the potential consequences of intraspecific competition on the fitness of central-place foragers like seabirds. He hypothesised that the more individuals a colony hosts, the more the surrounding waters can be locally depleted. This 'Ashmole's halo' (Birt et al. 1987) could lead birds from large colonies to travel further to find resources, inducing a decrease in reproductive success and thus a regulation of the colony size. RFBs breeding in the presence of other tropical booby species could reduce competition by partitioning resources, allowing for coexistence (Lack 1971). As RFBs are known as the most pelagic booby species (Nelson 1978, Schreiber et al. 1996), we expect them to have a longer foraging range in presence of other sulid species.

Few studies have compared the foraging behaviour of a seabird species between different sites to better understand the factors affecting foraging strategies (e.g. Kappes et al. 2011, Oppel et al. 2015). The wide distribution of RFB populations provides the opportunity to examine the influence of contrasted biotic and abiotic conditions from different breeding sites on foraging behaviour. The present study compares the foraging strategies of 5 different populations of RFB in the Indian and Pacific Oceans. Since the breeding sites have contrasting local conditions, we predict that search strategies and foraging parameters will differ between sites up to a certain level, constrained by the morphology and common habits of the species. Knowing that the foraging strategy of the RFB varies substantially between the stages of the breeding cycle (Mendez et al. 2016), we focused our study on the incubation period only.

MATERIALS AND METHODS

Fieldwork

Data were collected from 5 sites: Europa Island (EU, Mozambique Channel), Christmas Island (CI, Indian Ocean), Walpole Island (WA) and the Chesterfield Islands (CH, hereafter 'Chesterfield') off New Caledonia, and Genovesa Island (GEN, Galapagos Archipelago) (Fig. 1). All 5 sites host important breeding colonies of RFBs (Table 1). Our study examined the foraging behaviour of RFBs during the incubation period when male and female alternate on the nest to incubate the egg (Nelson 1978). Timing of field work and numbers of individuals studied in each breeding colony are given in Table 1. To study the movements of birds at sea, incubating adults were selected randomly and fitted with 20 g (32 × 22 mm) iGotU GPS loggers (Mobile Action Technology). Depending on the site and date of deployment, locations were recorded every 10, 30, 60, 120 or 300 s. GPS loggers were attached to a group of 3 or 4 central tail feathers using Tesa tape (Wilson et al. 1997). Birds were captured on nests that had been previously identified and mapped. They were marked on the tail or the breast with labile dye to identify the individual rapidly and from a distance. Individuals were captured by hand or, for birds nesting higher in the trees, with a 6 m telescopic fishing pole fitted with a nylon noose. In a few cases, both partners at the same nest were fitted with GPS loggers. Birds were weighed in a bag with a spring balance, at both the deployment and the retrieval of the GPS

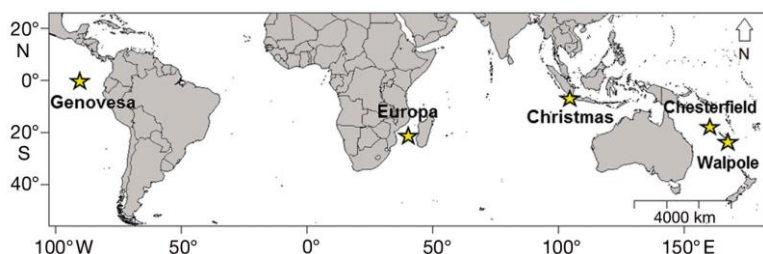


Fig. 1. Locations of the 5 breeding colonies (yellow stars) of red-footed boobies *Sula sula* studied during incubation

logger to determine gain or loss of weight. The study birds were also measured (culmen height and length, wing length) at the recovery of the GPS logger. Birds were sexed by their voice when possible (males have a higher pitched voice than females; Nelson 1978) or by measurements (females are larger than males; Nelson 1978, Weimerskirch et al. 2006). Blood samples were also collected from a sub-sample of 15 individuals in Europa in 2003 to verify the sex using molecular markers (Weimerskirch et al. 2006).

Track parameters and behaviour labelling

A total of 199 tracks of birds leaving the island to go to the sea were analysed (Table 1). These tracks represented 1 to 8 successive foraging trips of 123 birds. Complete tracks were defined as trips for which GPS data were available from the departure of the bird from the nest to its return (90% of the dataset). Incomplete tracks, e.g. due to battery failure of the

GPS device, were used only to estimate specific parameters when at least the beginning of the return phase of the foraging trip was present. Duration of the foraging trip (h), total distance covered (km) and maximum range from the colony (km) were calculated for each track.

To determine the different behaviours of individuals during their foraging trips, we used the Expectation Maximisation binary Clustering (EM bC) algorithm (Garriga et al. 2016), a variant of the maximum likelihood estimation of Gaussian mixture models (Redner & Walker 1984). The EM bC algorithm is a robust, non-supervised multi-variate clustering algorithm that considers correlation and uncertainty of variables, giving a meaningful local labelling easily linked to biological interpretations. The annotation of behaviours was based on 2 input variables: the speed and the turning angle, obtained from successive locations. First, all tracks were linearly interpolated with 1 location every 2 min and the maximum speed was set to 90 km h⁻¹ (Weimerskirch et al. 2005b). Each location was clustered by the algorithm into 4 behaviour categories (Table 2): High velocity/Low turn (HL), High velocity/High turn (HH), Low velocity/Low turn (LL), Low velocity/High turn (LH). A behavioural mode was assigned to each cluster, as suggested by Louzao et al. (2014). The HL and HH labels correspond respectively to travelling and relocating. Relocating reflects important turns with a steady speed and can be interpreted as a displacement

Table 1. Study sites and data collected on incubating red-footed boobies fitted with GPS loggers. EU: Europa, WA: Walpole, CH: Chesterfield, GEN: Genovesa, CI: Christmas. S: South, E: East. RFB: red-footed booby *Sula sula*, BB: brown booby *S. leucogaster*, MB: masked booby *S. dactylatra*, AB: Abbott's booby *Papasa abbotti*, NB: Nazca booby *S. granti*. Dates are given as mm/dd

Site	Island size (km ²)	Colony location	Main wind direction	Study period	Number of RFB tracked	Number of tracks	RFB population size (pairs)	Other booby species (pairs)
EU	28	40.3°E, 22.3°S	SE	2003: 09/08–09/23 2013: 09/23–10/16	9 13	9 34	2800–3800 ^a	None
WA	2	168.9°E, 22.6°S	SE	2014: 09/20–09/24	7	13	ca. 1000 ^b	BB (100s) ^c
CH	<10	158.4°E, 9.9°S	SE	2012: 05/27–06/02	17	25	7200–7300 ^d	MB (280–500 ^d), BB (3800–5800 ^d)
GEN	135	–89.9°E, 0.3°S	S	2009: 11/13–11/25 2014: 11/10–11/25	26 36	37 42	140 000 ^e	NB (>1000 ^b)
CI	14	105.6°E, 10.5°S	SE	2014: 07/29–08/22	15	39	12 000 ^f	BB (5000 ^f) AB (2500 ^f)

^aLe Corre & Jouventin (1997), ^bH. Weimerskirch (pers. obs.), ^cSpaggiari et al. (2007), ^dBorsa et al. (2010), ^eNelson (1978), ^fJames & McAllan (2014)

Table 2. Values of the delimiters of speed and turning angle of the 4 behaviours assigned by the Expectation Maximisation binary Clustering (EMbC) algorithm

Behaviour	Speed min (km h ⁻¹)	Speed max (km h ⁻¹)	Turn min (radians)	Turn max (radians)
Resting	0	4	0	0.30
Intense foraging	0	14	0.30	3.14
Travelling	4	90	0	0.31
Relocating	14	90	0.31	3.14

between restricted areas of intensive foraging. The LL label corresponds to birds resting at the sea surface, mostly sitting on the water and drifting in a single direction induced by surface currents (Weimerskirch et al. 2002). The LH label was interpreted as intensive foraging. A smoothing procedure included in the package was applied to better account for the temporal associations among behaviours. All trips from all breeding colonies were treated simultaneously in the analysis which was conducted with the R package *EMbC* (Garriga et al. 2016). Proportions of each behaviour along tracks were compared between sites and during daytime or night-time, i.e. when the sun was $>6^\circ$ below the horizon. All analyses were conducted in R 3.1.2 (R Development Core Team 2014).

Area-restricted search (ARS) was defined as at least 3 successive locations (i.e. 4 min) labelled as intensive foraging by the EMbC algorithm. To simplify the description of the different behaviours along the trajectory, we merged ARS zones when ≤ 4 locations labelled with other behaviours were observed between them (i.e. 10 min). The number of ARS zones per hour and their duration were calculated. The area covered was estimated through the minimum convex polygon around all the locations of a specific ARS zone. Each ARS was summarised in 1 central location by taking the median latitude and longitude.

Foraging behaviour and environmental drivers

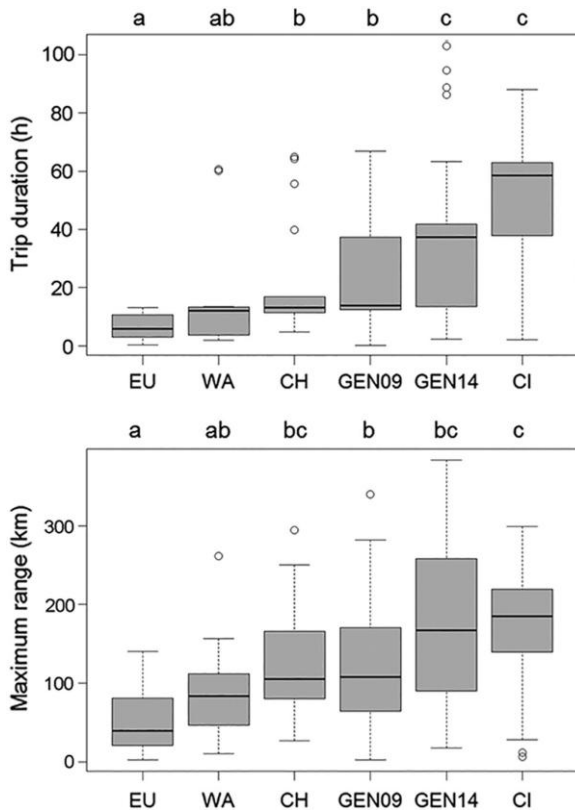
Kernel estimation (Worton 1989) was used to determine the utilisation distribution (UD) probability based on the locations of individuals. Kernel density estimates offer the advantage of being widely used to identify population-level core habitat areas. We used the function *kernelUD* implemented in the R package *adehabitatHR* (Calenge 2006) using the reference bandwidth which produces contiguous cores without over-smoothing. Choosing a secant projection and a narrow zone minimises the distortions in a

map generated from projection. To estimate the size of general (95%) and core (50%) foraging areas, we used the function *getverticeshr* with adapted local projections (Europa: M oznet / UTM zone 37S; Genova: WGS 84 / UTM zone 16S; Christmas: RGNC91-93 / Lambert New Caledonia; Chesterfield and Walpole: RGNC 1991 / Lambert New Caledonia). Depth was obtained from the 1 arc-minute resolution GEBCO bathymetric dataset using the R package *marmap* (Pante & Simon-Bouhet 2013). Monthly composites of chlorophyll *a* concentration (chl *a*, in mg m⁻³) were obtained at a spatial resolution of 4 km from the Aqua MODIS satellite using the R package *rerddap* (Chamberlain 2016). At a finer time-scale, we used a self-written script to obtain 11 d composites of chl *a* concentration at 4 km resolution (GlobColour, merged sensor type and GSM algorithm) using the software GNA Octave (Eaton et al. 2014).

For each site, the accessible area was defined by a circle around the colony with a radius corresponding to the maximum range recorded by GPS tracking. The foraging area was delimited by the minimum convex polygon that included all ARS zones of all birds. The accessible but not prospected area was defined as the accessible area to which the prospected area was subtracted. Monthly chl *a* concentration was compared between prospected areas and non-prospected areas. Comparisons between travelling and ARS locations were made using 11 d chl *a* concentration. Prior to data analysis, travelling locations were resampled with 1 location every 10 min to reduce autocorrelation and have a number of locations in the same order of magnitude than the number of ARS zones.

Statistical analysis

As some individuals were tracked during several trips, linear mixed-effects models with 'individual' as random factor were applied to avoid pseudoreplication. We used the function *lmer* from the R package *lme4* (Bates et al. 2015) to test for differences in trip parameters between breeding colonies. Tukey's HSD test was used to calculate post-hoc comparisons on each factor in the model using the function *glht* from the R package *multcomp* (Hothorn et al. 2008). When residuals were not normally distributed, variables were square-root transformed. When the data still did not meet the assumptions, we used a Kruskal-Wallis rank sum test and Tukey and Kramer (Nemenyi) test for pairwise comparisons with Tukey-Dist approximation for independent samples from the R package



PMCMR (Pohlert 2014). Data from Europa (in years 2003 and 2013; Table 1) were pooled since no significant differences between years were observed. Data from Genovesa (in years 2009 and 2014; Table 1) were analysed separately to take into account the inter-annual effects. Males and females were pooled in all analyses since no significant effect of the sex was observed when doing comparisons of track parameters ($p > 0.05$). A generalised linear mixed model (GLMM) with binomial family and logit link was applied to compare environmental parameters between ARS and travelling with 'individual' and 'track' as random factors using the function *glmer* from the R package *lme4* (Bates et al. 2015). Values of the dependent variables are given as mean \pm standard deviation. The Marascuilo (1966) procedure was used to compare the pairwise proportions of the behaviours defined according to the EM bC algorithm (Garriga et al. 2016) among breeding colonies.

Fig. 2. Boxplots of trip duration (h) and maximum range (km) for red-footed boobies *Sula sula* from 5 different breeding colonies. Bold horizontal line: median of the distribution; box: interquartile range IQR (first quartile Q1 to third quartile Q3); whiskers: (Q1 + 1.5 \times IQR) to (Q3 + 1.5 \times IQR); points: outliers. Different letters above boxes indicate significant differences (Tukey's HSD test). EU: Europa, WA: Walpole, CH: Chesterfield, GEN09: Genovesa 2009, GEN14: Genovesa 2014, CI: Christmas

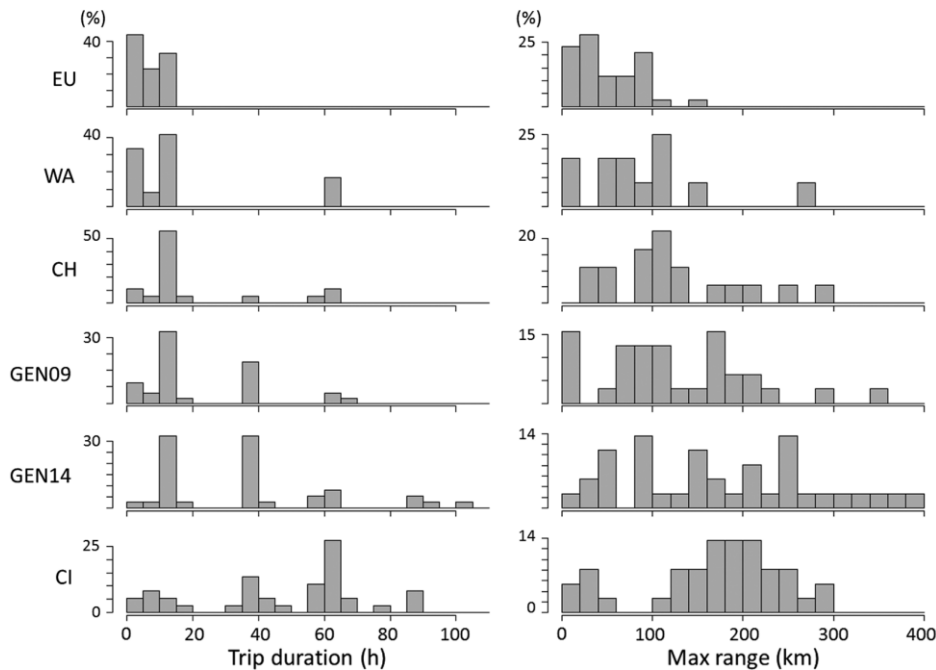


Fig. 3. Distribution of trip duration (h) and maximum range (km) for red-footed boobies *Sula sula* from 5 different breeding colonies. EU: Europa, WA: Walpole, CH: Chesterfield, GEN09: Genovesa 2009, GEN14: Genovesa 2014, CI: Christmas

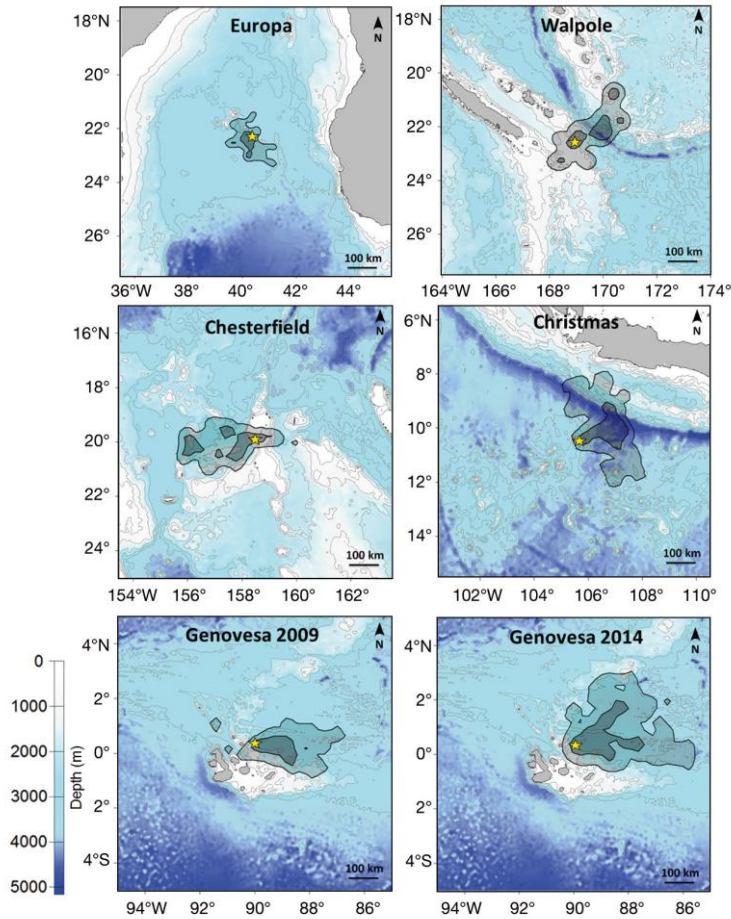


Fig. 4. General (95% kernel density estimation, light shading) and core (50% kernel density estimation, dark shading) foraging areas of red-footed boobies *Sula sula* from 5 different breeding colonies superimposed on bathymetric maps. Colony sites are indicated by a yellow star

RESULTS

Trip parameters

Foraging parameters varied extensively between sites. Individuals from Europa undertook short foraging trips exclusively, lasting on average less than 7 h, with a maximum range of 50 km, and never spent the night at sea (Figs. 2 & 3). At Walpole, apart from 2 trips that lasted 60 h including 3 nights at sea, trips were only slightly longer than those of Europa (mean duration 8 h, mean range 80 km). At Chesterfield, some trips

were longer than 24 h and nights spent at sea were frequently observed, yielding a mean trip duration of 21 h and a maximum range of 125 km. In contrast, overnight trips were common at Genovesa, with a mean duration of 22 h and range of 122 km in 2009, and higher values in 2014 (37 h and 176 km). Four trips included 4 nights at sea and 1 trip included 5 nights at sea. The furthest location recorded was 472 km away from the colony. Birds from Christmas Island made significantly longer trips in duration than those from the other sites (45 h on average), but the maximum range recorded (164 km on average) was not greater. (Figs. 2 & 3) Four trips included 4 nights at sea.

All the foraging areas of RFB were over oceanic waters but their size clearly differed between sites (Fig. 4). Europa had the smallest foraging area evenly distributed around the island (95% and 50% kernels: 22 243 and 3863 km², respectively; Fig. 4). The 4 other sites showed directionality in foraging area. Birds foraged principally to the north-east of Walpole (54 988, 12 420 km²), to the west of Chesterfield (57 992, 14 422 km²), to the east of Genovesa (2009: 60 438, 12 497 km²; 2014: 132 784, 28 206 km²) and to the east of Christmas (111 900, 18 388 km²). The surface area covered by birds from Genovesa in 2014 was approximately 6 times larger when compared to birds from Europa. The direction of all foraging areas was not related to the main wind direction (Table 1, Fig. 4).

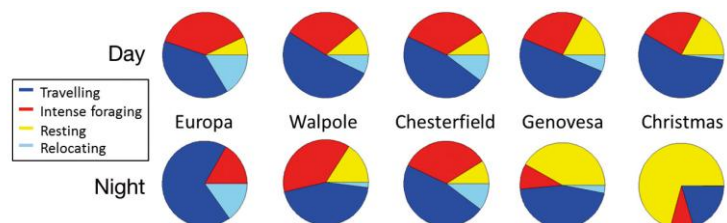


Fig. 5. Mean proportion of each behaviour for red-footed boobies *Sula sula* from 5 different breeding colonies. Behaviour was determined along tracks according to Expectation Maximisation binary Clustering (EMbC) analysis. Results are displayed in the form of pie charts according to the site and the period (day or night)

The multiple pairwise comparisons (Marascuilo procedure) showed that the percentages of the different behaviours during the foraging trips were not significantly different among sites during the day (Fig. 5). During the night, the high proportion of resting behaviour at Christmas was significantly different from all the other sites. The proportion of resting behaviour at Genovesa differed also from Europa and Chesterfield. The proportion of relocating behaviour at Christmas was significantly different from Europa and Chesterfield. After sunset, individuals from Europa were mainly travelling for short periods until they reached the colony. Foraging bouts occurred occasionally and birds never rested on the sea surface. At the other sites, the more the birds tended to spend entire nights at sea, the more a resting behaviour was observed.

Only 2.5% of the dataset (5 tracks from 4 birds) did not contain ARS. The number of ARS zones per hour differed slightly between breeding colonies ($F_{4,91} = 2.81$, $p = 0.03$), with 0.5 to 0.7 ARS h^{-1} on average (Fig. 6). Only Europa and Christmas differed significantly (Tukey's HSD test, $p = 0.016$), with the highest values observed at Europa (up to 1.67 ARS h^{-1}). The mean duration of ARS differed between sites ($F_{4,91} = 5.91$, $p < 0.001$). ARS lasted on average between 16 and 28 min (Fig. 6). ARS of birds from Europa and Chesterfield, making relatively short trips, were significantly longer than those of birds from Genovesa (Tukey's HSD test, $p = 0.01$ and $p = 0.04$, respectively) and Christmas (Tukey's HSD test, $p = 0.01$ and $p = 0.03$, respectively). Walpole was intermediate (Tukey's HSD test, $p > 0.05$). Long ARS lasting more than 1 h were occasionally observed at Europa but were rare at other sites. Mean ARS surface area ranged between 0.45 and 1.86 km^2 (Fig. 6), with often larger values for Europa and Chesterfield, which were statistically different from Christmas (Tukey's HSD test, $p = 0.01$ and $p = 0.04$, respectively). No inter-annual effect was observed at Genovesa for the 3 descriptive parameters (Tukey's HSD test, $p > 0.05$).

