



**HAL**  
open science

# Le cormoran huppé (*Phalacrocorax aristotelis*) sur l'île de Béniguet (Finistère)

Jacques Nisser

► **To cite this version:**

Jacques Nisser. Le cormoran huppé (*Phalacrocorax aristotelis*) sur l'île de Béniguet (Finistère) : Écologie de la reproduction et première approche démographique . *Ecologie, Environnement*. 2013. hal-01365903

**HAL Id: hal-01365903**

**<https://ephe.hal.science/hal-01365903>**

Submitted on 13 Sep 2016

**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.

MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE  
**ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES**  
Science de la Vie et de la Terre

**MÉMOIRE**

Présenté par

**Jacques NISSER**

Pour l'obtention du Diplôme de l'École Pratique des Hautes Études

**Le cormoran huppé (*Phalacrocorax aristotelis*) sur l'île de  
Béniguet (Finistère)  
Écologie de la reproduction et première approche  
démographique**

Soutenu le 10 septembre 2013 devant le jury suivant :

<b>PRODON Roger</b>	<b>Président</b>
<b>BARBRAUD Christophe</b>	<b>Rapporteur</b>
<b>GUILLEMAIN Matthieu</b>	<b>Examineur</b>
<b>YÈSOU Pierre</b>	<b>Invité</b>
<b>BESNARD Aurélien</b>	<b>Encadrant pédagogique</b>
<b>CAM Emmanuelle</b>	<b>Encadrant scientifique</b>

Mémoire préparé sous la Direction de :

Emmanuelle CAM

Laboratoire Évolution et Diversité Biologique

Université Paul Sabatier, Toulouse

[emmanuelle.cam@univ-tlse3.fr](mailto:emmanuelle.cam@univ-tlse3.fr)

Directeur : Etienne DANCHIN

Et de

Aurélien BESNARD

Laboratoire de :

EPHE (Sciences de la vie et de la Terre)

Laboratoire de Biogéographie et Écologie des Vertébrés, Montpellier

[aurelien.BESNARD@cefe.cnrs.fr](mailto:aurelien.BESNARD@cefe.cnrs.fr)

Directeur : Claude MIAUD

# ECOLE PRATIQUES DES HAUTES ETUDES SCIENCES ET VIE DE LA TERRE

## Le cormoran huppé (*Phalacrocorax aristotelis*) sur l'île de Béniguet (Finistère) Écologie de la reproduction et première approche démographique

Jacques NISSER

Date de soutenance : 10 septembre 2013

### RÉSUMÉ

La colonie de cormorans huppés (*Phalacrocorax aristotelis*) a fait l'objet d'un suivi sur l'île de Béniguet (mer d'Iroise) depuis 1992. Sur 21 ans, les sites actifs y sont passés de 3 en 1992 à 166 en 2012, avec un maximum de 210 en 2010. Cela représente un taux de croissance annuel moyen de 1.21 sur 21 ans.

Depuis 2006, la production de poussins par site de reproduction a été évaluée. Elle a fortement varié entre 2006 et 2012, avec un minimum en 2007. La probabilité de succès sur un site varie selon les caractéristiques des sites. La probabilité qu'un site soit non-occupé est la plus forte pour un site déjà non-occupé l'année précédente. Ensuite viennent les sites en échec, et enfin les sites en succès. Cela traduit la réutilisation privilégiée des sites en succès avant ceux qui étaient en échec (par fidélité des anciens propriétaires ou recolonisation immédiate après un abandon ou mort des précédents propriétaires). Plus les adultes sont parvenus à avancer dans le processus de reproduction, plus le site a une forte probabilité d'être productif l'année suivante.

Concernant la phénologie de la reproduction, l'effectif actif maximal lors d'une visite donnée (une semaine selon le calendrier julien) n'atteint jamais le nombre total de sites actifs de la saison. La différence a varié durant l'étude entre 10 et 56 sites actifs. Cela représente de 8.4 à 26.7 % des effectifs totaux de sites actifs annuels. Les effectifs actifs maximums observés une semaine donnée l'ont été de la semaine 11 à la semaine 18 selon les années (calendrier julien). Les effectifs actifs totaux ont été *approchés* selon les années, entre les semaines 14 et 18.

En 2009, le baguage coloré des individus a commencé. De 2009 à 2012, la probabilité de survie estimée des individus marqués adultes a varié entre 0.69 (2011-2012) et 0.99 (2010-2011). Lors de leur première année, la probabilité de survie estimée des jeunes était inférieure : 0.29. Dès leur seconde année, leur survie estimée est passée au-dessus de 0.90.