Foraging areas and oceanographic conditions

For Europa, Genovesa and Walpole, the incubation period occurred 2 to 3 mo after the annual peak of chl *a* in the waters around each island, and 2 to 3 mo before the peak at Chesterfield and Christmas (Fig. 7). We observed a high variability in the concentration of chl *a* among study sites. Inside the foraging areas (Fig. 8), waters around Europa and Walpole showed a particularly low concentration (mean

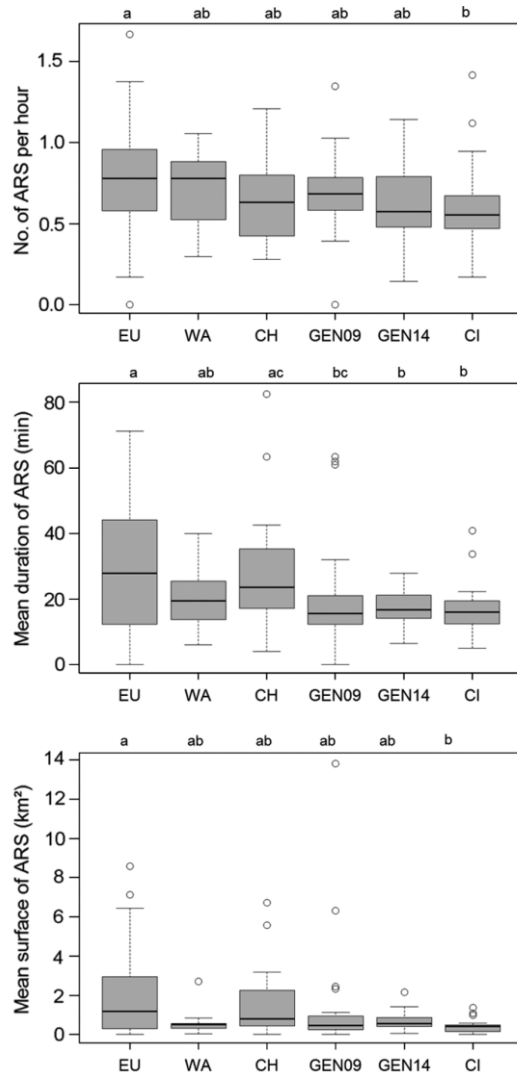


Fig. 6. Number per hour, mean duration (min) and mean surface area (km^2) of area-restricted search (ARS) zones for red-footed boobies *Sula sula* from 5 different breeding colonies. Boxplot details as in Fig. 2. Different letters above boxes indicate significant differences (Tukey's HSD test). EU: Europa, WA: Walpole, CH: Chesterfield, GEN09: Genovesa 2009, GEN14: Genovesa 2014, CI: Christmas

0.07 $mg\ m^{-3}$), which was significantly different from the 3 other sites (Tukey's HSD test, $p < 0.05$). The chl *a* concentration was considerably higher in the foraging areas of birds from Genovesa and Christmas (more than 0.15 $mg\ m^{-3}$ on average). Chesterfield was intermediate (0.11 $mg\ m^{-3}$ on average) but not significantly different from Genovesa and Christmas (Tukey's HSD test, $p > 0.05$).

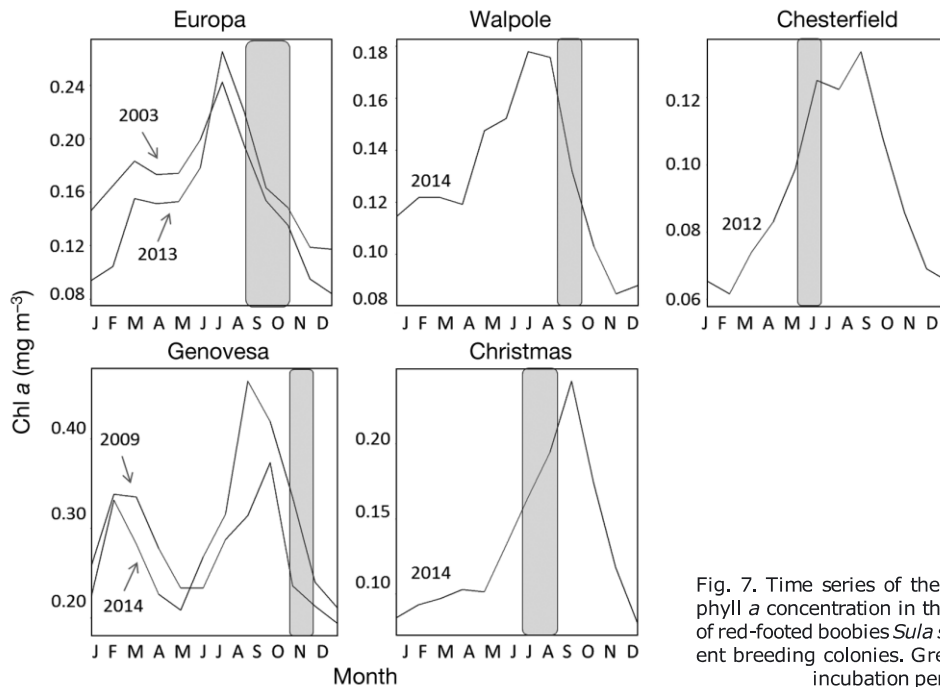


Fig. 7. Time series of the monthly chlorophyll *a* concentration in the accessible area of red-footed boobies *Sula sula* from 5 different breeding colonies. Grey boxes indicate incubation periods

Birds from Europa foraged in all directions with no specific orientation (Fig. 8). The foraging areas of the 4 other sites were clearly oriented towards specific directions. RFB did not seem to especially favour areas of higher chl *a* concentration (Table 3). A slightly higher monthly chl *a* concentration in the prospected area was observed in Europa and was more pronounced in Christmas. In the 3 other sites, the mean chl *a* concentration was similar or slightly significantly higher in the non-prospected area. Regarding the bathymetry, birds foraged over relatively shallow oceanic waters at Europa, Chesterfield, Genovesa and Walpole, with average depths ranging between 2000 and 3000 m (Table 3). Most birds from Christmas moved over a deep oceanic trench during their foraging trips (Fig. 4), leading to an average depth of approximately 5000 m in the foraging area. Depending on the site, the bathymetry was alternatively higher in the prospected or the non-prospected area (Table 3).

At a finer scale, the 11 d composite chl *a* concentration and the bathymetry were compared between ARS and travelling segments of a trip (Table 4). We found no significant differences in chl *a* for Europa (GLMM, $p = 0.50$) and Genovesa (GLMM, $p = 0.08$ and $p = 0.62$ in 2009 and 2014, respectively). Higher values were observed inside ARS than during travelling for Christmas (GLMM, $p < 0.001$) and lower values for Chesterfield (GLMM, $p = 0.03$) and Walpole

(GLMM, $p = 0.05$). No significant differences in bathymetry between ARS and travelling were observed in Europa, Walpole and Chesterfield. ARS occurred in significantly deeper waters than travelling in Genovesa (GLMM, $p = 0.01$ and $p < 0.0001$ in 2009 and 2014, respectively) and Christmas (GLMM, $p < 0.0001$).

DISCUSSION

This study is the first to compare the foraging behaviour and its relationship with oceanographic conditions for a seabird species during the same breeding stage across breeding colonies over a large extent of the species' pantropical range. We found significant inter-colony differences in foraging behaviour, especially extensive differences in foraging duration and range between sites. These differences were not directly explained by chl *a* concentration, a proxy of marine productivity. However, some similarities common to all sites were observed at a fine spatio-temporal scale, such as the proportion of the different behaviours during the day and the main characteristics of ARS zones. Beyond environmental conditions, we suggest that intra- and interspecific competition within a colony and with adjacent colonies can explain the large diversity of foraging strategies used by the red-footed booby.

Intraspecific differences in foraging behaviour

Our study confirms that RFBs are oceanic foragers throughout their range but also indicates that the foraging behaviour differs substantially among colonies. Birds nesting on Europa undertook relatively short and exclusively diurnal foraging trips. The foraging trips of the birds from Walpole were similar to those from Europa, except for 2 trips including nights at sea. The duration of trips was respectively higher at Chesterfield, Genovesa and Christmas, where trips lasting more than a day were frequently observed. The longest durations and ranges were observed at Genovesa, but birds from Christmas made the longest trips on average. Until the present study, red-footed boobies were thought to undertake diurnal foraging trips exclusively, based on preliminary results from GPS tracking (Weimerskirch et al. 2005a, Young et al. 2010). The only locality where it was suggested from observation that trips can last more than 1 d was in the Galapagos (Nelson 1978, Schreiber et al. 1996). Here we confirmed the previous visual observations in the Galapagos, reporting birds leaving the colony of Genovesa for up to 5 d, and we showed that during these long trips birds can forage at up to 472 km from the colony. At night, the percentages of the different behaviours varied extensively across the 5 breeding colonies of RFB. At Europa, birds travelled rapidly in order to return to the colony and rest on land. For the other breeding colonies, slow and linear trajectories suggested that the birds floated on the water during the night, being drifted by surface currents. Foraging activity was rare, occurring presumably during dawn and dusk. Since RFBs are visual foragers with likely crepuscular vision, nocturnal foraging is constrained by the lack of ambient light (Ashmole & Ashmole 1967). Weimerskirch et al. (2005a) suggested that predation may be a reason for the RFBs from Europa to stay on land during the night. RFBs from Genovesa, Chesterfield, Walpole and Christmas frequently drifted on the sea surface at night,

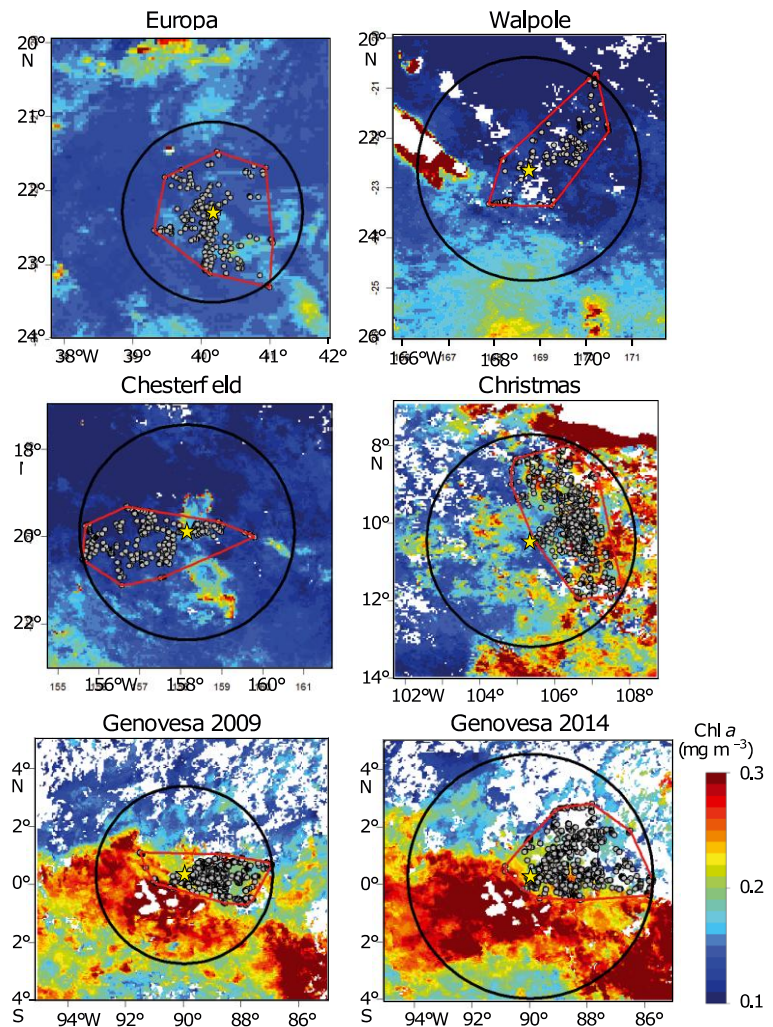


Fig. 8. Foraging areas (red polygons) and accessible areas (black circles) of red-footed boobies *Sula sula* from 5 different breeding colonies, superimposed on monthly chlorophyll *a* concentration maps. Yellow star: colony sites; grey dots: centroid of each area-restricted search (ARS) zone

susceptible to attacks from below. Observations of foot damage to Nazca boobies *Sula granti* in the Galapagos indicated possible attacks from toothed sub-surface predators (Zavalaga et al. 2012). Sharks are known to attack seabirds (Johnson et al. 2006, Meyer et al. 2010), but since they are potentially present at all 5 studied sites, predation risk may not be the main factor explaining the different foraging behaviour observed. Sharks may rely on vision to detect seabirds on the surface, implying that resting at night may not be a high-risk behaviour. Birds could then afford nocturnal predation risk, for

Table 3. Comparison of the chlorophyll *a* concentration (chl *a*, in mg m⁻³) and the bathymetry (bathy, in m) between the foraging area and the accessible but non-prospectored area of red-footed boobies *Sula sula* from 5 different breeding colonies. Values expressed as mean ± SD and significantly higher means are in bold for pairwise comparisons. EU: Europa, WA: Walpole, CH: Chesterfield, GEN09: Genovesa 2009, GEN14: Genovesa 2014, CI: Christmas

Breeding colony	Parameter	Area category	
		Non-prospectored	Foraging
EU	chl <i>a</i>	0.149 ± 0.014	0.153 ± 0.018
	bathy	2975 ± 554	3023 ± 391
WA	chl <i>a</i>	0.129 ± 0.033	0.111 ± 0.017
	bathy	2290 ± 1481	2634 ± 1383
CH	chl <i>a</i>	0.111 ± 0.033	0.111 ± 0.027
	bathy	2176 ± 1092	2058 ± 797
GEN09	chl <i>a</i>	0.207 ± 0.050	0.190 ± 0.036
	bathy	2726 ± 709	2268 ± 503
GEN14	chl <i>a</i>	0.220 ± 0.049	0.203 ± 0.039
	bathy	2763 ± 679	2203 ± 512
CI	chl	0.182 ± 0.039	0.207 ± 0.043
	bathy	4905 ± 1055	5096 ± 1283

Table 4. Comparison of chlorophyll *a* concentration (chl *a*, in mg m⁻³) and bathymetry (bathy, in m) between travelling and area-restricted search (ARS) zones of red-footed boobies *Sula sula* from 5 different breeding colonies (see Table 3 for abbreviations). Significantly higher values (mean ± SD) generated from generalised linear mixed models (GLMM) are in bold

Breeding colony	Parameter	Behaviour		Test	
		Travelling	ARS	z-value	p-value
EU	chl <i>a</i>	0.076 ± 0.059	0.069 ± 0.053	-0.669	0.5036
	bathy	2828 ± 703	2890 ± 631	-1.045	0.2961
WA	chl <i>a</i>	0.077 ± 0.015	0.069 ± 0.017	-1.961	0.0499
	bathy	2369 ± 1636	3153 ± 1806	-0.869	0.3851
CH	chl <i>a</i>	0.119 ± 0.028	0.112 ± 0.022	-2.179	0.0294
	bathy	1894 ± 864	1969 ± 853	-1.588	0.1122
GEN09	chl <i>a</i>	0.111 ± 0.055	0.103 ± 0.038	-1.747	0.0806
	bathy	1924 ± 507	2029 ± 496	-3.195	0.014
GEN14	chl <i>a</i>	0.190 ± 0.067	0.184 ± 0.061	-0.500	0.617
	bathy	2154 ± 508	2288 ± 463	-4.239	< 0.001
CI	chl <i>a</i>	0.146 ± 0.063	0.156 ± 0.069	3.708	< 0.001
	bathy	5297 ± 1221	5503 ± 1104	-3.423	< 0.001

example, in cases of low prey encounter during the previous day (Zavalaga et al. 2012).

Similarities in diurnal foraging

Individuals of a species possess similar behaviours, even if discrete populations do not mix. This 'species-typical behaviour' is influenced by species genes and

the social-natural environment (Haraway & Maples 1998). Many similarities appeared in the way RFBs used their environment during the day. Generally, they left from and returned to the colony in a straight trajectory. During the middle sections of the foraging trip, birds simultaneously reduced their speed and increased their sinuosity, suggesting that they found a patch of prey (Weimerskirch et al. 2005a). ARS frequency, size and duration showed large variability within sites. This variability may reflect a fine adjustment of the time spent in a patch of food according to its prey abundance and distribution, before moving to another. In order to optimise their foraging trips, birds should minimise the travelling time between foraging areas and their colonies (Charnov 1976). ARS were more variable at Europa, where trips were short and strictly diurnal, with higher occurrence, larger sizes and longer durations than at the other breeding colonies. Furthermore, the EMbC behaviour analysis of birds from Europa showed a higher proportion of intensive foraging behaviour during trips, reflecting an optimisation of the daily trip.

Overall similarity in foraging strategy might be related to the fact that tropical seabirds generally feed in association with subsurface predators like tuna and dolphins that make prey available at the surface (Au & Pitman 1986). However, a study reported that RFBs from Hawaii did not associate with any subsurface predator in greater proportion than what would be expected by chance (Hebshi et al. 2008). Further research is still needed to better understand the foraging strategies of tropical seabirds in oligotrophic waters.

Foraging behaviour and productivity

Previous studies assumed that RFBs may forage in more productive areas (Ballance et al. 1997, Jaquemet et al. 2005, Weimerskirch et al. 2005a). How-

ever, Young et al. (2010) did not find any major variation in chl *a* concentration around a site that harbours a large RFB colony, the Palmyra Atoll (Northern Pacific), that would support this hypothesis. After examining the chl *a* concentration inside prospectored and non-prospectored areas, we found that birds from Christmas Island targeted productive areas with deep sea bed, but birds from the other colonies did not. At all the remaining sites, birds

would have been able to reach more productive waters within their range if they had flown in another direction. Top marine predators such as cetaceans and seabirds target productive waters to increase their encounter rate with prey patches in restricted areas (Jaquemet et al. 2005). At Europa, the feeding of great frigatebirds *Fregata minor* is positively linked with dynamical fronts at the edge of eddies (Weimerskirch et al. 2004, Tew Kai et al. 2009, De Monte et al. 2012, Jaquemet et al. 2014). However, the distribution of frigatebirds is negatively influenced by chl *a* concentration, suggesting that they do not directly target high primary productivity (Thiers et al. 2014). Similarly, the productivity found in the foraging area of masked boobies *S. dactylatra* in the eastern tropical Pacific is not significantly different from the non-prospect area within the foraging range of the population (Weimerskirch et al. 2008). As tropical waters are characterised by an overall lower productivity compared to temperate or polar waters (Longhurst & Pauly 1987), the distribution and abundance of prey is believed to be more unpredictable than in colder waters (Ashmole 1971). Here we see that the chl *a* concentration is not a good indicator of foraging areas of RFB in tropical environments.

Time lags, physical forcings and food web processes can thwart the link between primary productivity and the distribution of predators. As seabirds do not feed directly on primary producers, a natural delay due to energy transfer between phytoplankton, fish or squid occurs. For example, in the Benguela Current system, this phenomenon takes up to several weeks (Grémillet et al. 2008). Moreover, seabird prey seems to be less uniformly distributed than plankton (Piontkovski & Williams 1995). For top marine predators, long time-series of chl *a* may be better indicators of productive habitats than finer temporal-scale measurements (Suryan et al. 2012). Static non-biological features, such as water depth and distance to shore, can be better explanatory variables than chl *a* (Nur et al. 2011). Since we did not find a direct effect of the bathymetry or the chl *a* in 4 of the 5 sites, other factors may account for the differences in foraging ranges observed between breeding colonies.

Resource partitioning

Resource competition may lead to adaptations that reduce niche overlap (Gause 1934) and thus explain differences in seabird foraging area and behaviour (Rome & Ellis 2004, Lance et al. 2005). In mixed co-

lonies, seabirds may have to cope with interspecific and intraspecific competition. Birds from larger colonies could also have to forage further than birds from smaller colonies because individuals foraging close to the colony may cause local prey depletion (Ashmole 1963, Furness & Birkhead 1984, Jovani et al. 2016). The sizes of the RFB colonies differ extensively between the study sites. The small population at Europa (2800 to 3800 pairs, Le Corre & Jouventin 1997) had the shortest foraging range while the large population at Genovesa (140 000 pairs, Nelson 1978) had the longest foraging range, suggesting that intraspecific competition may partly explain the differences in foraging range between breeding colonies. At Genovesa, high intraspecific competition may lead birds to travel for several days, including nights at sea, and thus reach great distances. Grémillet et al. (2004) studied 2 close colonies of Cape gannets *Morus capensis* in South Africa and found that birds from the larger colony did make foraging trips that were longer in duration and range. Similarly, mean foraging trip duration of the northern gannet *M. bassanus* from colonies in Britain and Ireland has been found to be positively correlated with colony size (Lewis et al. 2001). In tropical ecosystems, tracking of masked boobies from 2 islands differing in colony size, surrounded by similar oligotrophic waters, was also consistent with Ashmole's hypothesis (Oppel et al. 2015). At Clipperton (Pacific Ocean), masked boobies showed a particularly long foraging range (average range of 103 km, maximum 242 km; Weimerskirch et al. 2008) and the huge colony size (>100 000 individuals) might explain that range.

Present or even previous competition could produce interspecific variation in foraging behaviour (Trivelpiece et al. 1987). The RFB is the only booby species present at Europa, while the 4 other sites host 1 or 2 other booby species. Little or no interspecific competition could explain why foraging trips were almost evenly distributed in a short range around Europa, and only during the day. The RFB is the smallest booby species and may fly further in the presence of other booby species because of lower flight costs. RFBs incubating at Johnston Atoll (central Pacific) made diurnal trips significantly longer than those made by brown boobies *S. leucogaster*, with a mean duration of 14 and 6.7 h, respectively (Lewis et al. 2004). RFBs and masked boobies from Palmyra Atoll showed strong differences in their foraging behaviour and ranges, with RFBs being again more pelagic than masked boobies (Young et al. 2010). The 2 same species at Tromelin Island (Indian Ocean), surrounded by more oligotrophic waters,

demonstrated interspecific segregation at the level of core foraging areas but not at the scale of the whole foraging region (Kappes et al. 2011). However, intra- and interspecific competition did not explain the higher maximum ranges observed at Tern Island (3000 to 5000 RFB pairs) compared to Palmyra Atoll that hosts 25 000 RFB pairs and 1 more tropical booby species (Young et al. 2015). However, the 2 islands have different oceanographic contexts thus potential environmental effects may overshadow the competition effect.

Exclusion by adjacent colonies is also known to potentially influence the directionality of the foraging trips (Wakefield et al. 2013). The small foraging range observed in Europa may be caused by a low level of competition since the island hosts a relatively small RFB colony, with no other tropical boobies and no other island in the vicinity. Genovesa is one of the north-eastern islands of the Galapagos archipelago. Since the foraging range was clearly oriented towards the east, birds may avoid competition with colonies of other species that have shorter ranges (Anderson 1991). Lastly, no island is present in the vicinity of Christmas Island, where the foraging area towards Java Island seems to be mainly driven by the environment. Although resource partitioning between distant colonies is difficult to evaluate, our data suggest that resource partitioning may also have an influence on the foraging behaviour observed at the colony scale.

To conclude, the environmental context and competition may affect the foraging behaviour of the RFB, a central-place forager in tropical oligotrophic waters. To better understand the patterns observed in infra-specific studies, multi-species studies and information about the local environment seem essential to assess the impact of each effect resulting in the foraging behaviour.

Acknowledgements. This research was supported by France's 'Iles Eparses' program (2011–2013) managed by the CNRS-Institut Ecologie et Environnement (InEE) with the financial support of the CNRS-InEE, CNRS-Institut National des Sciences de l'Univers (INSU), Institut de recherche pour le développement (IRD), Agence des aires marines protégées (AAMP) and the logistic support of Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). Research in the Chesterfield Islands took place during the M OM Alis cruise on board the RV 'Alis', funded in part by the Commission nationale de la flotte côtière, IRD and AAMP. This work was also part of the program EARLYLIFE, funded by a European Research Council Advanced Grant under the European Community's Seven Framework Program FP7/2007–2013 (Grant Agreement ERC-2012-ADG_20120314 to H.W.). We thank J. B. Pons, S. Jaquetmet, M. Le Corre and M. Bastien for their assistance in the field. We thank the Galapagos National

Park Service and the Ministry of the Environment of Ecuador for permission to work in the park, and the Charles Darwin Research Station for logistical support. The work on Christmas Island (Indian Ocean) was conducted within the framework of the Christmas Island Seabird Project (www.seabirdproject.cx), which was supported by grants from the Universität Hamburg, Mini Wunderland Hamburg, CI Island Trust, CI Territory Week Committee, CI Tourist Association, and many private sponsors. Globetrotter Hamburg, Grube KG Hützel, Rische & Herfurth Hamburg and The North Face USA provided in-kind support. Parks Australia North Christmas Island provided accommodation and logistical support. M. Gant, M. Misso, M. Orchard, M. Smith and their teams at CI National Park, as well as Prof. J. Ganzhorn and his laboratory at the University of Hamburg, Germany, provided invaluable help and support. M. Berlincourt and B. Holtmann helped in the field. During the fieldwork, J.C.H. was funded by a Marie Curie Research Fellowship from the European Union (PIEF-GA-2009-236295). Lastly, we thank the 3 anonymous reviewers whose suggestions helped improving the manuscript.

LITERATURE CITED

- ✦ Anderson DJ (1991) Apparent predator limited distribution of Galápagos Red footed Boobies *Sula sula*. *Ibis* 133: 26–29
- Ashmole NP (1963) The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103:458–473
- Ashmole NP (1971) Seabird ecology and the marine environment. In: Farner DS, King JR (eds) *Avian biology*, Vol 1. Academic Press, New York, NY, p 223–287
- Ashmole NP, Ashmole MJ (1967) Comparative feeding ecology of sea birds of a tropical oceanic island. *Bull Peabody Mus Nat Hist* 24
- ✦ Au DWK, Pitman RL (1986) Seabird interactions with dolphins and tuna in the eastern tropical Pacific. *Condor* 88: 304–317
- ✦ Ballance LT, Pitman RL, Reilly SB (1997) Seabird community structure along a productivity gradient: importance of competition and energetic constraint. *Ecology* 78: 1502–1518
- ✦ Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J Stat Softw* 67:1–48
- ✦ Birt VL, Birt TP, Goulet D, Cairns DK, Montevecchi WA (1987) Ashmole's halo: direct evidence for prey depletion by a seabird. *Mar Ecol Prog Ser* 40:205–208
- ✦ Borsa P, Pandolfi M, Andréfouët S, Bretagnolle V (2010) Breeding avifauna of the Chesterfield Islands, Coral Sea: current population sizes, trends, and threats. *Pac Sci* 64: 297–314
- ✦ Burke CM, Montevecchi WA (2009) The foraging decisions of a central place foraging seabird in response to fluctuations in local prey conditions. *J Zool (Lond)* 278:354–361
- ✦ Calenge C (2006) The package 'adehabitat' for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol Modell* 197:516–519
- Chamberlain S (2016) rerddap: General purpose client for 'ERDDAP' servers. R package version 0.3.4. <https://github.com/ropensci/rerddap>
- ✦ Charnov EL (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor Popul Biol* 9:129–136
- ✦ De Monte S, Cotté C, d'Ovidio F, Lévy M, Le Corre M, Weimerskirch H (2012) Frigatebird behaviour at the

- ocean–atmosphere interface: integrating animal behaviour with multi-satellite data. *J R Soc Interface* 9:3351–3358
- Eaton JW, Bateman D, Hauberg S, Wehbring R (2014) GNU Octave version 3.8.1 manual: a high-level interactive language for numerical computations. CreateSpace Independent Publishing Platform, www.gnu.org/software/octave/doc/interpreter/
- Freeman R, Dennis T, Landers T, Thompson D, Bell E, Walker M, Guilford T (2010) Black petrels (*Procellaria parkinsoni*) patrol the ocean shelf-break: GPS tracking of a vulnerable procellariiform seabird. *PLOS ONE* 5:e9236
- Furness RW, Birkhead TR (1984) Seabird colony distributions suggest competition for food supplies during the breeding season. *Nature* 311:655–656
- Garriga J, Palmer JR, Oltra A, Bartumeus F (2016) Expectation-maximization binary clustering for behavioural annotation. *PLOS ONE* 11:e0151984
- Gause GF (1934) The struggle for existence. Williams and Wilkins, Baltimore, MD
- Greenberg G, Haraway MM (eds) (1998) Comparative psychology: a handbook. Garland, New York, NY
- Grémillet D, Dell’Omo G, Ryan PG, Peters G, Ropert-Coudert Y, Weeks SJ (2004) Offshore diplomacy, or how seabirds mitigate intra-specific competition: a case study based on GPS tracking of Cape gannets from neighbouring colonies. *Mar Ecol Prog Ser* 268:265–279
- Grémillet D, Lewis S, Drapeau L, van der Lingen CD and others (2008) Spatial match–mismatch in the Benguela upwelling zone: should we expect chlorophyll and sea surface temperature to predict marine predator distributions? *J Appl Ecol* 45:610–621
- Haney JC (1986) Seabird affinities for Gulf Stream frontal eddies: responses of mobile marine consumers to episodic upwelling. *J Mar Res* 44:361–384
- Haraway MM, Maples EG (1998) Species-typical behavior. In: Greenberg G, Haraway MM (eds) Comparative psychology: a handbook. Garland, New York, NY, p 191–197
- Hebshi AJ, Duffy DC, Hyrenbach KD (2008) Associations between seabirds and subsurface predators around Oahu, Hawaii. *Aquat Biol* 4:89–98
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biom J* 50:346–363
- James DJ, McAllan IA (2014) The birds of Christmas Island, Indian ocean: A review. *Aust Field Ornithol* 31:S1–S175
- Jaquemet S, Le Corre M, Marsac F, Potier M, Weimerskirch H (2005) Foraging habitats of the seabird community of Europa Island (Mozambique Channel). *Mar Biol* 147: 573–582
- Jaquemet S, Ternon JF, Kaehler S, Thiebot JB and others (2014) Contrasted structuring effects of mesoscale features on the seabird community in the Mozambique Channel. *Deep-Sea Res II* 100:200–211
- Johnson RL, Venter A, Bester MN, Oosthuizen WH (2006) Seabird predation by white shark and Cape fur seal at Dyer Island. *S Afr J Wildl Res* 36:23–32
- Jovani R, Lascelles B, Garamszegi LZ, Mavor R, Thaxter CB, Oro D (2016) Colony size and foraging range in seabirds. *Oikos* 125:968–974
- Kappes MA, Weimerskirch H, Pinaud D, Le Corre M (2011) Variability of resource partitioning in sympatric tropical boobies. *Mar Ecol Prog Ser* 441:281–294
- Lack DL (1971) Ecological isolation in birds. Harvard University Press, Cambridge, MA
- Lance MM, Thompson CW, Burger AE (2005) Overlap in diets and foraging of common murrens (*Uria aalge*) and rhinoceros auklets (*Cerorhinca monocerata*) after the breeding season. *Auk* 122:887–901
- Le Corre M, Jouventin P (1997) Ecological significance and conservation priorities of Europa Island (western Indian Ocean), with special reference to seabirds. *Rev Ecol Terre Vie* 52:205–220
- Lewis S, Sherratt TN, Hamer KC, Wanless S (2001) Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature* 412:816–819
- Lewis S, Schreiber EA, Daunt F, Schenk GA, Wanless S, Hamer KC (2004) Flexible foraging patterns under different time constraints in tropical boobies. *Anim Behav* 68: 1331–1337
- Longhurst ARP, Pauly D (1987) Ecology of tropical oceans. Academic Press, San Diego, CA
- Lott DF (1991) Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. Cambridge University Press, New York, NY
- Louzao M, Weigand T, Bartumeus F, Weimerskirch H (2014) Coupling instantaneous energy-budget models and behavioural mode analysis to estimate optimal foraging strategy: an example with wandering albatrosses. *Mov Ecol* 2:8
- Marascuilo LA (1966) Large-sample multiple comparisons. *Psychol Bull* 65:280–290
- Mendez L, Cotté C, Prudor A, Weimerskirch H (2016) Variability in foraging behaviour of red-footed boobies nesting on Europa Island. *Acta Oecol* 72:87–97
- Meyer CG, Papastamatiou YP, Holland KN (2010) A multiple instrument approach to quantifying the movement patterns and habitat use of tiger (*Galeocerdo cuvier*) and Galapagos sharks (*Carcharhinus galapagensis*) at French Frigate Shoals, Hawaii. *Mar Biol* 157:1857–1868
- Nel DC, Lutjeharms JRE, Pakhomov EA, Anson J, 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
- Nelson JB (1978) The Sulidae–gannets and boobies. Oxford University Press, Oxford
- Nur N, Jahncke J, Herzog MP, Howar J and others (2011) Where the wild things are: predicting hotspots of seabird aggregations in the California Current System. *Ecol Appl* 21:2241–2257
- Oppel S, Beard A, Fox D, Mackley E and others (2015) Foraging distribution of a tropical seabird supports Ashmole’s hypothesis of population regulation. *Behav Ecol Sociobiol* 69:915–926
- Orians GH, Pearson NE (1979) On the theory of central place foraging. In: Horn DJ, Stairs GR, Mitchell DR (eds) Analysis of ecological systems. Ohio State University Press, Columbus, OH, p 155–177
- Pante E, Simon-Bouhet B (2013) Marmap: a package for importing, plotting and analyzing bathymetric and topographic data in R. *PLOS ONE* 8:e73051
- Piontkovski SA, Williams R (1995) Multiscale variability of tropical ocean zooplankton biomass. *ICES J Mar Sci* 52: 643–656
- Pohlert T (2014) The pairwise multiple comparison of mean ranks package (PMCMR). R Package. <http://CRAN.R-project.org/package=PMCMR>
- R Development Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>

- Redner RA, Walker HF (1984) Mixture densities, maximum likelihood and the EM algorithm. *SIAM Rev* 26:195–239
- Rome MS, Ellis JC (2004) Foraging ecology and interactions between herring gulls and great black-backed gulls in New England. *Waterbirds* 27:200–210
- Schneider D (1982) Fronts and seabird aggregations in the southeastern Bering Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 10:101–103
- Schreiber E, Schreiber R, Schenk G (1996) Red-footed booby (*Sula sula*). In: Poole A, Gill F (eds) *The birds of North America*, no. 241. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, PA, and The American Ornithologists' Union, Washington, DC, p 1–24
- Shealer DA, Schreiber EA, Burger J (2002) Foraging behavior and food of seabirds. In: Schreiber EA, Burger J (eds) *Biology of marine birds*. CRC Press, Boca Raton, FL, p 137–177
- Sims DW, Quayle VA (1998) Selective foraging behaviour of basking sharks on zooplankton in a small-scale front. *Nature* 393:460–464
- Spaggiari J, Barré N, Baudat-Franceschi J, Borsa P (2007) New Caledonian seabirds. In: Payri CE, Richer de Forges B (eds) *Compendium of marine species of New Caledonia*, 2nd edn. Doc Sci Tech Sér II 7. IRD, Nouméa, p 415–428
- Suryan RM, Santora JA, Sydeman WJ (2012) New approach for using remotely sensed chlorophyll *a* to identify seabird hotspots. *Mar Ecol Prog Ser* 451:213–225
- Tew Kai E, Rossi V, Sudre J, Weimerskirch H and others (2009) Top marine predators track Lagrangian coherent structures. *Proc Natl Acad Sci USA* 106:8245–8250
- Thiers L, Louzao M, Ridoux V, Le Corre M, Jaquemet S, Weimerskirch H (2014) Combining methods to describe important marine habitats for top predators: application to identify biological hotspots in tropical waters. *PLOS ONE* 9:e115057
- Trivelpiece WZ, Trivelpiece SG, Volkman NJ (1987) Ecological segregation of Adélie, gentoo, and chinstrap penguins at King George Island, Antarctica. *Ecology* 68:351–361
- Wakefield ED, Bodey TW, Bearhop S, Blackburn J and others (2013) Space partitioning without territoriality in gannets. *Science* 341:68–70
- Weimerskirch H (1998) How can a pelagic seabird provision its chick when relying on a distant food resource? Cyclic attendance at the colony, foraging decision and body condition in sooty shearwaters. *J Anim Ecol* 67:99–109
- Weimerskirch H (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep-Sea Res II* 54:211–223
- Weimerskirch H, Bonadonna F, Baillieu F, Mabile G, Dell'Omo G, Lipp HP (2002) GPS tracking of foraging albatrosses. *Science* 295:1259
- 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 (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, 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 B* 272:53–61
- Weimerskirch H, Le Corre M, Ropert-Coudert Y, Kato A, Marsac F (2006) Sex-specific foraging behaviour in a seabird with reversed sexual dimorphism: the red-footed booby. *Oecologia* 146:681–691
- Weimerskirch H, Le Corre M, Bost CA (2008) Foraging strategy of masked boobies from the largest colony in the world: relationship to environmental conditions and fisheries. *Mar Ecol Prog Ser* 362:291–302
- Wilson RP, Pütz K, Peters G, Culik B, Scolaro JA, Charrassin JB, Ropert-Coudert Y (1997) Long-term attachment of transmitting and recording devices to penguins and other seabirds. *Wildl Soc Bull* 25:101–106
- Worton BJ (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70:164–168
- Young HS, Shaffer SA, McCauley DJ, Foley DG, Dirzo R, Block BA (2010) Resource partitioning by species but not sex in sympatric boobies in the central Pacific Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 403:291–301
- Young HS, Maxwell SM, Conners MG, Shaffer SA (2015) Pelagic marine protected areas protect foraging habitat for multiple breeding seabirds in the central Pacific. *Biol Conserv* 181:226–235
- Zavalaga CB, Emslie SD, Estela FA, Müller MS, Dell'Omo G, Anderson DJ (2012) Overnight foraging trips by chick rearing Nazca Boobies *Sula granti* and the risk of attack by predatory fish. *Ibis* 154:61–73

Editorial responsibility: Rory Wilson,
Swansea, UK

Submitted: July 25, 2016; Accepted: January 9, 2017
Proofs received from author(s): March 15, 2017

Ontogeny of foraging behaviour in juvenile red-footed boobies (*Sula sula*)

Loriane Mendez^{1*}, Aurélien Prudor¹, Henri Weimerskirch¹

¹Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC), UMR7372 CNRS, Université de La Rochelle, 79360 Villiers-en-Bois, France

*corresponding author: loriane.mendez@cebc.cnrs.fr

ABSTRACT

The early life stages represent a crucial period that can strongly influence population dynamics. We studied the development of foraging behaviour in the red-footed booby, a tropical seabird with an extensive post-fledging care period (3 to 6 months). Adults and juveniles were observed from shore and tracked at sea using GPS loggers over 3 consecutive 12-day periods. Juveniles initially made a majority of flights inland, likely to practice flying, and formed groups of up to 10 juveniles before making short trips at sea. They left the island later and returned earlier than the adults, allowing them to be fed on the nest. Over time, juveniles left the colony alone more frequently and increased the range of their trips while remaining significantly closer to the colony than the adults. They spent more time intensively foraging (slow and sinuous trajectory) than adults, which could reflect attempts to capture prey. Juveniles foraged independently of their parents but associated frequently with congeners, particularly during area-restricted search (ARS) behaviour. The extensive post-fledging care period observed may be explained by the need to develop proper foraging skills adapted to tropical waters, where resources are particularly scarce and unpredictable.

Introduction

The early life stages usually represent a critical period in the life-history of animals¹. Young individuals often experience substantial mortality, directly impacting population dynamics^{2,3}. This high mortality is generally assumed to be the result of the difficulty of young individuals to find and acquire sufficient food for survival⁴. Foraging efficiency is thought to be improved through learning and foraging experience but is also believed to be constrained by physical development⁵. However, little information is available on the development of foraging skills during the juvenile phase. In particular, few studies have focused on how juveniles use social information from the behaviour of congeners to make foraging decisions⁶.

The influence of conspecifics on foraging behaviour in vertebrates has been extensively studied for decades⁷. Individuals can unintentionally provide information through cues and signs that congeners or other species can detect and exploit. For example, some fish species will exploit public information if their personal information about a food patch is unreliable or outdated⁸, or will use the same route as other individuals even if it is longer and more energetically costly than alternative routes^{9,10}. By observing the foraging success of other individuals to modify their own foraging behaviour^{11,12}, certain assemblages of birds are used as 'information centres' for finding food¹³. More recently, miniaturised video recorders have provided clear evidence of frequent at-sea associations in structured networks among foraging Cape gannets (*Morus capensis*)¹⁴. During the juvenile stages, social learning may be an important strategy to gain foraging skills and experience. Influential sources of information can be provided by related conspecifics, as in juvenile Florida scrub-jays (*Aphelocoma coerulescens*) that can forage in a novel patch when they are in proximity to other family members that foraged successfully in that patch¹⁵. Signs and clues can also be provided by unrelated conspecifics, as in juvenile ringdoves (*Streptopelia risoria*) that can acquire social information from whatever knowledgeable individuals they observe¹⁶. The foraging behaviour of juvenile seabirds has been investigated only recently¹⁷⁻²⁶ and is therefore not fully understood. It is not known, for example, whether juvenile seabirds learn on their own or join groups of adult or immature congeners to mimic their foraging behaviour.

In seabirds, juveniles generally leave their birth colony for the open ocean during their first flight²⁷. Fledglings can disperse over vast areas¹⁹ and must learn foraging skills without assistance from their parents²⁷. High mortality is generally observed during the first months after the fledglings leave the nest for the first time; this is presumably related to the foraging failure of naive birds^{8,18,22,23,28}. The few direct observations that exist for foraging juveniles suggest that young seabirds foraging nearshore encounter difficulties in locating food sources with lower attempt and/or success rates compared to adults²⁷. In some seabird species such as boobies or frigatebirds, juveniles pass through a transition phase whereby

they practice flight and leave the colony to forage at sea, but return to the nest to be fed by their parents²⁷. This transition phase can last several months^{29–31} and is thought to improve flight capabilities³² and allow the development of hunting techniques and the efficient search for favourable foraging areas^{17,25}.

The red-footed booby (*Sula sula*), hereafter RFB, is the most pelagic of the boobies^{29,33}. The species is widely distributed throughout the pantropical latitudes in the Atlantic, Pacific and Indian Oceans²⁹. The female lays one egg and the two partners of a pair take turns at sea to forage and to feed the chick after hatching. The point at which the young leaves the nest for the first time is called fledging and occurs approximately 130 days after hatching³⁴. After fledging, the young returns to its nest every night to be fed regularly by its parents²⁰. The duration of the post-fledging period, defined as the period between the first flight from the nest and the time when the young is completely independent of its parents, lasts between 90 and 180 days^{20,34,35}.

We studied the development of the foraging behaviour of juvenile RFBs during the transition phase, *i.e.*, from their first flight over land until they forage regularly at sea. During 3 consecutive 12-day periods (hereafter referred to as P1, P2, P3), both adults and juveniles from the breeding colony on Europa Island (Mozambique Channel) were tracked with GPS loggers. Additional visual surveys of their social behaviour and movements were carried out from the island. The aim of the study was to compare the behaviour of juveniles with that of adults and to investigate the changes in behaviour occurring over the transition phase. We expected behavioural changes over time in juveniles, unlike adults, which should undertake optimised foraging trips to feed both their young and themselves. We predicted that juveniles would increase their foraging effort over time, whereas adults would progressively decrease provisioning. Our tracking information, combined with visual observations of groups during departure and return, allowed us to test for the first time whether some form of association between juveniles and adults occurred during this transition phase. Visual surveys and camera traps were used to monitor the nests and better understand how and when the juveniles became independent.

Results

Departure and return from the colony

The behaviour of young fledglings was investigated after their first flight during 3 consecutive periods of 12 days (P1, P2 and P3). Throughout the entire study period, the juveniles tracked by GPS made short flights over the island (7.2 ± 7.6 min) and longer trips

over the sea (4.8 ± 2.6 h). The proportion of flights over the sea progressively increased from 20% for period 1 (P1) to 30% for period 2 (P2) and 45% for period 3 (P3).

Visual surveys from the colony revealed that juveniles headed to sea and returned to land alone or in groups of variable size and composition. The distribution of the different group formations during departure was significantly different among the 3 periods ($\chi^2 = 492.58$, $df = 8$, $p < 0.001$; Fig. 1). During P1, the majority of juveniles left the colony in large groups composed of more than 10 of juveniles (up to 55 individuals). Over time, a higher proportion of juveniles left the colony alone rather than in a group. The distribution of group formations between the departure and the return was significantly different for P2 ($\chi^2 = 250.48$, $df = 4$, $p < 0.001$) and P3 ($\chi^2 = 121.96$, $df = 4$, $p < 0.001$). In fact, unlike their departure, juveniles returned primarily in groups during P2 and P3, suggesting that groups were formed at sea. Upon return, the distribution of the group formations was significantly different between P2 and P3, with fewer observations of large groups over time ($\chi^2 = 153.52$, $df = 4$, $p < 0.001$). No monitoring of returns to the colony was made during P1.

During P1, juveniles left the colony accompanied by adults in less than 10% of the observations (Fig. 1). During P2 and P3, they joined groups with adults in approximately 50% of the cases when leaving the colony. Upon return from the sea, juveniles returned to the colony with adults in 25% of the cases, regardless of the period.

Characteristics of foraging trips

Both adults and juveniles typically performed one trip at sea per day. Days including 2 trips by the same individual represented 3.6% and 5.5%, respectively, of the total tracking days for juveniles and adults. Trips at sea lasted from 0.3 to 14.9 hours (Fig. 2). Juveniles (all periods combined) made significantly shorter trips than adults (4.8 ± 2.6 h and 9.1 ± 4.0 h, respectively; Tukey's HSD test, $p < 0.001$). The duration of trips by juveniles was not significantly different among the 3 periods. The distance travelled by juveniles increased significantly over the 3 periods (from 47 km to 68 km; Tukey's HSD test, $p = 0.002$), and remained significantly shorter than the adults' trips ($178 \text{ km} \pm 83 \text{ km}$; Tukey's HSD test, $p < 0.001$). The same pattern was observed for the maximum range of juveniles as the distance travelled increased from an average of 14 km to 19 km over time (Tukey's HSD test, $p = 0.009$); juveniles remained significantly closer to the colony than adults ($65 \text{ km} \pm 33 \text{ km}$; Tukey's HSD test, $p < 0.001$).

Six juveniles were tracked during 13 to 29 consecutive days over the 3 periods (see Supplementary Fig. S1 online). For 5 of these individuals, the maximum range (distance from the colony) significantly increased over time (Pearson's correlation coefficient $0.47 \leq r \leq 0.61$, $0.002 \leq p \leq 0.05$). These 5 individuals travelled more than two times further between their first day and the last day of tracking.

Departure and return times were evaluated for all tracks (see Supplementary Fig. S2 online). Juveniles departed progressively earlier throughout the 3 successive periods (12:00, 11:00 and 10:00 on average), but still departed significantly later than the adults (09:00 on average; Tukey's HSD test, $p < 0.001$, $p < 0.001$ and $p = 0.012$, respectively). Throughout the monitoring period, juveniles typically returned to the colony between 15:00 and 16:00, significantly before the return of the adults (18:30 on average; Tukey and Kramer test, $p < 0.001$ for the 3 pairwise comparisons).

Behaviour clustering and area-restricted search

We used the Expectation Maximisation binary Clustering (EMbC) algorithm to characterise and compare the behaviour of adults and juveniles (Fig. 3). Depending on the speed and turning angle, each location could be labelled resting (slow and straight trajectory), intensive foraging (slow and sinuous trajectory), travelling (fast and straight trajectory) or relocating (fast and sinuous trajectory). The latter may reflect a reorientation between different patches of prey in a globally favourable zone. The distribution of the different behaviours among the foraging trips at sea was significantly different between juveniles and adults during P1 ($\chi^2 = 19.56$, $df = 1$, $p = 0.025$). Juveniles were more frequently engaged in intensive foraging and less frequently engaged in travelling compared with the adults. The proportion of time spent resting and relocating were similar for adults and juveniles. During the first period, juveniles spent a large proportion of time intensively foraging during their trips (45% on average). This proportion decreased during P2 and P3 (37% and 40%, respectively). Juveniles exhibited a similar distribution of behaviours during P2 and P3. Conversely, adults spent more time travelling, particularly when compared with juveniles during P1.