La production de poussins et la probabilité de survie ont été utilisées pour construire un modèle matriciel de projection de la population. Le taux de croissance populationnel obtenu avec le modèle matriciel est légèrement inférieur à 1 (0.985), ce qui indique une population proche de la stabilité. Il ne prend pas en compte l'incertitude sur les paramètres démographiques. Ce taux de croissance est inférieur à la valeur obtenue avec les effectifs de nids actifs recensés sur Béniguet : 1.21 sur 21 ans (1992-2012). La différence entre les deux valeurs de taux de croissance peut être expliquée par trois hypothèses non-

exclusives. (i) Les hypothèses sur lesquelles repose le modèle matriciel ne sont pas réalistes. (ii) Les paramètres démographiques antérieurs étaient bien supérieurs aux valeurs récentes. (iii) Une immigration substantielle est nécessaire pour expliquer l'augmentation observée du nombre de sites actifs.

**Mots clés :** Cormoran huppé, écologie de la reproduction, sélection de l'habitat de reproduction, démographie, île de Béniguet, phénologie, Finistère.

# Le cormoran huppé (*Phalacrocorax aristotelis*) sur l'île de Béniguet (Finistère)

## Écologie de la reproduction et première approche démographique

<b>REMERCIEMENTS .....</b>	<b>3</b>
<b>PREAMBULE .....</b>	<b>6</b>
<b>INTRODUCTION GÉNÉRALE.....</b>	<b>8</b>
<b>ORGANISATION DU MÉMOIRE, OBJECTIFS ET QUESTIONS .....</b>	<b>11</b>
1. SUIVI DES SITES DE NIDIFICATION, OCCUPATION DE L'ESPACE ET FÉCONDITÉ.....	11
2. IDENTIFICATION DES INDIVIDUS, ESTIMATION DE LA MORTALITÉ ET DU TAUX DE CROISSANCE POPULATIONNEL PAR MODÈLE MATRICIEL.....	14
<b>CHAPITRE 1. VARIATIONS SPATIO-TEMPORELLES DES PARAMÈTRES DE FÉCONDITÉ .....</b>	<b>17</b>
1.2. PRÉSENTATION DU SITE.....	17
1.3. MATÉRIELS ET MÉTHODES .....	19
1.3.1. Découpages des secteurs .....	19
1.3.2. Marquage des sites.....	19
1.3.3. Caractéristiques des sites .....	20
1.4. ÉVALUATION DU STATUT D'OCCUPATION DES SITES ET DU SUCCÈS DE REPRODUCTION.....	21
1.4.1.. Méthodes.....	21
1.4.2. Résultats.....	24
1.4.2.1. Statistiques descriptives des paramètres de fécondité sur l'île Béniguet .....	24
1.5. VARIATIONS SPATIO-TEMPORELLES DE LA PROBABILITÉ DE SUCCÈS .....	27
1.5.1. Analyses statistiques .....	27
1.3.2. Résultats des analyses.....	28
<b>CHAPITRE 2. DYNAMIQUE D'OCCUPATION DES SITES.....</b>	<b>35</b>
2.1. INTRODUCTION.....	35
2.2. MATÉRIELS ET MÉTHODES .....	35
2.2.1. Données.....	35
2.2.2 Analyse des données .....	36
2.3. RÉSULTATS .....	36
2.4. LES STADES D'ÉCHEC.....	43
2.5. DISCUSSION.....	ERREUR ! SIGNET NON DEFINI.7

<b>CHAPITRE 3. PHÉNOLOGIE DE LA REPRODUCTION ; STATISTIQUES DESCRIPTIVES.....</b>	<b>50</b>
3.1. MATÉRIELS ET MÉTHODES .....	50
3.2. RÉSULTATS.....	52
<b>CHAPITRE 4. APPROCHE DÉMOGRAPHIQUE .....</b>	<b>63</b>
ANALYSES REALISÉES À L'AIDE DU BAGUAGE	
4.1. MATÉRIELS ET MÉTHODES .....	63
4.1.1. Analyses des données.....	63
4.1.1. Modèle matriciel.....	67
4.2. RÉSULTATS .....	67
4.2.1. Analyses de survie .....	67
4.2.2. Taux de croissance populationnel.....	69
4.3. DISCUSSION.....	69
<b>CHAPITRE 5. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES.....</b>	<b>75</b>
ÉVALUATION DE LA PRODUCTION .....	75
BILAN DÉMOGRAPHIQUE .....	76
LA PRÉDATION .....	79
NÉCESSITÉ D'ÉLARGIR LE CONTEXTE .....	80
<b>BIBLIOGRAPHIE .....</b>	<b>82</b>