Area-restricted search (ARS) zones were defined as a succession of locations identified as "intensive foraging" by the EMbC algorithm. The ARS zones of juveniles and adults partially overlapped around the island, but the adults used a total area approximately 5 times larger than that of juveniles (see Supplementary Fig. S3 online). The surface of the core (50% kernel) and general (95% kernel) areas of intensive foraging were 378 km² and 2 190 km², respectively, for the juveniles and 7 048 km² and 31 784 km², respectively, for the adults.

During P1, juveniles performed significantly more ARSs per hour than the adults (0.99 ± 0.33 h and 0.82 ± 0.31 h, respectively; Tukey's HSD test, $p = 0.010$) but the ARS zones showed similar patterns for juveniles and adults (see Supplementary Fig. S4 online). The duration of the ARS was highly variable with similar ranges for juveniles and adults (median value 21 min). The mean surface of the ARS was also similar for juveniles and adults ($1.35 \text{ km}^2 \pm 2.4 \text{ km}^2$, not shown in Fig. S4). The distance of the ARS zones from the colony increased slightly across the 3 monitoring periods for juvenile birds with significantly different values between P1 and P3 (from 12.46 ± 7.5 km to 17.70 ± 10.38 km, respectively; Tukey's HSD test, $p =$

0.005). The ARS locations of adults were much farther from the colony (62.90 ± 32.80 km) compared with the 3 successive monitoring periods of juveniles (12.5 ± 7.5 km, 15.4 ± 8.1 km, 17.7 ± 10.4 km; Tukey's HSD test, $p < 0.001$ for the 3 pairwise comparisons).

At-sea associations

No association was observed between the foraging trips of one parent tracked simultaneously with its own juvenile in the 3 study cases (Fig. 4). Each successive trip was oriented in variable directions from one trip to the next, and the juvenile did not follow the parent's trajectory.

Associations between tracked juveniles (Fig. 5a, b, c) occurred on 54% of the tracks (171 associated tracks on 316 tracks in total). Associations between a juvenile and an unrelated adult were only observed on 2 tracks (of 316 tracks in total), including one track where they foraged together during the middle of their respective trips (Fig. 5d). When associations occurred along a track, birds were associated with one or two other birds in 70% of all cases. Birds were associated with 3 other birds in less than 15% of all cases, but up to 9 birds were found to be simultaneously associated at some stages of the same foraging trip. The durations of the associations among juveniles were highly variable depending on the tracks and represented $14\% \pm 13\%$ of the duration of the track. Associated parts of the track represented less than 5% of the duration of the track in more than 60% of the tracks. The proportion of associated locations increased with the number of birds associated during the track.

We tested whether the associations between juveniles were more likely to occur during ARS behaviours. ARS behaviours represented 39% of all juvenile GPS locations. Under the null hypothesis that ARS behaviour and pair associations were independent, we could expect to find 37% of associations with no individual in ARS behaviour ($p_0 = 0.61 \cdot 0.61$), 15% of associations ($p_2 = 0.39 \cdot 0.39$) with 2 individuals in ARS and 48% with only one individual in ARS ($p_1 = 1 - (p_0 + p_2)$). We found that $p_0 = 27\%$, $p_1 = 29\%$ and $p_2 = 44\%$, indicating that associations were more likely to occur during ARS behaviour ($\chi^2 = 1568.9$, $df = 2$, $p < 0.001$).

Feeding frequency and juvenile independence

Table 1. Presence of juveniles on the nest at night and the feeding frequency by adults from camera trapping. n_{days} = number of days of surveys.

Period after fledging	Presence on nests (at night)	Feeding frequency (day^{-1})
+ 15 days	100%	1.38 ($n_{\text{days}} = 13$)
+ 60 days	50%	1.06 ($n_{\text{days}} = 15$)
+ 80 days	19%	0.10 ($n_{\text{days}} = 20$)
+ 155 days	0%	-

Shortly after fledging, all juveniles returned to the nest each day. The juvenile was fed by its parents 1 to 3 times a day, with an average frequency of 1.38 feeding events per day (Table 1) during the first two weeks after fledging. During that period, the juveniles were slightly smaller than the adults (see Supplementary Fig. S5 online). Tracked juveniles had a similar wing length ($F = 0.1645$, $p = 0.69$) but a significantly shorter beak than adults (culmen length: $F = 11.792$, $p < 0.001$; culmen height: $F = 34.392$, $p < 0.001$). Approximately 60 days after fledging, only half of the juveniles were present on the nest at night, and the feeding frequency was close to one feeding event per day. Twenty days later, only 20% of the juveniles were still present on the nest at night, and the feeding frequency was only 0.10 feed per day (Table 1). Finally, no juveniles were observed on the nest during an opportunistic observation 155 days after fledging (Table 1).

Discussion

The simultaneous use of GPS tracking, visual surveys and camera trapping provided valuable information on changes in social and foraging behaviour of a seabird during the early stage of independence. This transitional phase appears to be a phase of learning that allows young individuals to acquire foraging skills. RFBs feed primarily on flying fishes and flying squids that are caught in flight when these prey emerge from the surface or are caught just below the surface after a short plunge dive³⁶. These foraging skills are probably complex and difficult to acquire, requiring several weeks or months of practice. In addition, tropical seabirds generally feed in association with sub-surface predators such as tuna and dolphins, which drive prey close to the ocean's surface^{37,38}. Because the location of these prey patches is considered to be unpredictable³⁹, learning how to detect these feeding opportunities probably requires additional time. All these constraints may explain the particularly long transition phase observed in boobies and frigatebirds^{17,27,32,40} that have a similar diet^{41,42}.

Underdeveloped flying skills may be one of the proximate causes of the long post-fledging care period observed in some seabird species^{32,43}. During the entire monitoring period, a large proportion of flights by juvenile RFBs were short, exploring only the interior of the island; this was particularly true during the first monitoring period, when they were probably still acquiring flight skills. Young juveniles formed groups along the coast before going to sea and tended to return in small groups and rarely returned alone. During the subsequent periods, the observation that birds were returning in larger groups than when they left the island indicated that some associations were formed at sea, in addition to those formed at departure. This was confirmed by the simultaneous tracking of several juveniles. All birds, juveniles as well as adults, returned to the colony before nightfall on the same day that they left the island. During the post-fledging period, juvenile RFBs are still fed by their parents and thus probably experience little energetic pressure to forage for their own needs. Our observations were consistent with those of Guo et al.²⁰, who noted that juvenile RFBs left the island later in the day than the adults and returned earlier as they needed to be on the nest before their parents' return. Throughout the entire visual monitoring period, juveniles were rarely observed returning to the colony with adults, probably because adults return to the colony later. Indeed, adults are under severe energetic pressure to make foraging trips that are long enough to bring food for their young and to feed themselves. The trips of adult RFBs were typically highly directed, leaving and returning to the colony with a straight trajectory. Their primary foraging activity was concentrated in the middle of the track (in terms of duration), often at the furthest point of the trip from the colony⁴².

Compared with adults, juveniles did not travel as far from the colony, potentially because of undeveloped flying or foraging skills and the need to return to the colony before the parents to be fed. The slight difference in size between the adults and the juveniles did not appear to be an important determinant of the difference in range. Similar to juvenile wandering albatrosses (*Diomedea exulans*) and immature common guillemots (*Uria aalge*), the foraging areas of juvenile RFBs showed little overlap with those of adults^{44,45}. This habitat partitioning could also be a strategy to reduce potential competition between age classes^{46,47}. The juveniles' behaviour was less often identified as travelling (fast and straight trajectory) and more often identified as intensively foraging (slow and sinuous trajectory) throughout their entire foraging trip. In contrast, adults foraged most actively at the most distant part of their trip. While developing foraging skills, juveniles can compensate for their low foraging success by increasing their foraging time, as in immature olivaceous cormorants (*Phalacrocorax brasilianus*), which foraged twice as often as adults⁴⁸ or immature royal terns (*Thalasseus maximus*), which have lower diving rates than adults but foraged over longer periods to capture as much prey as the adults⁴⁹. Juvenile RFBs, particularly during the first monitoring period, showed more area-restricted search (ARS) zones per hour than adults. Young birds might be practicing during this portion of the trip, with more attempts to catch prey associated with a high failure rate⁵⁰.

At sea, juveniles foraged in groups during portions of their trips. Half of the tracks of juveniles fitted with GPS loggers included some form of association with other juveniles, sometimes with several individuals foraging together. Because the tracked juveniles represented only a small fraction of the total number of juveniles in the colony, we can conclude for the first time that associations at sea between juvenile RFBs are very common and that they are formed in part opportunistically at sea when foraging opportunities occur. In the vicinity of the island, juveniles may gather in groups for protection, because it decreases the individual probability of harassment by frigatebirds, which use kleptoparasitism as one of their foraging strategies⁵¹. Juveniles may also gather in groups to use social information from the behaviour of congeners to make decisions⁶. Information transfer is common in the central place foraging of colonial seabirds that exploit unpredictably distributed food patches, such as Guanay cormorants (*Phalacrocorax bougainvillii*), which form a raft at the sea surface that is adjusted to the bearing of returning of cormorants, giving an indication of the location of the food patches⁵². By forming groups before going to sea and during their foraging trips, young RFBs may obtain information on foraging locations from congeners that have better foraging skills or a better knowledge of foraging zones. At sea, associations were more likely to occur during periods of ARS behaviour, suggesting the use of 'network foraging'⁵³, whereby juveniles monitor the movement of other individuals and join those that are intensively foraging (thereby indicating the presence of prey). Miniaturised video recorders also showed that young brown boobies (*Sula leucogaster*) voluntarily followed other conspecifics, which may directly enhance their foraging success and improve foraging and flying skills during their developmental stage⁵⁴. Groups of juvenile RFBs were often observed leaving the island and returning without adults in the vicinity. However, juveniles could randomly follow experienced adults as a strategy to learn and find profitable areas. Indeed, the foraging sessions of juveniles can be more efficient in the presence of adults than in the absence of adults⁵⁵. For example, young captive ringdoves appeared to acquire social information from whatever individuals present, whether they were kin, unrelated conspecifics or heterospecifics. Interestingly, while some passerine birds appear to learn from their parents^{55,56}, juvenile RFBs did not associate with their parent voluntarily. Overall, only two associations between a juvenile and any adult were observed. However, this result was probably driven by the low number of adults sampled. Further studies are required to better assess the frequency of juvenile-adult associations.

Juvenile RFBs monitored during the entire post-fledging period increased the duration of their foraging trips and the total time per day they spend foraging with age²⁰. In our study, different individuals were fitted with GPS loggers during the 3 successive periods (covering one month in total), reflecting the changes over time since their first flights. Trip duration did not increase between the 3 successive periods. However, the total distance covered and the maximum range significantly increased over time. Five of the 6 individuals tracked

between 13 and 29 consecutive days showed a progressive increase in the maximum distance reached each day. These individuals increased their range by more than two-fold between the first day and the last day of tracking, reflecting either a rapid improvement in flying ability, a growing motivation to forage further, or both. An opportunistic visual observation in June 2014 (3.5 months later) reported juveniles present 150 km away from the colony, more than twice the maximum range recorded during the GPS tracking period (\approx 60 km). Acquiring flying skills appears to be a long process for some raptors^{57,58} and seabirds^{27,32,45,59}. Wandering albatrosses progressively increased their daily flight distances to attain adult flight efficiency within their first 6 months at sea⁴⁵. Young brown boobies (*Sula leucogaster*) increased the proportion of time spent gliding during flight with the number of days since fledging, indicating that this energy-saving skill required some time to acquire³². Moreover, they were sensitive to strong wind conditions, leading to poor flight stability and potentially reduced prey detection⁵⁹. In contrast, juveniles of Scopoli's shearwater (*Calonectris diomedea*) were able to fly long daily distances soon after fledging, but as a migratory movement⁶⁰. However, their migratory behaviour reflected less-developed navigational skills compared with adults, as observed in terrestrial birds⁶¹.

As they age, improved foraging ability coupled with a growing need for food due to a decrease in provisioning by parents could push juvenile RFBs to begin trips earlier in the day and travel further from the colony. The departure time tended to occur earlier in the morning over time. The late departure of juvenile groups during the first period can be explained by the time needed to form large groups. Moreover, the ability to travel longer distances may influence juveniles to leave earlier over time. However, as long as they continued to be fed by their parents, their trips were still constrained by the need to return early to the colony. Over time, juveniles transitioning to independence were observed leaving the colony alone more frequently rather than leaving in groups. Like RFBs, juvenile brown boobies gradually improved their foraging skills during the post-fledging period^{21,25,32}. In blue-footed boobies (*Sula nebouxii*), juveniles acquired advanced diving skills soon after their first flight but remained dependent on feeding by their parents for several additional weeks, allowing them to increase their other foraging capabilities¹⁷.

The independence of juveniles can be progressively induced by parents through a decrease in parental feeding at the end of the post-fledging period^{20,57} or by juveniles that stop begging their parents when foraging for themselves becomes sufficiently profitable^{63,64}. Here, feeding frequency and the presence on the nest gradually decreased over time. Juvenile RFBs became independent between the 2 visual surveys conducted at 80 days and 155 days after fledging, which is consistent with previous estimations^{20,34,35}. Nazca boobies (*Sula granti*) appeared to use the absence of both parents as part of the decision to depart permanently from the nest⁶⁵. For blue-footed boobies, begging frequency and presence on the nest decreased when the juveniles began to catch more fish¹⁷. They continued begging for food from their parents 15 days after their first flight, even if they were capable of

plunging almost as deep as the adults (more than 3.5 m deep)¹⁷. The RFB is a shallow diver (maximum of 2.4 m deep)³⁶ and thus juveniles may quickly reach depths similar to adults. The beak size was significantly different between the juveniles and the adults. However, no difference was observed between the juveniles from the two successive deployment periods. Since Guo *et al.* found no significant difference in weight, beak size and wing length between the time at fledging and the time at independence²⁰, we can hypothesize that the beak may grow mostly after the independence (between the immature and the adult stage). Therefore, the extended transition period does not appear related to morphological limitations.

Tropical sulids are, along with frigatebirds, exceptions among seabirds by displaying a particularly long post-fledging care period, with juveniles becoming gradually independent from their parents^{17,27,32}. Both groups feed on similar prey (flying fishes and flying squids) that probably require the acquisition of complex foraging skills. Beyond the difficulty of capturing prey, differences in parental care may be linked to the seasonal abundance of food^{26,29}. Indeed, immature northern gannets (*Morus bassanus*), which breed in seasonally productive temperate waters, disperse widely at sea without a post-fledging period of parental provisioning²⁴. In tropical regions where resources are known to be scarce, heterogeneous and less predictable than in regions of cold or temperate waters^{39,66,67}, an extended parental care period may maximise the fledgling's survival. The long transition phase observed in typical tropical seabird species such as boobies and frigatebirds⁴⁰ may thus have evolved to allow a long period of learning, which is necessary in an unpredictable environment.

Materials and methods

Study site and period

The data were collected on Europa Island (22.3°S, 40.3°E; local time = GMT+3), which is located in the Mozambique Channel, 300 km from the coast of Madagascar and 500 km from the mainland coast of Africa. Europa hosts 2 800-3 800 pairs of breeding RFB, all located in the dry *Euphorbia stenoclada* forest on the northern part of the island⁵¹. GPS tracking and visual surveys were carried out between 27 January and 4 March 2014, with 2 main periods of deployment (25 Jan-2 Feb and 15 Feb-17 Feb). All juveniles studied were recently fledged and within the first 2 weeks after their first flight.

Opportunistic observations are also reported from later fieldwork in June 2014 and November 2014. In addition, to determine when juveniles became totally independent from the parents, 3 nests were monitored by camera trapping (see below). One nest was

monitored in 2014 (18 Feb-2 Mar) and two nests were monitored in 2015 (20 Feb-7 Mar and 9 Mar-1 Apr), corresponding to the periods +15 days, +60 days and +80 days from fledging, respectively.

GPS tracking and associations

Adults and juveniles were fitted with 20 g (32 X 22 mm) iGotU GPS loggers (Mobile Action Technology) that recorded their position every 2 min (adults) or 1 min (juveniles). GPS loggers were waterproofed with a PVC sheath and attached under the three central tail feathers using Tesa tape⁶⁸. Birds were chosen randomly and captured by hand or with a 6-m telescopic fishing pole fitted with a nylon noose (for birds nesting higher in the trees). A labile dye was used to mark birds on the tail or the breast to identify them rapidly from a distance. Birds were measured (culmen height and length, wing length) at the time of recovery of the GPS logger. A total of 380 tracks were collected from 7 adults and 34 juveniles, including 3 cases where the juvenile and one of its parents were both tracked. For the analysis, 3 consecutive periods of 12 days were defined: (1) 27 Jan-7 Feb, (2) 8 Feb-19 Feb and (3) 20 Feb-4 Mar, hereafter referred to as P1, P2 and P3, respectively. Depending on the GPS loggers, the tracking period of each individual covered one, two or all three periods. Six juveniles were tracked over 13 to 29 consecutive days. Five outliers emerging from the distribution of the trip durations were removed for all analyses to describe the typical behaviour of the species, including 3 tracks recorded during a cyclone (Guito) that crossed the Mozambique Channel between 18 and 22 Feb 2014. Three incomplete tracks where the loggers failed to record the entire trip were also removed. The duration of the foraging trip (h), total distance covered (km) and the maximum range from the colony (km) were calculated for each track. Tracks were plotted on maps generated with the R package *ggmap*⁶⁹ or over bathymetric maps obtained from the one arc-minute resolution GEBCO bathymetric dataset using the R package *marmap*⁷⁰.

To study the associations between individuals during foraging trips, we made pairwise comparisons between all locations from one bird with all the locations from the other birds. To our knowledge, no similar analysis has been conducted in the literature to identify association events from the GPS tracking of a seabird. After testing several values of time difference and distance parameters, association events were identified when the differences in latitude and longitude for two individuals were both lower than 0.002° (c. 280 m) within a time interval of 30 s. All associations were carefully checked visually. Associations identified within 50 m of the nest were not taken into account to limit the study of associations to those occurring at sea. To avoid very short random encounters, tracks containing only one association event were ignored.

Behaviour labelling and ARS

To determine the different behaviours of individuals during their foraging trips, we used the Expectation Maximisation binary Clustering (EMbC) algorithm⁷¹, a variant of the Expectation–maximisation algorithm in Maximum Likelihood Estimation of Gaussian Mixture Models. The EMbC algorithm is a robust, non-supervised multi-variate clustering algorithm leading to meaningful local labelling of each GPS location that can be easily linked to biological interpretations. The clustering is based on two variables: the speed and the turning angle obtained from successive locations. Initially, all tracks were linearly interpolated with one location every 2 minutes, and the maximum speed was set to 90 km.h⁻¹³⁶. Each GPS location was labelled with one of 4 behaviours delimited by intervals of speed and turning angle assigned by the EMbC algorithm: resting (0 to 6 km.h⁻¹ and 0 to 0.30 radians), intense foraging (0 to 14 km.h⁻¹ and 0.3 to 3.14 radians), travelling (6 to 90 km.h⁻¹ and 0 to 0.43 radians), and relocating (14 to 90 km.h⁻¹ and 0.43 to 3.14 radians). For more details see Mendez et al.⁷². To compare the behaviour of adults and juveniles, trips from both age classes were treated simultaneously in the analysis conducted with the *EMbC* R-package. All analyses were conducted in R 3.2.3⁶⁷.

Zones of area-restricted searching (ARS) were defined when at least 3 successive locations were labelled intensive foraging by the EMbC algorithm³³. To simplify the description of the different behaviours along the trajectory, we merged ARSs when less than 4 locations labelled with another behaviour were observed between them³³. The number of ARSs per hour, their duration and their maximum range were calculated. Each ARS was summarised for one central location by taking the median latitude and longitude.

Kernel estimation⁶⁸ was used to determine the utilisation distribution (UD) probability based on ARS zones. Kernel density estimates offer the advantage of being widely used to identify population-level core habitat areas. We used the function *kernelUD* implemented in the R package *adehabitatHR*⁶⁹ using the reference bandwidth, which produces contiguous cores without over-smoothing, choosing a secant projection and a narrow zone to minimise the distortions in a map generated from projection. To estimate the size of the general (95%) and core (50%) foraging areas, we used the function *getverticeshr* with an adapted local projection (Europa: Moznet / UTM zone 37S).

Visual surveys

Visual surveys lasting between 30 min and 3 h were carried out at sunrise to study birds' departure at sea (n = 14 days) and before sunset when birds returned to the colony (n = 6 days). All observations were made in the field of vision (approximately 500 m wide) looking in the direction of the sea from a fixed elevated point (10 m) on a dune located 20 m away from the shore and between 0.5 and 1 km from the colony. Counting occurred from a line corresponding approximately to the beachfront. Each bird or bird group that crossed this

line was counted and identified as adult or juvenile, which is easily distinguishable by plumage and beak colour. Bird groups headed in the same direction were usually composed of individuals following each other within 5 metres (and never more than 15-20 metres). Separate groups were often spaced tens to hundreds of metres apart and thus were readily distinguishable.

Camera trapping and feeding frequency

Scoutguard SG 550 cameras were installed near active nests. At each movement, the trigger was activated to take a picture every 5 sec. All feeding events occurring in the field of the camera were recorded. The framing was chosen according to the preferential roost of the juvenile, recognisable by the pile of droppings lying below. There were no visual observations that indicated feeding events outside the nest, but the feeding frequency could be underestimated if feeding occurred outside the frame. Standardised tours checking a group of 20-25 nests were conducted throughout the study period at 15, 60, 80 and 155 days after fledging. Standardised tours were made after sunset (between 21:00 and 23:00) or before sunrise (between 5:00 and 6:00) to determine the presence or absence of juveniles and adults on the nest during the night. Combined with the camera trapping on some nests, the tours allowed the linking of the presence on the nest to the feeding frequency.

Statistical analysis

As some individuals were tracked during several successive trips, linear mixed-effects models with 'individual' as a random factor were applied to avoid pseudoreplication. We used the function *lmer* from the R package *lme4*⁷⁰ to test for differences in trip parameters between study periods and age classes. Tukey's HSD test was used to calculate post hoc comparisons on each factor in the model using the function *glht* from the R package *multcomp*⁷¹. When the residuals were not normally distributed, variables were log- or square-root transformed. When the data still did not meet the assumptions, we used non-parametric tests with a Kruskal-Wallis rank sum test followed by a Tukey and Kramer (Nemenyi) test for pairwise comparisons with a Tukey-Dist approximation for independent samples from the R package *PMCMR*⁷². Values of the dependent variables are given as the mean \pm standard deviation. Correlations were made using Pearson's coefficient. The Marascuilo procedure⁷⁹ was used to compare the pairwise proportions of the behaviours defined with the EMbC algorithm⁷¹ among study periods and age classes. A Chi-square test was used to evaluate the link between associations and ARS.

Ethics Statement

The deployment of GPS on birds lasted less than 10 minutes and no birds left the nest as a result of handling. The field procedures were approved by the Préfet des Terres Australes et Antarctiques Françaises. This work was part of the programme EARLYLIFE, funded by a European Research Council Advanced Grant under the European Community's Seven Framework Program FP7/2007e2013 (Grant Agreement ERC-2012-ADG_20120314 to Henri Weimerskirch). All methods were performed in accordance with the relevant guidelines and regulations.

Data availability

Data will be made accessible under the Dryad Platform (<http://www.datadryad.org/>).

Acknowledgements

This research was funded by a European Research Council Advanced Grant under the European Community's Seven Framework Program FP7/2007–2013 (Grant Agreement ERC-2012-ADG_20120314 to Henri Weimerskirch). We thank Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) for their logistic support, and the FAZOI for transport to Europa and for support while on the island. We thank J.B. Pons for his assistance in the field. Lastly, we thank the 2 anonymous reviewers whose suggestions greatly helped to improve the manuscript.

Author contributions

L.M. performed the analyses and wrote a first version of the publication. A.P. conducted the fieldwork, exported the GPS data and began to clean them. HW designed the study, organised the field work and corrected successive versions of the manuscript. All authors reviewed the manuscript.

Additional information

No conflict of interest is associated with this publication and no significant financial support for this work could have influenced its outcome.