## *Introduction générale*

« Combien il y en a ?<sup>1</sup> » [d'individus] est depuis longtemps une question centrale en écologie des populations et en biologie de la conservation, avec bien évidemment un intérêt tout particulier pour les différences entre années et les éventuelles tendances numériques dans le temps (Williams *et al.*, 2002). La capacité d'une espèce à se maintenir localement, son expansion numérique locale voire sa « pullulation locale » dépendent de sa démographie, c'est-à-dire l'ensemble des phénomènes gouvernant les variations d'effectifs reproducteurs. La compréhension de ces phénomènes et leur régulation implique une étude démographique. Une étude démographique *stricto sensu* réclame de pouvoir estimer la taille de la population de reproducteurs et de mesurer les flux responsables des variations locales de ces effectifs reproducteurs, c'est-à-dire la fécondité (disons le succès de reproduction et le nombre de jeunes produits chaque année), la mortalité, l'immigration et l'émigration (Hanski, 2003 ; Ricklefs et Miller, 2005). Certains de ces paramètres ne sont accessibles que si on a la possibilité d'identifier les individus et de les suivre au cours de leur vie (par exemple par marquage), mais d'autres le sont en suivant les sites de reproduction. Un tel suivi permet en effet de déterminer la taille de la population reproductrice et des composantes de fécondité. Les études démographiques s'attachent également à identifier les sources de variations spatio-temporelles des paramètres démographiques.

Depuis les années 1960, la population de cormorans huppés n'a cessé d'augmenter sur le littoral atlantique français, avec actuellement plus de 6000 couples (Lloyd *et al.*, 1991 ; Heath *et al.*, 2000 *vide* Monnat et Pasquet, 2004) sur le littoral breton. Les effectifs bretons n'excédaient probablement pas quelques dizaines de couples au début du 20<sup>e</sup> siècle, entre 1960 et 1975 la « population » bretonne a présenté un accroissement moyen de 5 % par an (Monnat 1975 ; Henry et Monnat, 1981) Les mécanismes démographiques à l'origine de cette augmentation ne sont pas connus, et les connaissances sur la dynamique des populations de cormorans huppés en France sont limitées (voir cependant Fortin *et al.*, 2012). Les populations à l'origine de la colonisation du littoral français sont vraisemblablement celles de Grande Bretagne ou d'Espagne où des suivis démographiques sont en cours (site du CEH (Centre for Ecology et Hydrology) : [http://www.ceh.ac.uk/sci\\_programmes/IsleofMayLong-TermStudy.html](http://www.ceh.ac.uk/sci_programmes/IsleofMayLong-TermStudy.html), Velando *et al.*, 2002). Cependant, l'effet du recrutement local sur la dynamique des populations françaises est inconnu à l'heure actuelle. De plus, le manque d'information sur les paramètres clés des populations de cormorans huppés en France constitue un obstacle majeur à la gestion et la conservation de cette espèce.

---

<sup>1</sup> [D'individus]



**Figure 1.** Îles du littoral breton et Pertuis charentais.

Dans ce contexte une étude sur la démographie de l'espèce est réalisée depuis 2004 dans l'archipel de Houat dans le Morbihan (Figure 1). Ce territoire d'étude comporte l'île aux Chevaux et les îles de Valuec et de Méaban (Fortin *et al.*, 2012). Depuis 2010, cette étude est complétée avec de l'électronique embarquée (Fortin et Barbraud, 2009). L'aspect démographique est toujours d'actualité et le projet s'oriente sur la proposition du cormoran huppé comme indicateur de l'écosystème côtier (Fortin *et al.*, 2013). Une rencontre avec l'équipe de recherche de l'archipel de Houat a permis de coordonner les travaux de ces chercheurs avec ceux de la réserve de Béniguet (Figure 2). L'île de Béniguet abritait plus de 200 couples nicheurs en 2011 (voir Chapitre 1), ce qui représente pratiquement un tiers de la totalité des cormorans huppés nicheurs de l'archipel de Molène. Dans ce contexte, la réserve de Béniguet présente toutes les caractéristiques nécessaires pour intégrer et développer (même partiellement) un pendant de l'étude morbihannaise. L'objectif de l'étude menée sur l'île de Béniguet est de connaître certains aspects de l'écologie et de la démographie de l'espèce (*e.g.*,



**Figure 2.** Archipel de Molène et île d'Ouessant.

variations spatio-temporelles de la production de poussins, occupation de l'espace, mortalité).