References

1. Sæther, B.-E. *et al.* How life history influences population dynamics in fluctuating environments. *Am. Nat.* **182**, 743–759 (2013).
2. Lack, D. The natural regulation of animal numbers. *Nat. Regul. Anim. Numbers* (1954).
3. Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M. & Yoccoz, N. G. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends Ecol. Evol.* **13**, 58–63 (1998).
4. Sullivan, K. A. Predation and starvation: age-specific mortality in juvenile juncos (*Junco phaenotus*). *J. Anim. Ecol.* 275–286 (1989).
5. Marchetti, K. & Price, T. Differences in the foraging of juvenile and adult birds: the importance of developmental constraints. *Biol. Rev.* **64**, 51–70 (1989).
6. Dall, S. R., Giraldeau, L.-A., Olsson, O., McNamara, J. M. & Stephens, D. W. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends Ecol. Evol.* **20**, 187–193 (2005).
7. Galef, B. G. & Giraldeau, L.-A. Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Anim. Behav.* **61**, 3–15 (2001).
8. Kendal, J. R., Rendell, L., Pike, T. W. & Laland, K. N. Nine-spined sticklebacks deploy a hill-climbing social learning strategy. *Behav. Ecol.* **20**, 238–244 (2009).
9. Laland, K. N. & Williams, K. Shoaling generates social learning of foraging information in guppies. *Anim. Behav.* **53**, 1161–1169 (1997).
10. Laland, K. N. & Williams, K. Social transmission of maladaptive information in the guppy. *Behav. Ecol.* **9**, 493–499 (1998).
11. Krebs, J. R. Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food resources in the Great Blue Heron (*Ardea herodias*). *Behaviour* **51**, 99–134 (1974).
12. Templeton, J. J. & Giraldeau, L.-A. Vicarious sampling: the use of personal and public information by starlings foraging in a simple patchy environment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **38**, 105–114 (1996).
13. Ward, P. & Zahavi, A. The importance of certain assemblages of birds as ‘information-centres’ for food-finding. *Ibis* **115**, 517–534 (1973).
14. Thiebault, A. *et al.* From colony to first patch: processes of prey searching and social information in Cape gannets. *The Auk* **131**, 595–609 (2014).
15. Midford, P. E., Hailman, J. P. & Woolfenden, G. E. Social learning of a novel foraging patch in families of free-living Florida scrub-jays. *Anim. Behav.* **59**, 1199–1207 (2000).
16. Hatch, K. K. & Lefebvre, L. Does father know best? Social learning from kin and non-kin in juvenile ringdoves. *Behav. Processes* **41**, 1–10 (1997).

17. Castillo-Guerrero, J. A. & Mellink, E. Maximum diving depth in fledging Blue-footed Boobies: skill development and transition to independence. *Wilson J. Ornithol.* **118**, 527–531 (2006).
18. Daunt, F., Afanasyev, V., Adam, A., Croxall, J. P. & Wanless, S. From cradle to early grave: juvenile mortality in European shags *Phalacrocorax aristotelis* results from inadequate development of foraging proficiency. *Biol. Lett.* **3**, 371–374 (2007).
19. De Grissac, S., Börger, L., Guitteaud, A. & Weimerskirch, H. Contrasting movement strategies among juvenile albatrosses and petrels. *Sci. Rep.* **6**, (2016).
20. Guo, H., Cao, L., Peng, L., Zhao, G. & Tang, S. Parental care, development of foraging skills, and transition to independence in the red-footed booby. *The Condor* **112**, 38–47 (2010).
21. Mellink, E., Castillo-Guerrero, J. A. & Peñaloza-Padilla, E. Development of Diving Abilities by Fledgling Brown Boobies (*Sula leucogaster*) in the Central Gulf of California, México. *Waterbirds* **37**, 451–456 (2014).
22. Orgeret, F., Weimerskirch, H. & Bost, C.-A. Early diving behaviour in juvenile penguins: improvement or selection processes. *Biol. Lett.* **12**, 20160490 (2016).
23. Riotte-Lambert, L. & Weimerskirch, H. Do naive juvenile seabirds forage differently from adults? *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **280**, 20131434 (2013).
24. Votier, S. C., Grecian, W. J., Patrick, S. & Newton, J. Inter-colony movements, at-sea behaviour and foraging in an immature seabird: results from GPS-PPT tracking, radio-tracking and stable isotope analysis. *Mar. Biol.* **158**, 355–362 (2011).
25. Yoda, K., Kohno, H. & Naito, Y. Ontogeny of plunge diving behaviour in brown boobies: application of a data logging technique to hand-raised seabirds. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* **54**, 321–329 (2007).
26. Polito, M. J. & Trivelpiece, W. Z. Transition to independence and evidence of extended parental care in the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*). *Mar. Biol.* **154**, 231–240 (2008).
27. Burger, J. The transition to independence and postfledging parental care in seabirds. in *Behavior of marine animals* 367–447 (Springer, 1980).
28. Alderman, R., Gales, R., Hobday, A. J. & Candy, S. G. Post-fledging survival and dispersal of shy albatross from three breeding colonies in Tasmania. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **405**, 271–285 (2010).
29. Nelson, J. B. *The Sulidae—Gannets and Boobies*. (University of Aberdeen, 1978).
30. Langen, T. A. Prolonged offspring dependence and cooperative breeding in birds. *Behav. Ecol.* **11**, 367–377 (2000).
31. Ridley, A. R. & Raihani, N. J. Variable postfledging care in a cooperative bird: causes and consequences. *Behav. Ecol.* **18**, 994–1000 (2007).
32. Yoda, K., Kohno, H. & Naito, Y. Development of flight performance in the brown booby. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **271**, S240–S242 (2004).

33. Mendez, L., Cotté, C., Prudor, A. & Weimerskirch, H. Variability in foraging behaviour of red-footed boobies nesting on Europa Island. *Acta Oecologica* **72**, 87–97 (2016).
34. Nelson, J. B. The breeding ecology of the Red-footed Booby in the Galapagos. *J. Anim. Ecol.* 181–198 (1969).
35. Diamond, A. W. RED-FOOTED BOOBY ON ALDABRA ATOLL, INDIAN-OCEAN. *Ardea* **62**, 196–218 (1974).
36. Weimerskirch, H., Le Corre, M., Ropert-Coudert, Y., Kato, A. & Marsac, F. The three-dimensional flight of red-footed boobies: adaptations to foraging in a tropical environment? *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **272**, 53–61 (2005).
37. Au, D. W. & Pitman, R. L. Seabird interactions with dolphins and tuna in the eastern tropical Pacific. *Condor* 304–317 (1986).
38. Thiebot, J.-B. & Weimerskirch, H. Contrasted associations between seabirds and marine mammals across four biomes of the southern Indian Ocean. *J. Ornithol.* **154**, 441–453 (2013).
39. Weimerskirch, H. Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* **54**, 211–223 (2007).
40. Nelson, J. B. Etho–Ecological Adaptations in the Great Frigate-bird. *Nature* **214**, 318–318 (1967).
41. Weimerskirch, H., Le Corre, M., Jaquemet, S., Potier, M. & Marsac, F. Foraging strategy of a top predator in tropical waters: great frigatebirds in the Mozambique Channel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **275**, 297–308 (2004).
42. Weimerskirch, H., Le Corre, M., Jaquemet, S. & Marsac, F. Foraging strategy of a tropical seabird, the red-footed booby, in a dynamic marine environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **288**, 251–261 (2005).
43. Ashmole, N. P. & Tovar, H. Prolonged parental care in Royal Terns and other birds. *The Auk* 90–100 (1968).
44. Votier, S. C. *et al.* Recruitment and survival of immature seabirds in relation to oil spills and climate variability. *J. Anim. Ecol.* **77**, 974–983 (2008).
45. Weimerskirch, H., Åkesson, S. & Pinaud, D. Postnatal dispersal of wandering albatrosses *Diomedea exulans*: implications for the conservation of the species. *J. Avian Biol.* **37**, 23–28 (2006).
46. Polis, G. A. Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning: can age groups function as ecological species? *Am. Nat.* **123**, 541–564 (1984).
47. Field, I. C., Bradshaw, C. J., Burton, H. R., Sumner, M. D. & Hindell, M. A. Resource partitioning through oceanic segregation of foraging juvenile southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Oecologia* **142**, 127–135 (2005).
48. Morrison, M. L., Slack, R. D. & Shanley Jr, E. Age and foraging ability relationships of Olivaceous Cormorants. *Wilson Bull.* 414–422 (1978).

49. Buckley, F. G. & Buckley, P. A. The breeding ecology of Royal Terns *Sterna* (*Thalasseus*) *maxima maxima*. *Ibis* **114**, 344–359 (1972).
50. Porter, J. M. & Sealy, S. G. Dynamics of seabird multispecies feeding flocks: age-related feeding behaviour. *Behaviour* **81**, 91–109 (1982).
51. Le Corre, M. & Jouventin, P. Kleptoparasitism in tropical seabirds: vulnerability and avoidance responses of a host species, the red-footed booby. *Condor* **162–168** (1997).
52. Weimerskirch, H., Bertrand, S., Silva, J., Marques, J. C. & Goya, E. Use of social information in seabirds: compass rafts indicate the heading of food patches. *PLoS One* **5**, e9928 (2010).
53. Wittenberger, J. F. & Hunt, G. L. The adaptive significance of coloniality in birds. *Avian Biol.* **8**, 1–78 (1985).
54. Yoda, K., Murakoshi, M., Tsutsui, K. & Kohno, H. Social interactions of juvenile Brown Boobies at sea as observed with animal-borne video cameras. *Plos One* **6**, e19602 (2011).
55. Kitowski, I. Social learning of hunting skills in juvenile marsh harriers *Circus aeruginosus*. *J. Ethol.* **27**, 327–332 (2009).
56. Slagsvold, T. & Wiebe, K. L. Learning the ecological niche. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **274**, 19–23 (2007).
57. Bustamante, J. Post-fledging dependence period and development of flight and hunting behaviour in the red kite *Milvus milvus*. *Bird Study* **40**, 181–188 (1993).
58. Bustamante, J. & Hiraldo, F. Post-fledging dependence period and maturation of flight skills in the Black Kite *Milvus migrans*. *Bird Study* **36**, 199–204 (1989).
59. Yamamoto, T. *et al.* Effect of wind on the flight of Brown Booby fledglings. *Ornithol. Sci.* **16**, 17–22 (2017).
60. Péron, C. & Grémillet, D. Tracking through life stages: adult, immature and juvenile autumn migration in a long-lived seabird. *PLoS One* **8**, e72713 (2013).
61. Hake, M., Kjellén, N. & Alerstam, T. Age-dependent migration strategy in honey buzzards *Pernis apivorus* tracked by satellite. *Oikos* **103**, 385–396 (2003).
62. Arroyo, B. E., De Cornulier, T. & Bretagnolle, V. Parental investment and parent–offspring conflicts during the postfledging period in Montagu’s harriers. *Anim. Behav.* **63**, 235–244 (2002).
63. Heinsohn, R. G. Slow learning of foraging skills and extended parental care in cooperatively breeding white-winged choughs. *Am. Nat.* 864–881 (1991).
64. Wheelwright, N. T. & Templeton, J. J. Development of foraging skills and the transition to independence in juvenile Savannah Sparrows. *The Condor* **105**, 279–287 (2003).
65. Maness, T. J., Westbrock, M. A., Feeley, K. J. & Anderson, D. J. Offspring sex and duration of post-fledging parental care in the sexually size dimorphic Nazca Booby (*Sula granti*). *Neotropical Ornithol.* **22**, 347–359 (2011).

66. Longhurst, A. R. P. & Pauly, D. *Ecology of tropical oceans*. (1987).
67. Ballance, L. T., Pitman, R. L. & Reilly, S. B. Seabird community structure along a productivity gradient: importance of competition and energetic constraint. *Ecology* **78**, 1502–1518 (1997).
68. Wilson, R. P. *et al.* Long-term attachment of transmitting and recording devices to penguins and other seabirds. *Wildl. Soc. Bull. 1973-2006* **25**, 101–106 (1997).
69. Kahle, D. & Wickham, H. ggmap: Spatial Visualization with ggplot2. *R J.* **5**, (2013).
70. Pante, E. & Simon-Bouhet, B. Marmap: a package for importing, plotting and analyzing bathymetric and topographic data in R. *PLoS One* **8**, e73051 (2013).
71. Garriga, J., Palmer, J. R., Oltra, A. & Bartumeus, F. Expectation-Maximization Binary Clustering for Behavioural Annotation. *PloS One* **11**, e0151984 (2016).
72. Mendez, L. *et al.* Geographical variation in the foraging behaviour of the pantropical red-footed booby. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **568**, 217–230 (2017).
73. R Development Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. (R Foundation for Statistical Computing, 2014).
74. Worton, B. J. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* **70**, 164–168 (1989).
75. Calenge, C. The package ‘adehabitat’ for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol. Model.* **197**, 516–519 (2006).
76. Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J. Stat. Softw.* **67**, 48 (2015).
77. Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P. & Heiberger, R. M. Multcomp: simultaneous inference in general parametric models. R package. (2008).
78. Pohlert, T. The pairwise multiple comparison of mean ranks package (PMCMR). *R Package* (2014).
79. Marascuilo, L. A. Large-sample multiple comparisons. *Psychol. Bull.* **65**, 280 (1966).

Figures

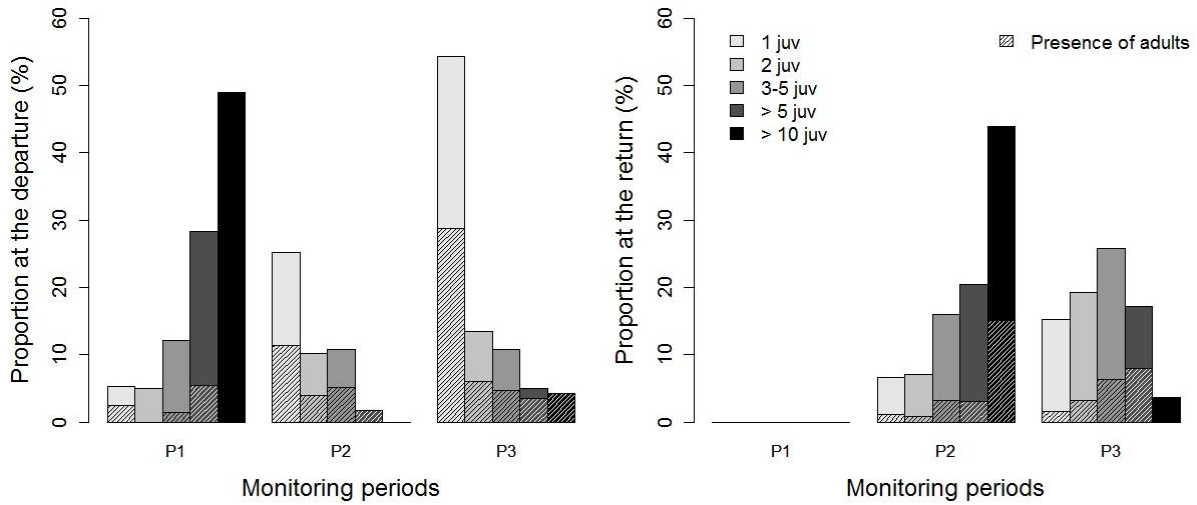


Figure 1. Proportion (%) of juvenile red-footed boobies departing from (left panel) and returning to (right panel) the colony alone (1 juv.), in pairs (2 juv.), in groups of 3 to 5 juveniles (3-5 juv.), in groups of more than 5 juveniles (> 5 juv.) and in groups of more than 10 juveniles (> 10 juv.) during the 3 consecutive monitoring periods (P1, P2 and P3). Hatching indicates the simultaneous presence of adults. No monitoring of returns was conducted during P1.

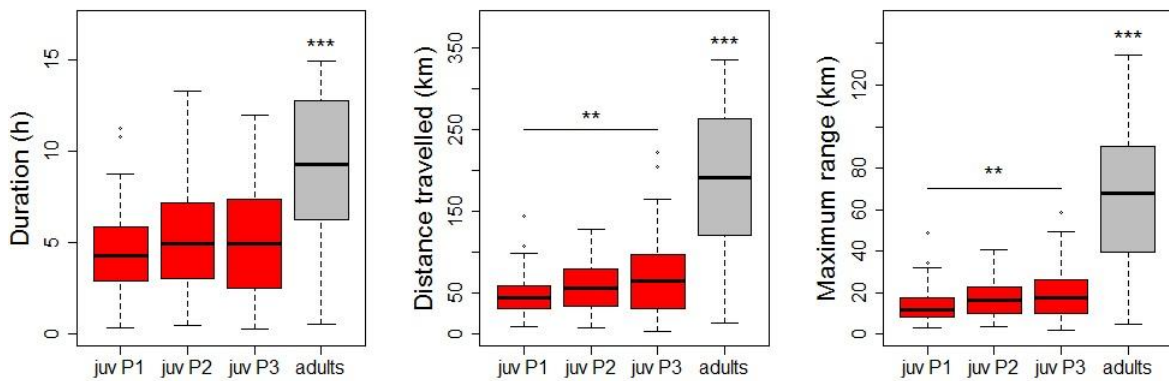


Figure 2. Duration (h), distance travelled (km) and maximum range (km) of the foraging trips of juvenile (red) and adult (grey) red-footed boobies during the 3 consecutive monitoring periods (P1, P2 and P3).

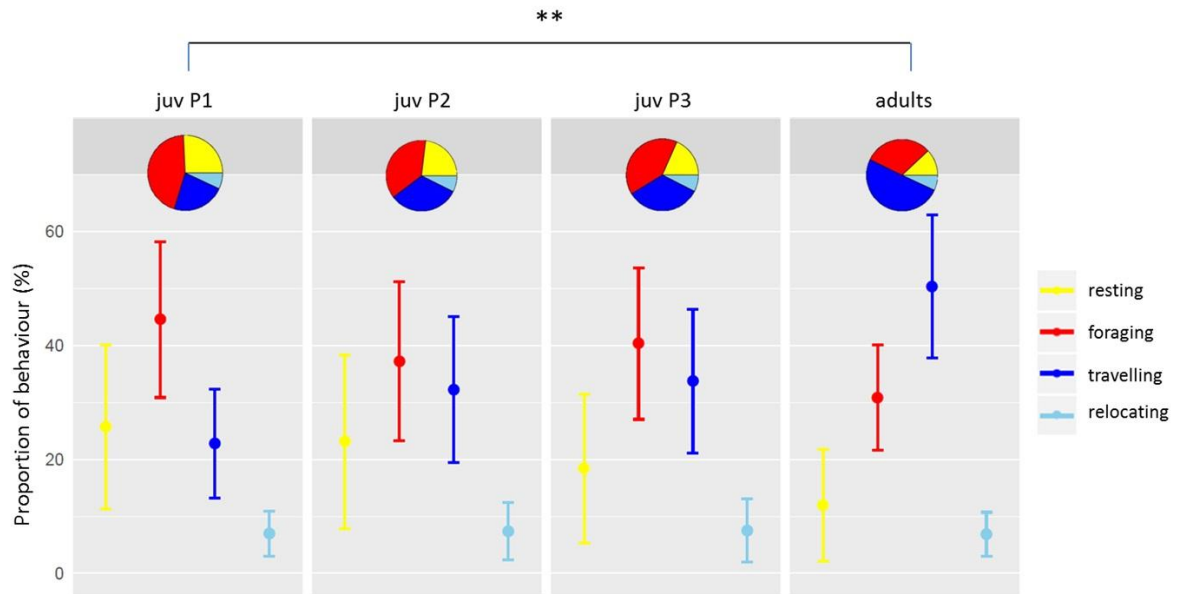


Figure 3. Proportion (mean \pm SD) of behaviours (resting, intensive foraging, travelling, relocating) assigned along the tracks of juveniles during the 3 consecutive monitoring periods (P1, P2 and P3) and along the tracks of adult red-footed boobies.

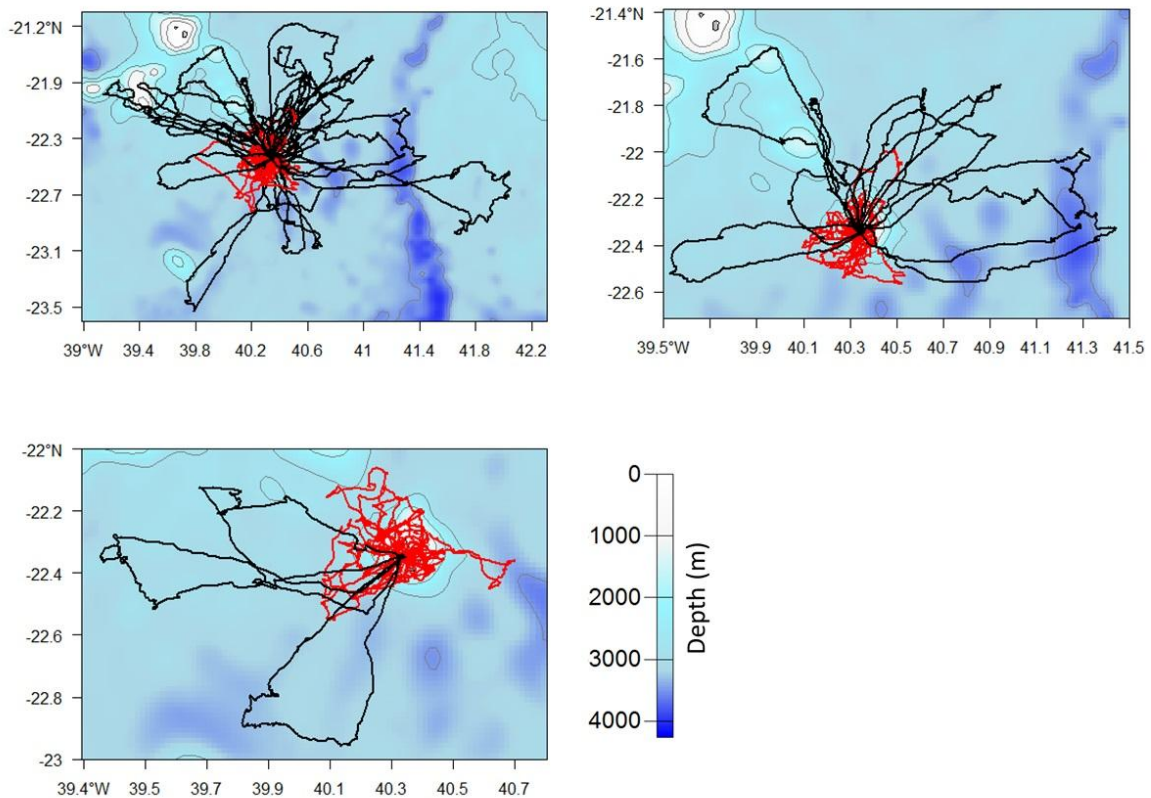


Figure 4. Foraging trips of 3 different pairs of a parent red-footed booby (black) and its juvenile (red). Tracks are superimposed on bathymetric maps generated with the R package *marmap* using the software R version 3.2.3 (2015-12-10, www.R-project.org)

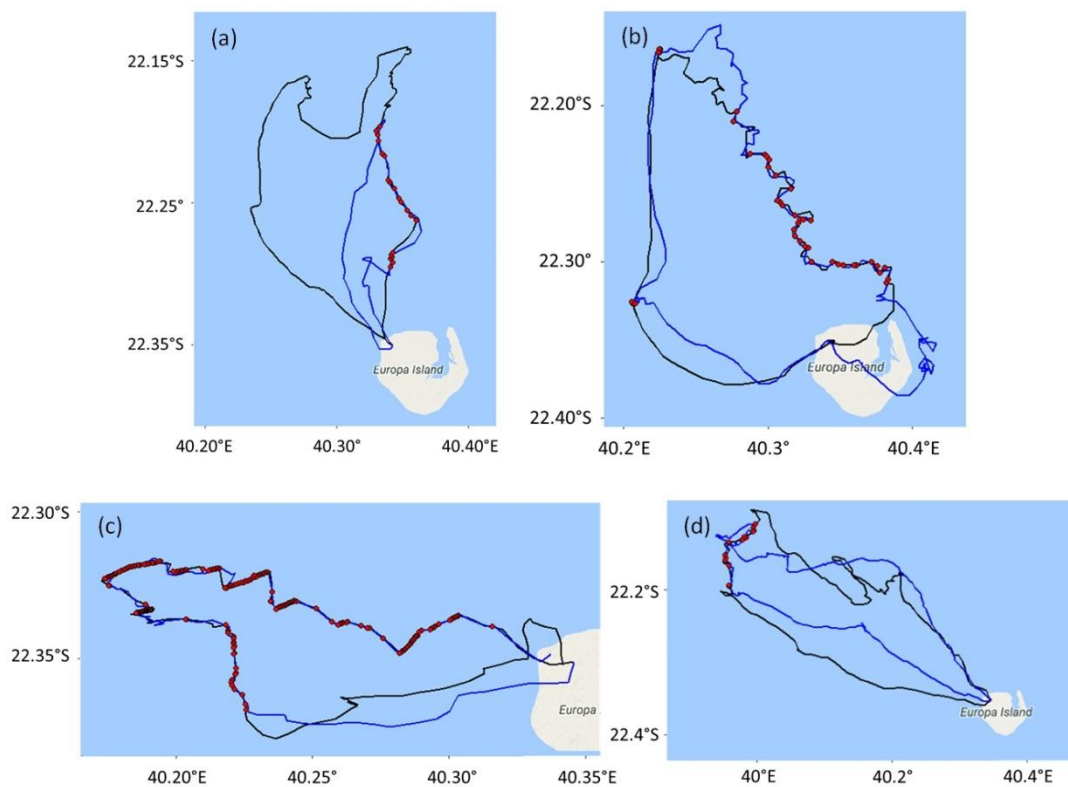
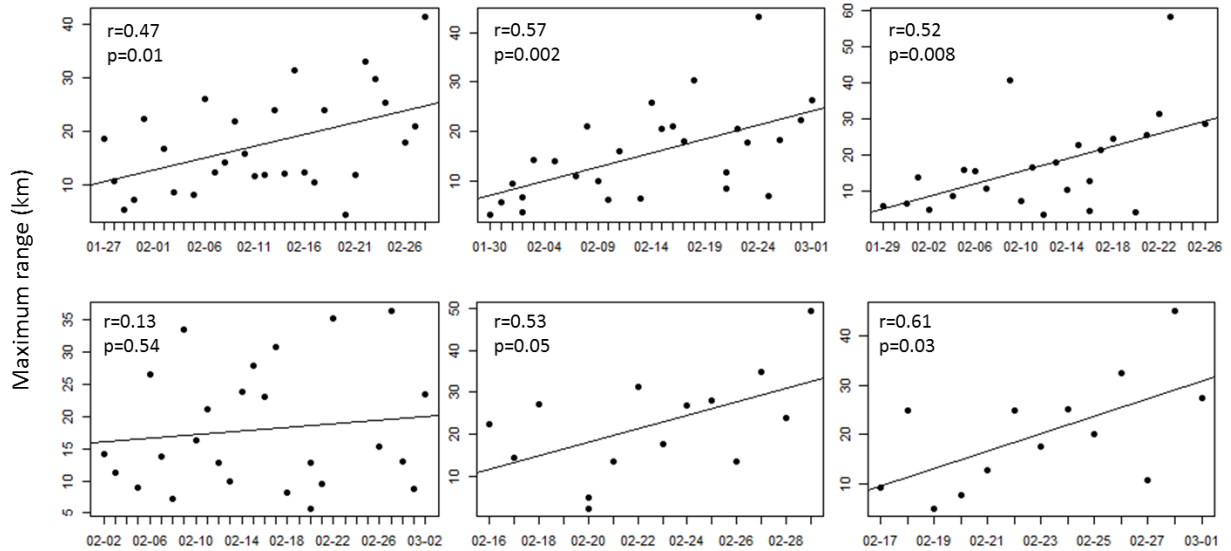
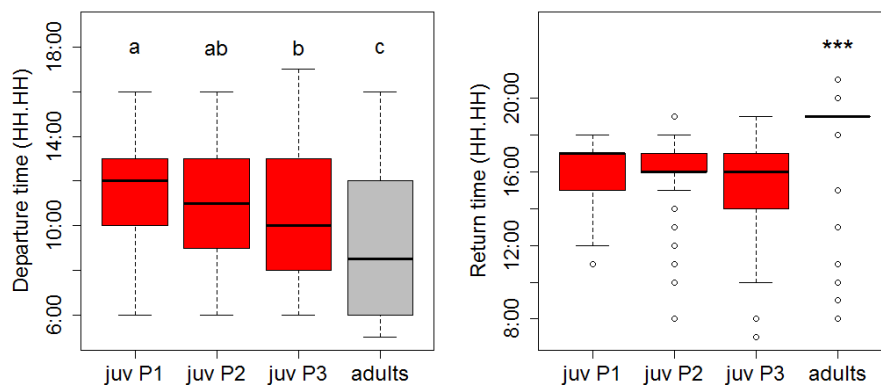


Figure 5. a, b, and c) Examples of associations (red) between 3 different pairs of juvenile red-footed booby (blue and black); d) Example of an adult red-footed booby and an unrelated juvenile that accompanied the adult for a short foraging period. Associations between 2 locations were identified as the differences in latitude and longitude $< 0.002^\circ$ within a time interval of 30 s. Tracks are superimposed on maps generated with the R package *ggmap* (map data ©2017 Google) using the software R version 3.2.3 (2015-12-10, www.R-project.org)

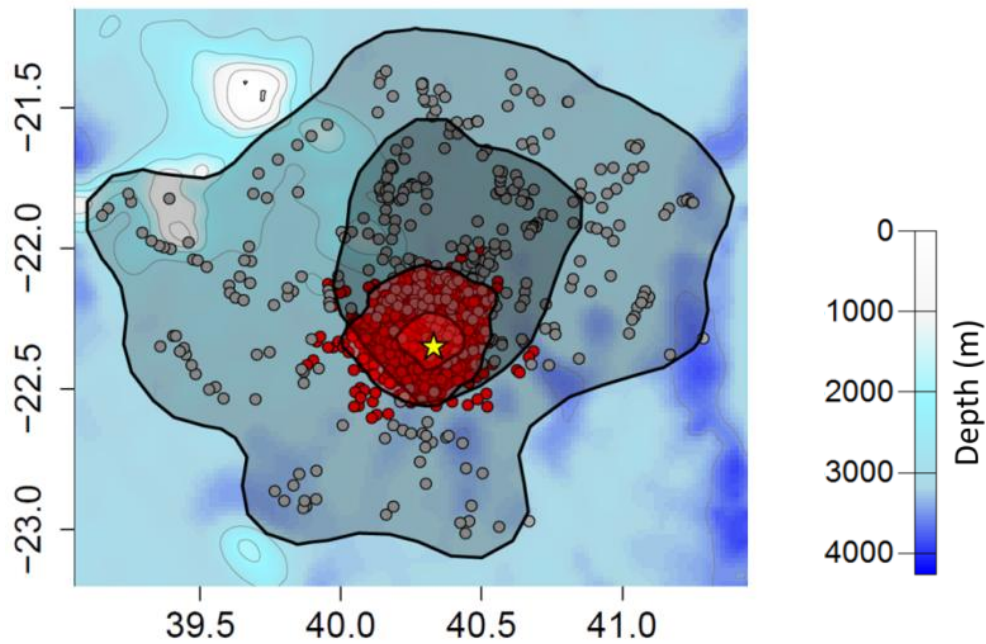
Supplementary Information



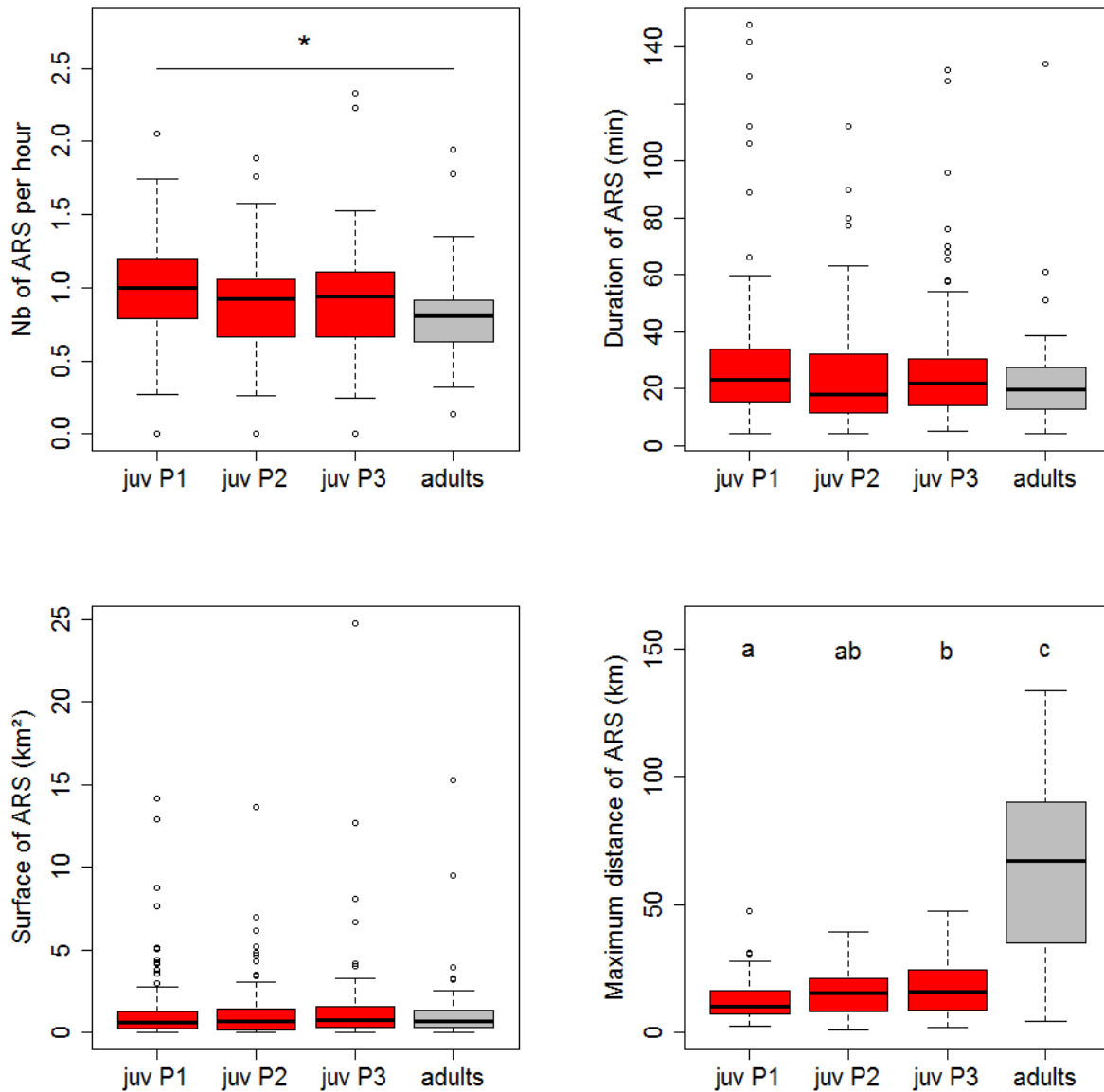
Supplementary Figure S1. Maximum range (km) as a function of time for 6 juveniles tracked during 13 to 29 consecutive days (r : Pearson's correlation coefficient, p : p-value of the correlation test). The continuous line represents the linear regression. Dates are given as dd-mm.



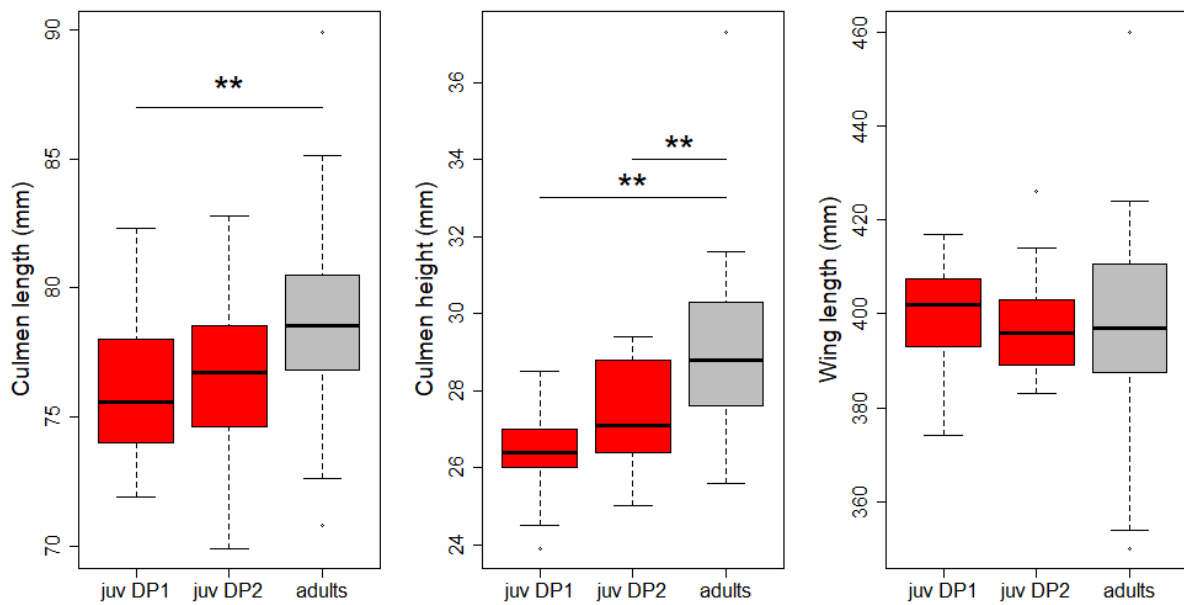
Supplementary Figure S2. Departure and return time of juvenile (red) and of adult (grey) red-footed boobies during the 3 consecutive monitoring periods (P1, P2, P3). Different letters above boxes indicate significant differences (Tukey's HSD test).



Supplementary Figure S3. General (95% kernel density estimation, light shading) and core (50% kernel density estimation, dark shading) distribution of area-restricted search (ARS) zones in juvenile (red) and adults (grey) red-footed boobies from Europa (indicated by a yellow star) superimposed on bathymetric map generated with the R package *marmap* using the software R version 3.2.3 (2015-12-10, www.R-project.org).



Supplementary Figure S4. Number per hour, duration (min), surface (km²) and maximum distance from the colony (km) of area-restricted search (ARS) zones in juvenile (red) and adult (grey) red-footed boobies during the 3 consecutive monitoring periods (P1, P2, P3). Different letters above boxes indicate significant differences (Tukey's HSD test).



Supplementary Figure S5. Culmen length (mm), culmen height (mm) and wing length (mm) of juvenile (red) and adult (grey) red-footed boobies according to the deployment period of the GPS loggers (DP1: 25 Jan-2 Feb 2014, DP2: 15 Feb-17 Feb 2014).

Inter-population variation in the behaviour of juvenile red-footed boobies (*Sula sula*)

Loriane Mendez^{1*}, Aurélien Prudor¹, Henri Weimerskirch¹

¹Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC), UMR7372 CNRS, Université de La Rochelle, 79360 Villiers-en-Bois, France

*corresponding author: loriane.mendez@cebc.cnrs.fr

Introduction

Early life stages represent important steps towards the understanding of population dynamics (Lack 1954, Gaillard et al. 1998). Juveniles of long-lived seabirds often demonstrate a lack of experience in foraging abilities (Daunt et al. 2007, Alderman et al. 2010, Riotte-Lambert & Weimerskirch 2013) and a high sensitivity to the environmental variability (Porter & Coulson 1987), leading to a generally higher mortality than adults (Lack 1954). The first months of independence are therefore a critical period in the life history of animals, and few information is available on the foraging behaviour during this stage. In particular it is not known how much the behaviour of juveniles from a species is flexible according to the habitat they forage during this critical period

Indeed, most demographic and behavioural studies of seabirds focus on the variations observed among a particular colony over time and/or individuals (Newton 1989, Perrins & Hirons 1993). Conversely, studies of a same species between several sites have received much less attention (Frederiksen et al. 2005, Grémillet & Boulinier 2009). Within-species studies can improve our understanding of population dynamics and the evolution of life history traits (Dhondt 2001, Frederiksen et al. 2005), and thus have direct implications for conservation measures (Perrins & Hirons 1993). Differences in behaviour and demographic parameters between sites are presumably an adaptive response to environmental variability (Weimerskirch 2001, Rayner et al. 2008, Wolf et al. 2009, Nevoux et al. 2010). Since most seabirds show a high degree of natal philopatry (Warham 1996), within-species comparisons are interesting regarding potential genetic isolation between populations.

The red-footed booby (*Sula sula*), hereafter RFB, is a seabird widely distributed throughout the pantropical latitudes (Nelson 1978). The RFB feed in oligotrophic tropical waters, where resources are scarcer and more heterogeneously distributed than in temperate or polar waters (Longhurst & Pauly 1987, Ballance et al. 1997, Weimerskirch 2007). Variations in the foraging behaviour of the RFB during incubation are particularly marked between sites

(Mendez et al. 2017). After mating, the female RFB lays a single egg and take turns with her partner between trips at sea and stays on the nest to incubate, brood or attend the nest to feed the chick. The period when the juvenile leaves the nest for the first time is called 'fledging' and takes place about 130 days after hatching (Nelson 1969). During this period, in contrast to most seabirds, in boobies the juvenile continue to returns on its nest every night to be fed regularly by its parents (Guo et al. 2010) during a long post-fledging period lasting between 90 and 180 days (Nelson 1969, Diamond 1974, Guo et al. 2010), before becoming independent.

Here we study for the first time the first flights at sea of juvenile RFBs from 3 remote islands: Europa (western Indian Ocean), Genovesa (Eastern Pacific Ocean) and Surprise (western Pacific Ocean). We know that the adult foraging behaviour differ extensively between sites due to different conditions at sea around the colony and populations sizes (Mendez et al 2017). We predict that foraging behaviour of juveniles should similarly differ between sites in response to local adaptations to the environmental context of each site. Using GPS tags on both juveniles and adults, we compare the flight behaviour between growth stage and sites. In particular we examine if some kind of associations occurs between juveniles, and between juveniles and adults.

Material and methods

Study sites and data collection

Movement data of adult and juvenile RFBs were collected in 3 sites. Genovesa Island (0.3°N, 89.9°W) lies in the Galapagos Archipelago and hosts the largest population of RFB in the world (140 000 couples, Nelson 1978). Genovesa has an area of 14 m² and a maximum elevation of 64 m. The colony of RFB is located in the Great Darwin Bay, a volcanic caldera whose wall has collapsed and surrounded by cliffs. Juveniles are also often observed near the Lake Arcturus that lies in the centre of the island. Birds from Genovesa were studied in 2014 during a 13-day period between the 10 November and the 22 November. Tracked adults were all incubating, but different breeding stages were observed at the same time in the colony, including adults taking care of their offspring after fledging. Europa (22.3°S, 40.3°E) is a 28 km² French atoll in the Mozambique Channel (Indian Ocean). During the breeding season, Europa hosts about 2800-3800 pairs of RFB (Le Corre & Jouventin 1997). Birds were tracked in 2014 between the 27 January and 4 March 2014 during 3 consecutive 12-day periods (P1, P2 and P3) during the post-fledging care period. The third study colony was in Surprise (18.8°S, 164.0°E), an island located in the Entrecasteaux reef (north of New Caledonia mainland). Birds were tracked in 2015 during a 6-day period (24 November-29 November). While the majority of adults from the colony were taking care of fledging

juveniles, adult data collected came from individuals that were still brooding a chick. We assume that all juveniles in the study were studied recently after fledging, making their first flights. In order to compare their behaviour, we assumed that all juveniles from the 3 sites were studied during their first flights, a few days / weeks after fledging.

On the 3 islands, both adults and juveniles were captured by hand or with a telescopic fishing pole fitted with a nylon noose for the birds nesting higher in the trees. A labile dye was used to mark individuals on the tail or the breast to identify them rapidly from a distance. They were measured (culmen height and length, wing length) and weighed in a bag with a spring balance during the study periods indicated above. For the morphometric analysis only, at Europa we included measures from adult birds studied some months before (September-November 2013) during brooding, before the post-fledging care period. Birds were fitted with iGotU GPS loggers (Mobile Action Technology) weighting 20 g and measuring 32 X 22 mm. The loggers were attached under three central tail feathers using Tesa tape (Wilson et al. 1997). After a few days, birds were caught again to retrieve the logger containing all the geographical positions, recorded at a pre-defined frequency. The number of studied individuals and position-recording frequencies of each site are indicated in Table 1.

Track analysis

During the first flights of juveniles, birds make short training flights over land around the colony, and progressively spent time over the sea. Tracks including more than 80% of their location over land were excluded from the dataset. Since the position-recording frequency differed between sites and growth stage, tracks lasting less than 6 minutes were excluded from the analyses to homogenise the dataset. The maximum speed was set to 90 km. h⁻¹ (Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al. 2005) in order to study only the first flights of juveniles at sea, only the tracks recording during P1 for Europa were included in the track analysis. The duration of foraging trip (h), the total distance covered (km) and the maximum range from the colony (km) were calculated for each track. Departure and return time of each trip were linked to the time of the day, with dawn and dusk defined using civil twilight. Base maps were generated using the package *ggmap* (Kahle & Wickham 2013). All analyses were made using R software (R Development Core Team 2014).

Behaviour clustering and ARS identification

All tracks were linearly interpolated with one location every 2 minutes. The Expectation Maximisation binary Clustering (EMbC) algorithm (Garriga et al. 2016) was used to identify the different behaviours of individuals all along tracks. Trips from adults and juveniles of the 3 study sites were treated simultaneously in the analysis conducted with the *EMbC* R-

package in the R software (R Development Core Team 2014). Each GPS location was labelled with one of the 4 behaviours delimited by intervals of speed and turning angle assigned by the EMbC algorithm: resting (0 to 4 km.h⁻¹ and 0 to 0.32 radians), intense foraging (0 to 9 km.h⁻¹ and 0.32 to 3.14 radians), travelling (4 to 90 km.h⁻¹ and 0 to 0.3 radians), and relocating (9 to 90 km.h⁻¹ and 0.3 to 3.14 radians).

Zones of area-restricted search (ARS) were defined when at least 3 successive locations were labelled as intensive foraging by the EMbC algorithm (Mendez et al. 2016). To simplify the description of the different behaviour along the trajectory, we merged ARS when less than 4 locations labelled with another behaviour were observed between them (Mendez et al. 2016). The frequency (number of ARS per hour), the duration and the surface of ARS were calculated.

	Number of individuals with GPS		Number of tracks collected		GPS frequency (s)	
	Adults	Juveniles	Adults	Juveniles	Adults	Juveniles
Genovesa	37	18	44	242	120	60
Surprise	6	10	22	78	180	60
Europa	7	21	58	124	120	60

Table 1. Data collected on adult and juvenile red-footed boobies fitted with GPS loggers

Associations between individuals

Pairwise comparisons between all locations from one bird with all the locations from the other birds were generated to study associations between individuals during their foraging trips. Locations within 50 m of the nest were ignored to identify only associations during flight. Association events were identified when the difference in latitude and longitude was lower than 0.002° (c. 280 m) and when the locations were spaced less than 30 seconds apart. To avoid very short random encounters, associations between 2 individuals during a unique location were ignored.

Statistical analysis

Linear mixed-effects models with 'individual' as random factor were applied to avoid pseudoreplication due to successive trips of a same individual. We used the function lmer from the R package lme4 (Bates et al. 2015) to test for differences in trip parameters between sites and age classes. Values of the dependent variables are given as mean ± standard deviation.

Results

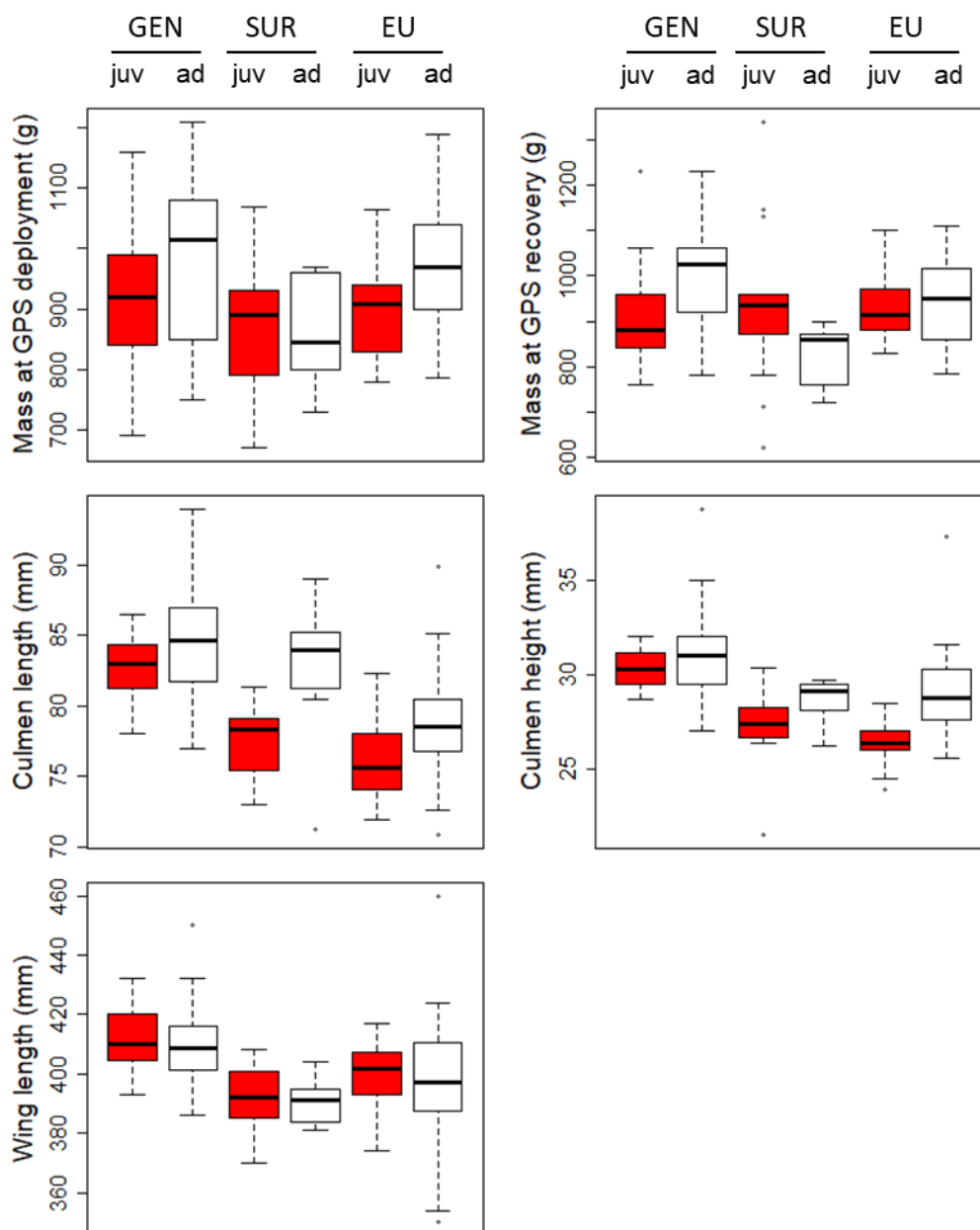
Morphometric measurements

Figure 1. Mass at GPS deployment (g), mass at GPS recovery (g), culmen length (mm), culmen height (mm) and wing length (mm) of juvenile (red) and adult (white) red-footed boobies from Genovesa, Surprise and Europa.

The mass at the deployment and the recovery of the GPS were significantly different between sites (LM: $F = 5.14$, $p = 0.007$ and $F = 4.06$, $p = 0.019$ respectively; Fig. 1). The culmen length, the culmen height and the wing length highly differed between sites (LM: $F = 49.0$, 40.3 , 18.1 , $p < 0.001$ for the 3 variables). Genovesa showed highest values in all measurements. Concerning the age class, the mass at the deployment of the GPS was significantly higher for adults but the mass at the recovery did not differ between adults and juveniles (LM: $F = 8.1$, $p = 0.005$ and $F = 1.3$, $p = 0.3$ respectively). Juveniles had a significantly smaller culmen (in length and height) compared to adults (LM: $F = 19.6$, 28.9 , $p < 0.001$ for the 2 variables, Fig. 1). However, the wing length was not statistically different between adults and juveniles (LM: $F = 0.6$, $p = 0.50$). Juveniles were morphologically more similar to the adults from the same colony, rather than to the juveniles from other colonies. Basically, the variability of measurements was more important between sites than between age class.

Track parameters

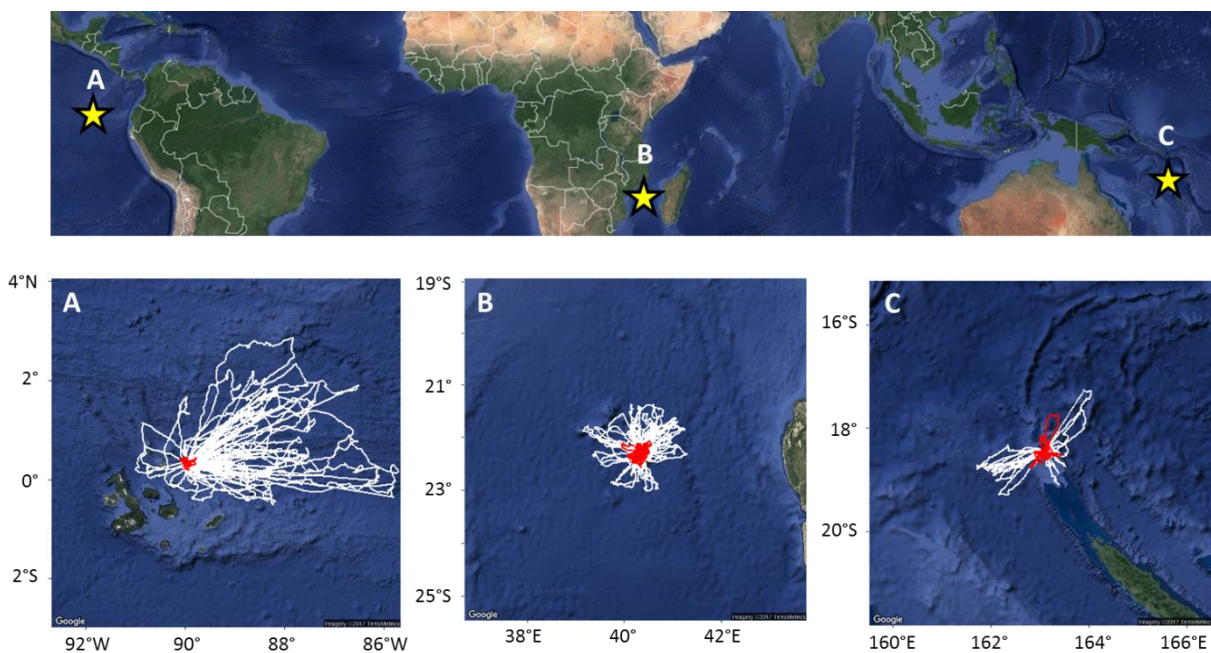


Figure 2. Distribution of the tracks at-sea of adult (white) and juvenile (red) red-footed boobies from A) Genovesa, B) Europa, C) Surprise. The 3 zoomed map are at the same scale.

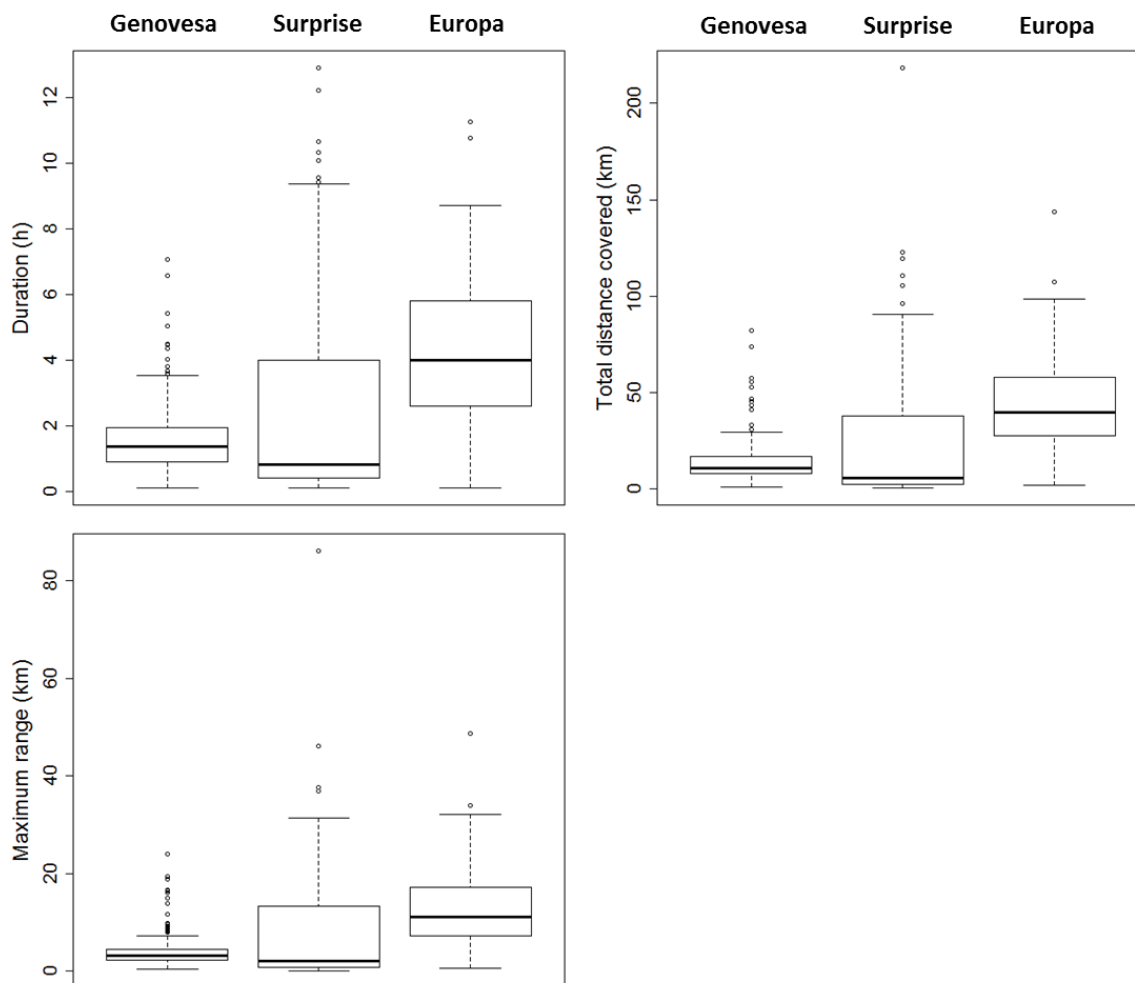


Figure 3. Duration (h), total distance covered (km) and maximum range (km) of the tracks at-sea made by juvenile red-footed boobies from Genovaesa, Surprise and Europa.

The distribution of the tracks around the island was highly different for the 3 study sites located in remote latitudes (Fig. 2). In all sites, adults reached much higher distances from the colony than the juveniles. In Genovaesa, the difference between the maximum range of adults and juveniles was particularly marked (respectively 203.4 ± 125.1 km and 3.6 ± 3.1 km, Fig. 2 & Fig. 3). Regarding juveniles only, Europa birds did longer trips (in duration and distance) than those from Genovaesa and Surprise (Fig. 3). Juveniles from Surprise did shorter trips than the ones from Genovaesa on average, but showed a larger range of values.

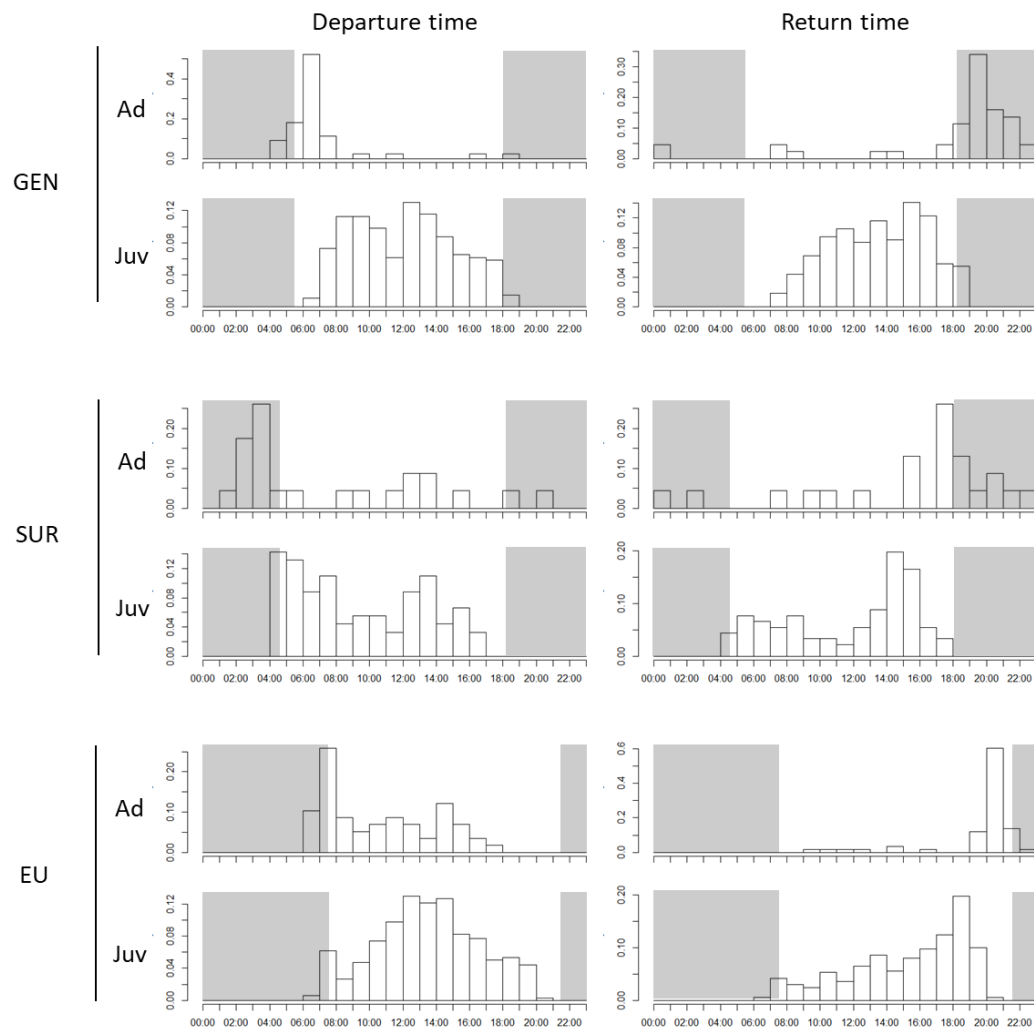


Figure 4. Departure times (left panel) and return times (right panel) of adult and juvenile red-footed boobies from Genovesa, Europa and Surprise. Day periods between the dawn and the dusk are indicated in grey.

All juveniles left the colony later than adults and tended to avoid departures and returns during the night (Fig. 4). Globally, adults from the 3 colonies tended to leave around sunrise and returns around sunset, during a short time range. However, the distribution of departure and return times of juveniles was different during the day according to the site. In Genovesa, departures and returns of juveniles took place all day long, with more returns in the middle of the afternoon. Juveniles from Surprise left the colony all day long but more frequently early in the morning, while in Europa most of departures took place in the middle of the day. Both juveniles from Surprise and Europa came back mainly in the end of the afternoon.

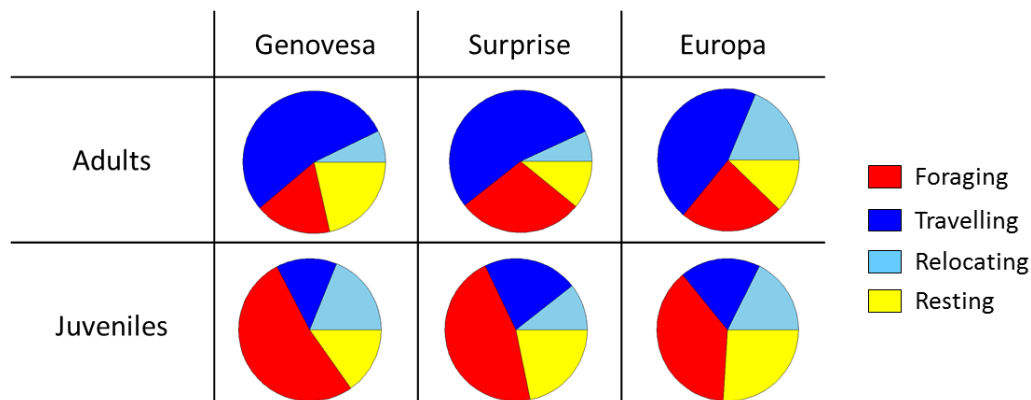
Behaviour clustering and ARS identification

Figure 5. Mean proportions of the behaviours assigned along tracks of adult and juvenile red-footed boobies from Genovesa, Surprise and Europa.

The relative behaviour distribution was more similar between growth stages than between sites (Fig. 5). Basically, adults were mainly travelling 45% of the time whereas juveniles were mainly intensively foraging 38% of the time (on average for all sites).

Successive locations identified as intensive foraging were defined as area-restricted search (ARS) zones. The ARS frequency (the number of ARS per hour; Fig.6) differed significantly between age class (LMM: $\chi^2 = 28.4$, $p < 0.001$) but not between sites (LMM: $\chi^2 = 0.6$, $p = 0.73$), with a slightly significant interaction (LMM: $\chi^2 = 7.5$, $p = 0.02$). The adults from the 3 sites showed a majority of values smaller than 1 ARS zone per hour. Tracks without ARS zones were rare for adults and juveniles from Europa, but frequent for juveniles from Genovesa and from Surprise especially. When ARS zones were present, the frequency was mainly higher than the adult one, often superior to 1 ARS zone per hour 1.5 ARS zones per hour.

The duration of ARS was similar for the 3 sites (LMM: $\chi^2 = 3.7$, $p = 0.16$) but differed between age classes (LMM: $\chi^2 = 24.27$, $p < 0.001$) with higher values for juveniles (Fig.7). ARS lasted 15 ± 9 min for adults and 26 ± 20 min for juveniles. Conversely, the surface of ARS was similar for age classes (LMM: $\chi^2 = 2.05$, $p < 0.15$) but differed between sites (LMM: $\chi^2 = 13.5$, $p = 0.001$). ARS surface were with higher in Europa (0.56 ± 1 km²) compared to Genovesa (0.33 ± 0.5 km²) and Surprise (0.35 ± 0.5 km²).

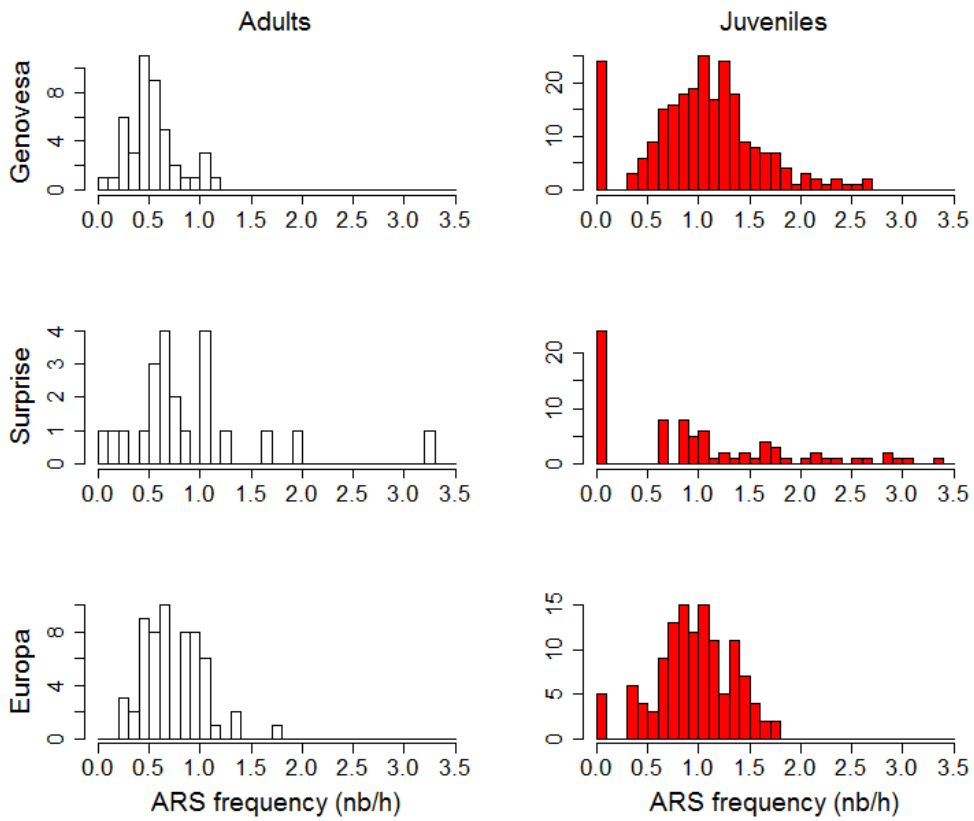


Figure 6. Frequency ($\text{nb}\cdot\text{h}^{-1}$) of area-restricted search (ARS) zones of juvenile (red) and adult (white) red-footed boobies from Genovesa, Surprise and Europa

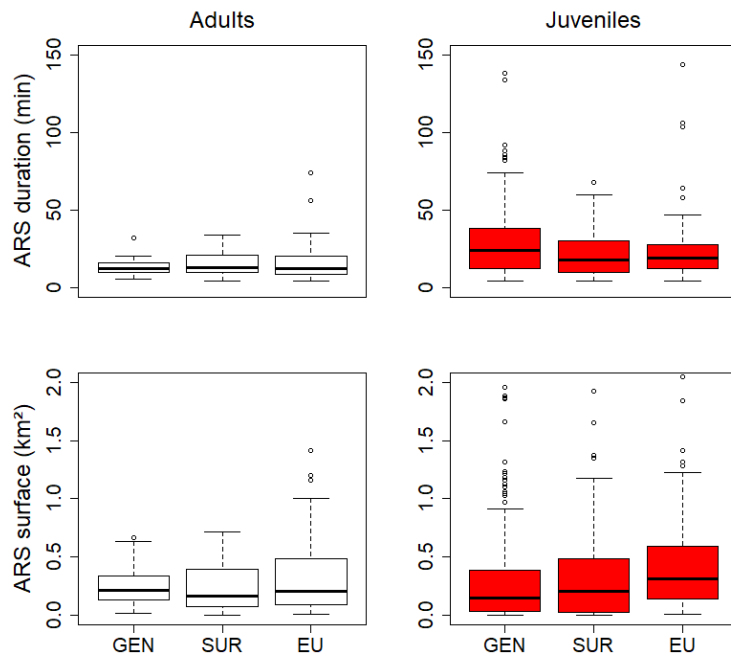


Figure 7. Duration (min) and surface (km^2) of area-restricted search (ARS) zones of juvenile (red) and adult (white) red-footed boobies from Europa, Genovesa and Surprise. Values of ARS surface $> 2 \text{ km}^2$ are not represented for graphical reasons (2.8% of the dataset).

Table 2. Frequency (nb.h⁻¹), duration (min) and surface (km²) of area-restricted search (ARS) zones of juvenile and adult red-footed boobies from Genovesa, Surprise and Europa

		ARS frequency (nb/h)	ARS duration (h)	ARS surface (km ²)
Adults	Genovesa	0.5 ± 0.2	13.1 ± 4.8	0.25 ± 0.16
	Surprise	0.9 ± 0.7	15.7 ± 8.6	0.33 ± 0.52
	Europa	0.7 ± 0.3	15.9 ± 12	0.46 ± 0.76
Juveniles	Genovesa	1.0 ± 0.5	28.3 ± 21.8	0.34 ± 0.54
	Surprise	1.0 ± 0.9	21.1 ± 15.4	0.36 ± 0.46
	Europa	1.0 ± 0.4	23.4 ± 19.2	0.61 ± 1.05

Associations at sea

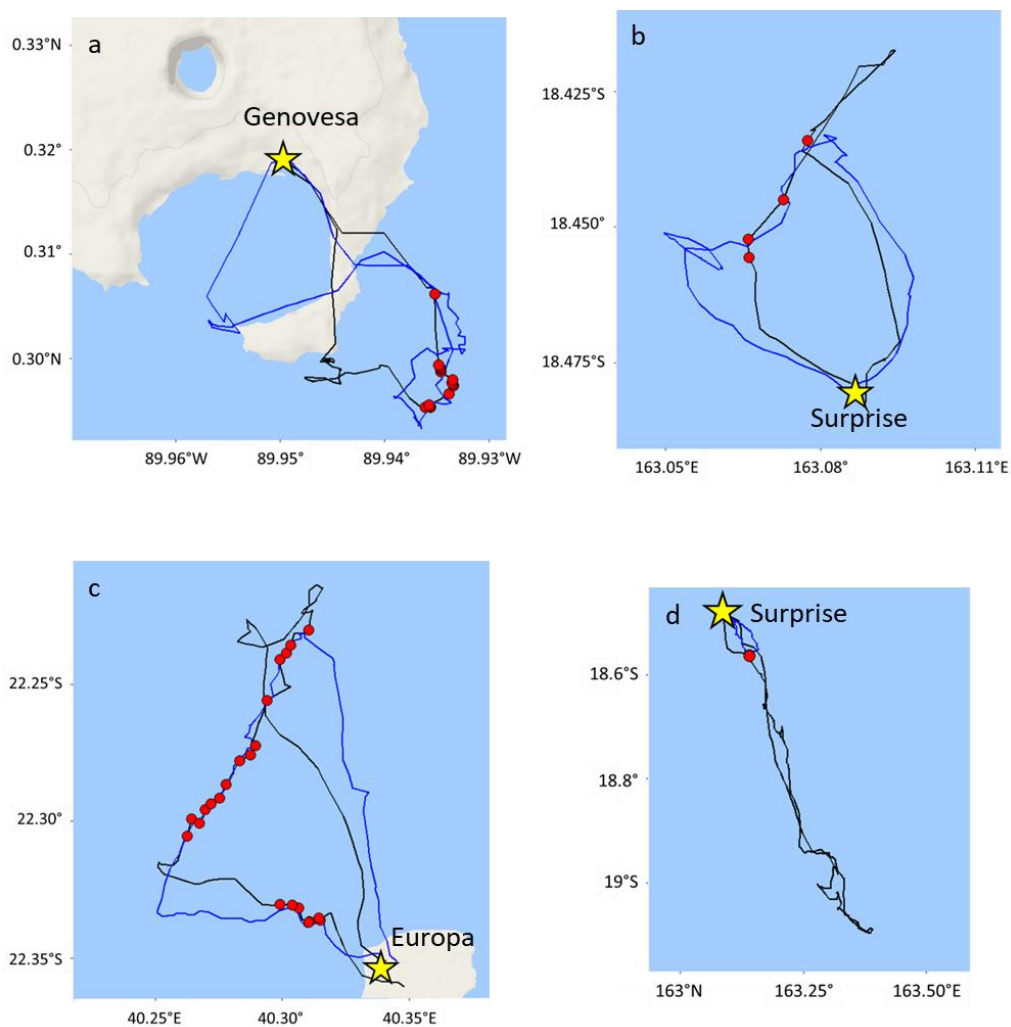


Figure 8. Example of associations between juveniles from a) Genovesa, b) Surprise, c) Europa, and d) between an adult and a juvenile from Surprise.

Associations between juvenile RFBs were common (Fig. 8a,b,c) and occurred on 57%, 49% and 21% of the tracks from Europa, Genovesa and Surprise, respectively (Table 3). In Europa, juveniles associated in more than 60% of the time with 1 or 2 other juveniles along a same track, and more than 15% of the time with 3 other birds. In Genovesa and Surprise, juveniles associated with only 1 other juvenile in more than 70% of the time. Adults RFBs rarely associated between them in flight in Europa (4 on 58 tracks) and Surprise (1 on 22 tracks). Associations between adults were more frequent in Genovesa (9 on 44 tracks). On all the dataset, only one association between an adult and a juvenile occurred in Surprise (Fig. 7D).

Table 3. Description of the associations occurring between juvenile red-footed boobies from Europa, Genovesa and Surprise

	Proportion of tracks including associations	Proportions of associated portion along tracks	Maximum number of individuals associated along a track
Genovesa ($n_{ind} = 18$, $n_{tracks} = 278$)	0.42	0.11 ± 0.09	5
Surprise ($n_{ind} = 10$, $n_{tracks} = 95$)	0.21	0.07 ± 0.05	2
Europa ($n_{ind} = 21$, $n_{tracks} = 134$)	0.57	0.14 ± 0.13	9

Discussion

Based on field observations, we considered that the juveniles in the 3 sites were tracked after a same amount of time after fledging, *i.e.* in the first days or weeks after their first flight. Actually, the study periods may be slightly shifted, with juveniles more experienced than others according to the site. Having no possibility to investigate this hypothesis, we suggest that the differences in duration and range of the tracks according to the site may be relative to the environmental context and/or the care given to the juvenile. During the post-fledging care period, the parents increase progressively the quantity of food they bring to their juvenile (Guo et al. 2010). With juvenile growth, the parents may progressively bring back insufficient amounts of food, pushing the juvenile to do extensive foraging trips sooner or later according to the overall quality of the environment. The duration of the post-fledging care period is generally estimated between 90 and 180 days (Nelson 1969, Diamond 1974, Guo et al. 2010). While juveniles appear to be independent after 90 days in the Galapagos (Nelson 1978) and 118 days in the Xisha (China Sea) archipelago (Guo et al. 2010), no juveniles in Aldabra appeared to be fed 1 month after their flight (Diamond 1974). Therefore, the duration of the post-fledging care period seems to fluctuate according to the breeding site. This fluctuation could be explained by the need for a longer or shorter learning

period depending on the site, probably due to the difficulty in finding and acquiring efficiently the resource in the different habitats.

The three study sites are located in very distant sites and different environments. Foraging behaviours of adults differed extensively between sites and this has been interpreted as being the results of different local environmental constraints, especially with regard to population size and oceanography (Mendez et al. 2017). Foraging events occurred all along the foraging trip, with a main foraging activity often observed at the extremity of the path, surrounded by a relatively straight round trip to the colony. This foraging pattern is shared by all RFB studied throughout their pantropical range (Weimerskirch et al. 2005, Mendez et al. 2017). Adults were travelling in a straight and fast way, during an important proportion of time (~50% of the track) relative to the maximum distance they reach from the colony. In all sites, the vast majority of adult trips included area-restricted search (ARS) zones, where the bird concentrates its foraging effort through a sinuous and slow trajectory.

The foraging range of juveniles was much more restricted around the colony compared to adults. Usually, young birds can be limited by their development (Marchetti & Price 1989) and thus not have the physical ability to perform long flights. The mass seemed highly variable over time for the same individuals and showed significant differences between adults and juveniles at the deployment of the GPS that became non-significant at the recovery of the GPS. Juvenile RFBs were slightly smaller in bill length compared to adults indicating that development was not completed. However juveniles have already longer wings than adults although they were not fully grown. Similar pattern exist in juvenile wandering albatrosses (*Diomedea exulans*) that have longer wings than adults (Weimerskirch et al. 2000), and this has been interpreted as an adaptation to the different zones foraged by adults and juveniles (Weimerskirch et al. 2014, Shaffer et al. 2001) In RFB, juveniles and adults forage in similar environments, and thus longer wings may confer an advantage to juveniles in terms of flight pattern. The short trips made by juveniles may instead be the consequences of poor flight skills and foraging experience (Yoda et al. 2004, Daunt et al. 2007).

In the 3 study sites, juveniles had similar foraging modes, with long periods in foraging mode, that are very different from adults that use mainly travelling. Intensive foraging behaviour with a slow and sinuous trajectory was predominantly identified (~40% of the track), with more ARS zones per hour compared to adults and a slightly longer time spent in ARS zones. Juveniles may thus compensate their lack of experience with more attempt to catch preys (Porter & Sealy 1982), in order to become progressively as efficient as adults. RFBs feed mainly on flying fishes and flying squids caught when they emerge from the surface or just below the surface (Weimerskirch, Le Corre, Ropert-Coudert, et al. 2005). As most of tropical seabirds, RFB can associate with sub-surface predator such as tuna and dolphins, that bring prey close to the surface (Au & Pitman 1986, Thiebot & Weimerskirch 2013). The surface area of the ARS zones did not differ between juveniles and adults,

suggesting that both foraged on prey patches of similar size. A particularly long transition phase is observed in other tropical boobies and in frigatebirds that feed on the same prey than the RFB (Nelson 1967, Burger 1980, Yoda et al. 2004, Castillo-Guerrero & Mellink 2006). The extensive post-care period should allow time for the juveniles to acquire these probably complex skills after several weeks or months of training.

Social learning can be involve in the learning process through interactions with congeners (e.g. Hatch & Lefebvre 1997, Laland & Williams 1997, Mazur & Seher 2008, Kitowski 2009). Juvenile RFBs from the 3 colonies were frequently associated with other juveniles along their trips. Considering that the sample size represents a small fraction of the colony, this result reveals that associations between juveniles are a common strategy used after fledging. Juveniles may join other individuals that are already foraging and thus indicating the presence of prey. Juveniles of brown boobies (*Sula leucogaster*) were shown to voluntarily follow other conspecifics (Yoda et al. 2011). This strategy may directly enhance the foraging success of the juveniles during their developmental stage. Juvenile RFB seem to rarely associate at sea with experienced adults (only one example in that study). If foraging with adults can sometimes be an efficient strategy to learn and found profitable areas (Kitowski 2009), here it was not the case since adult RFBs focused their foraging effort at unreachable distances for juveniles.

Birds from the Galapagos were larger than birds from Europa or New Caledonia. Even if the regional variation of the measurements of the RFB are not extreme, it was previously proposed that the relatively large form breeding in the Galapagos may be an adaptation to an impoverished environment, enabling the female to produce large eggs (Nelson 1978). Differences in environmental quality can lead to evolutionary divergence in egg size between populations, with selection favouring larger eggs or newborns in poor quality environments (Fox 2000, Bashey 2006, Rollinson & Hutchings 2013). Oligotrophic waters in tropical latitudes are known to be poorly productive with scarce resources heterogeneously distributed (Longhurst & Pauly 1987, Ballance et al. 1997, Weimerskirch 2007). Even if the average concentration of chlorophyll-a concentration was higher around Genovesa than around Europa, RFBs from Galapagos foraged in a surface area about 6 times larger than the foraging area of RFBs from Europa (Mendez et al. 2017). Reaching such distances is costly for the birds and may explain the larger measurements observed in RFB from Genovesa as an adaptation of an unfavourable environment.

Conclusion

Our study show clearly that juveniles and adults RFB use different foraging modes, and these differences might be interpreted as corresponding to the learning phase, birds extending progressively their foraging range and thus being during longer periods in travelling mode.

The short foraging range may be the results of several constraints, poor flight abilities, necessity to be fed every night and thus return on the nest every day, avoidance of competition with adults.

References

- Alderman R, Gales R, Hobday AJ, Candy SG (2010) Post-fledging survival and dispersal of shy albatross from three breeding colonies in Tasmania. *Mar Ecol Prog Ser* 405:271–285
- Au DW, Pitman RL (1986) Seabird interactions with dolphins and tuna in the eastern tropical Pacific. *Condor*:304–317
- Ballance LT, Pitman RL, Reilly SB (1997) Seabird community structure along a productivity gradient: importance of competition and energetic constraint. *Ecology* 78:1502–1518
- Bashey F (2006) Cross-generational environmental effects and the evolution of offspring size in the Trinidadian guppy *Poecilia reticulata*. *Evolution* 60:348–361
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J Stat Softw* 67:48
- Burger J (1980) The transition to independence and postfledging parental care in seabirds. In: *Behavior of marine animals*. Springer, p 367–447
- Castillo-Guerrero JA, Mellink E (2006) Maximum diving depth in fledging Blue-footed Boobies: skill development and transition to independence. *Wilson J Ornithol* 118:527–531
- Daunt F, Afanasyev V, Adam A, Croxall JP, Wanless S (2007) From cradle to early grave: juvenile mortality in European shags *Phalacrocorax aristotelis* results from inadequate development of foraging proficiency. *Biol Lett* 3:371–374
- Dhondt AA (2001) Trade-offs between reproduction and survival in tits. *Ardea* 89:155–166
- Diamond AW (1974) RED-FOOTED BOOBY ON ALDABRA ATOLL, INDIAN-OCEAN. *Ardea* 62:196–218
- Fox CW (2000) Natural selection on seed-beetle egg size in nature and the laboratory: variation among environments. *Ecology* 81:3029–3035
- Frederiksen M, Harris MP, Wanless S (2005) Inter-population variation in demographic parameters: a neglected subject? *Oikos* 111:209–214
- Gaillard J-M, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG (1998) Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends Ecol Evol* 13:58–63
- Garriga J, Palmer JR, Oltra A, Bartumeus F (2016) Expectation-Maximization Binary Clustering for Behavioural Annotation. *PloS One* 11:e0151984

- Grémillet D, Boulinier T (2009) Spatial ecology and conservation of seabirds facing global climate change: a review. *Mar Ecol Prog Ser* 391:121–138
- Guo H, Cao L, Peng L, Zhao G, Tang S (2010) Parental care, development of foraging skills, and transition to independence in the red-footed booby. *The Condor* 112:38–47
- Hatch KK, Lefebvre L (1997) Does father know best? Social learning from kin and non-kin in juvenile ringdoves. *Behav Processes* 41:1–10
- Kahle D, Wickham H (2013) ggmap: Spatial Visualization with ggplot2. R J 5
- Kitowski I (2009) Social learning of hunting skills in juvenile marsh harriers *Circus aeruginosus*. *J Ethol* 27:327–332
- Lack D (1954) The natural regulation of animal numbers. *Nat Regul Anim Numbers*
- Laland KN, Williams K (1997) Shoaling generates social learning of foraging information in guppies. *Anim Behav* 53:1161–1169
- Le Corre M, Jouventin P (1997) Ecological significance and conservation priorities of Europa Island (western Indian Ocean), with special reference to seabirds. *Terre Vie* 52:205–220
- Longhurst ARP, Pauly D (1987) *Ecology of tropical oceans*, Academic Press, San Diego, CA.
- Marchetti K, Price T (1989) Differences in the foraging of juvenile and adult birds: the importance of developmental constraints. *Biol Rev* 64:51–70
- Mazur R, Seher V (2008) Socially learned foraging behaviour in wild black bears, *Ursus americanus*. *Anim Behav* 75:1503–1508
- Mendez L, Borsa P, Cruz S, De Grissac S, Hennicke J, Lallemand J, Prudor A, Weimerskirch H (2017) Geographical variation in the foraging behaviour of the pantropical red-footed booby. *Mar Ecol Prog Ser* 568:217–230
- Mendez L, Cotté C, Prudor A, Weimerskirch H (2016) Variability in foraging behaviour of red-footed boobies nesting on Europa Island. *Acta Oecologica* 72:87–97
- Nelson JB (1967) Etho–Ecological Adaptations in the Great Frigate-bird. *Nature* 214:318–318
- Nelson JB (1969) The breeding ecology of the Red-footed Booby in the Galapagos. *J Anim Ecol*:181–198
- Nelson JB (1978) *The Sulidae–Gannets and Boobies*, Oxford U.P. University of Aberdeen
- Nevoux M, Forcada J, Barbraud C, Croxall J, Weimerskirch H (2010) Bet-hedging response to environmental variability, an intraspecific comparison. *Ecology* 91:2416–2427
- Newton I (1989) *Lifetime reproduction in birds*. Academic Press
- Perrins CML, Hirons J-D (1993) *Bird population studies: relevance to conservation and management*.
- Porter JM, Coulson JC (1987) Long-term changes in recruitment to the breeding group, and the quality of recruits at a kittiwake *Rissa tridactyla* colony. *J Anim Ecol*:675–689

- Porter JM, Sealy SG (1982) Dynamics of seabird multispecies feeding flocks: age-related feeding behaviour. *Behaviour* 81:91–109
- R Development Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Rayner MJ, Hauber ME, Clout MN, Seldon DS, Van Dijken S, Bury S, Phillips RA (2008) Foraging ecology of the Cook's petrel *Pterodroma cookii* during the austral breeding season: a comparison of its two populations. *Mar Ecol Prog Ser* 370:271–284
- Riotte-Lambert L, Weimerskirch H (2013) Do naive juvenile seabirds forage differently from adults? *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 280:20131434
- Rollinson N, Hutchings JA (2013) Environmental quality predicts optimal egg size in the wild. *Am Nat* 182:76–90
- Thiebot J-B, Weimerskirch H (2013) Contrasted associations between seabirds and marine mammals across four biomes of the southern Indian Ocean. *J Ornithol* 154:441–453
- Warham J (1996) The behaviour, population biology and physiology of the petrels. Academic Press
- Weimerskirch H (2001) Seabird demography and its relationship with the marine environment. *Biol Mar Birds EA Schreib J Burger Eds CRC Press Boca Raton FL*:115–136
- Weimerskirch H (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 54:211–223
- Weimerskirch H, Barbraud C, Lys P (2000) Sex differences in parental investment and chick growth in wandering albatrosses: fitness consequences. *Ecology* 81:309–318
- Weimerskirch H, Le Corre M, Jaquemet S, Marsac F (2005) Foraging strategy of a tropical seabird, the red-footed booby, in a dynamic marine environment. *Mar Ecol Prog Ser* 288:251–261
- Weimerskirch H, Le Corre M, Ropert-Coudert Y, Kato A, Marsac F (2005) The three-dimensional flight of red-footed boobies: adaptations to foraging in a tropical environment? *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 272:53–61
- Wilson RP, Pütz K, Peters G, Culik B, Scolaro JA, Charrassin J-B, Ropert-Coudert Y (1997) Long-term attachment of transmitting and recording devices to penguins and other seabirds. *Wildl Soc Bull* 1973–2006 25:101–106
- Wolf SG, Sydeman WJ, Hipfner JM, Abraham CL, Tershy BR, Croll DA (2009) Range-wide reproductive consequences of ocean climate variability for the seabird Cassin's Auklet. *Ecology* 90:742–753
- Yoda K, Kohno H, Naito Y (2004) Development of flight performance in the brown booby. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 271:S240–S242
- Yoda K, Murakoshi M, Tsutsui K, Kohno H (2011) Social interactions of juvenile Brown Boobies at sea as observed with animal-borne video cameras. *Plos One* 6:e19602

Résumé

Le comportement de recherche alimentaire varie tout au long de la vie des oiseaux marins selon divers facteurs qui peuvent être liés au cycle de vie ou à l'habitat. Cependant, aucune étude n'avait auparavant abordé ces différents facteurs de variation chez une seule et même espèce.

L'objectif de cette thèse était de distinguer la part fixe du comportement de recherche alimentaire de ses différents degrés de plasticité chez un oiseau marin pantropical, le fou à pieds rouges (*Sula sula*). Pour cela, des adultes et des juvéniles issus de différentes colonies ont été équipés de balises GPS afin d'étudier leurs trajets selon différents facteurs de variation intrinsèques (âge et stade de reproduction) et extrinsèques (forçages physiques, productivité primaire, compétition pour la ressource).

Le comportement de recherche alimentaire des adultes variait de façon importante au sein d'une même colonie selon le stade de reproduction. Les trajets étaient plus courts pendant l'élevage du poussin, connu pour être particulièrement contraignant d'un point de vue énergétique, et plus longs pendant l'incubation et la période post-envol. Le suivi pluriannuel d'une des colonies a pu mettre en évidence la flexibilité du comportement lors de conditions environnementales défavorables. Des trajets plus longs étaient observés lors de la saison de reproduction qui présentait une diminution de la productivité et de l'activité tourbillonnaire locale.

Une importante plasticité du comportement en fonction de l'habitat a pu être mise en évidence à l'échelle de l'aire de répartition de l'espèce. La durée et le rayon de prospection des trajets des adultes variaient considérablement selon les colonies, allant de trajets strictement diurnes à des trajets beaucoup plus longs qui incluaient plusieurs nuits passées en mer. Les fous à pieds rouges ne semblaient pas cibler des zones particulièrement productives et la compétition intra- et interspécifique semblait expliquer en partie les différences observées entre les colonies. En revanche, tous les trajets possédaient généralement une structure similaire et augmentaient leur effort de recherche alimentaire en adoptant un comportement de recherche en zone restreinte (ARS).

Le comportement des juvéniles, encore nourris par leurs parents après leur envol pendant une longue période de transition, a pu être décrit pour la première fois. Avec le temps, les juvéniles augmentaient le rayon de prospection de leurs trajets, qui restait considérablement inférieur à celui des adultes. Des associations en mer avec d'autres juvéniles étaient fréquemment identifiées. Cette longue période d'apprentissage semble permettre l'acquisition progressive de compétences complexes nécessaires à la recherche et à la capture de leurs proies.

Si la plasticité comportementale des individus tend généralement à amortir les effets des conditions défavorables sur l'état de santé moyen d'une population, cette flexibilité est tout de même limitée. Dans le contexte actuel de changement global, l'évaluation de la plasticité comportementale s'avère alors nécessaire afin de mieux prévoir les conséquences de ces changements sur les populations.

Mots-clés : écologie comportementale – comportement de recherche alimentaire – fou à pieds rouges – tropical – habitat – cycle de vie

Abstract

Seabird foraging behaviour varies through time according to factors that may be related to life cycle stage and/or habitat. However, no study has previously investigated variation in these different factors and how they impact foraging behaviour in a single species simultaneously.

The aim of this thesis was to distinguish the fixed part of foraging behaviour from its different degrees of plasticity in a pantropical seabird, the Red-footed booby (*Sula sula*). Adults and juveniles from different colonies were equipped with GPS tags to track their foraging trips according to several intrinsic (age and breeding stage) and extrinsic factors (physical forcing, primary productivity and competition for resources).

Adult foraging behaviour varied significantly within the same colony according to breeding stage. Tracks were shorter during brooding, which is known to be a particularly energy-constraining time period, and longer during incubation and fledging. Multi-year monitoring at one of the colonies revealed flexibility in behaviour under adverse environmental conditions. Longer tracks were observed during breeding seasons with decreased productivity and eddy activity.

High plasticity in foraging behaviour according to habitat was observed across the range of the species. The length and range of adult trips varied considerably among colonies, ranging from strictly diurnal to longer trips that included several nights spent at sea. Red-footed boobies did not appear to target particularly productive areas, and intra- and interspecific competition seemed to explain partly the differences observed between colonies. On the other hand, all the individuals showed similar trip structuring and increased searching effort by adopting area-restricted search (ARS) behaviours.

The behaviour of juveniles, still fed by their parents after fledging during a long transition period, was described for the first time. Over time, juveniles increased trip ranges, which were considerably lower than that of adults. Associations at sea with other juveniles were frequently identified. This long learning period seems to be an adaptation allowing the gradual acquisition of the skills necessary for the search and capture of prey.

While the behavioural plasticity of individuals tends to cushion the effects of unfavourable conditions at the population scale, this flexibility is still limited. In the current context of global change, assessment of behavioural plasticity is necessary in order to better predict the consequences of these changes on populations.

Keywords: behavioural ecology – foraging behaviour – red-footed booby – tropical – habitat – life cycle