Sur l'île de Béniguet, une partie de ces contributions s'inscrit dans le cadre de l'étude morbihannaise et de celui de l'Observatoire Régional des Oiseaux Marins (OROM) (Cadiou *et al.*, 2008, 2009 et 2011 ; Nisser *et al.*, 2006, 2007, 2008, 2009 ; Nisser et Yésou , 2010, 2011et 2012).

Cette structure, mise en place par le Conseil Régional de Bretagne, contribue à l'étude des écosystèmes marins et à l'évaluation des actions de protection. L'Observatoire, qui se veut être un outil de surveillance intégrée et de veille écologique, assure le suivi de 17 espèces. L'OROM s'articule avec l'Observatoire de la Biodiversité et du Patrimoine Naturel de Bretagne (OBPNB). Les connaissances sur l'état de santé des populations d'oiseaux marin sont disponibles sur le site : <http://www.observatoire-biodiversite-bretagne.fr/>

# ***Organisation du mémoire, objectifs et questions***

## **1. Suivi des sites de nidification, occupation de l'espace et fécondité**

Le **suivi des sites** vise à étudier

- 1) Les paramètres démographiques concernant la reproduction :
  - la probabilité d'occupation des sites par les reproducteurs ;
  - la probabilité de pondre ;
  - la production de poussins viables.
- 2) La phénologie de reproduction :
  - chronologie des installations, des pontes, des productions de poussins.

## **Chapitre 1 : variations spatio-temporelles des paramètres de fécondité**

Dans la situation actuelle d'augmentation des effectifs reproducteurs de cormorans huppés en Bretagne (Monnat et Pasquet, 2004), la question se pose de savoir si cette augmentation est susceptible d'être alimentée exclusivement par une production accrue de poussins au cours du temps, poussins qui seraient recrutés localement quelques années plus tard. Le suivi des sites de reproduction sur l'île de Béniguet permet d'ores et déjà d'approcher un nombre de couples nicheurs et d'estimer une production annuelle à l'échelle de Béniguet (nombre de sites actifs, nombre moyen de poussins considérés comme capables d'atteindre l'émancipation par nid).

Chez les espèces mobiles vivant et se reproduisant potentiellement plusieurs fois au cours de leur vie, les variations des effectifs nicheurs locaux dépendent non-seulement du nombre de jeunes produits et du nombre d'individus qui meurent chaque année, mais aussi du nombre d'individus venant d'ailleurs et entrant dans la population reproductrice, ainsi que du nombre d'individus qui en sort (émigration et immigration, les deux participant de la dispersion). Bien entendu, l'immigration d'individus nés ailleurs, ou s'étant déjà reproduits ailleurs, peut jouer un rôle important dans la cinétique de la population de l'île de Béniguet, mais comme expliqué ci-dessous, la dispersion interne dans l'île également.

En effet, le cormoran huppé ne se reproduit pas partout sur l'île de Béniguet ; la topographie de l'île favorise des agrégations de sites occupés. La production de poussins dans l'île est potentiellement distribuée de manière hétérogène. La démographie sur l'île peut dépendre de certains « secteurs » productifs dont il est intéressant de déterminer les caractéristiques. De telles variations spatio-temporelles peuvent avoir des conséquences sur la persistance globale d'une population fragmentée. En effet, il a été montré chez une autre espèce d'oiseau marin (la mouette tridactyle, *Rissa tridactyla*) que la dynamique

d'occupation des sites de reproduction dans une zone restreinte est cohérente avec des stratégies de sélection de l'habitat par les individus à des échelles plus vastes (Bled *et al.*, 2011). Chez cette espèce, depuis le début du XXI<sup>e</sup> siècle, la viabilité de l'ensemble des colonies de mer d'Iroise (une population fragmentée, Hanski 2003) repose chaque année sur la production dans quelques « sous-populations », dans un système pouvant être comparé à des « vases communicants » (J.-Y. Monnat, com. pers.). En outre, des travaux antérieurs menés sur cette espèce ont proposé que les individus décident de quitter un site ou d'y rester sur la base de leur propre succès reproducteur, et de celui des congénères (Danchin *et al.*, 1998). Une localité productive joue alors un rôle attracteur sur les oiseaux en échec issus des colonies proches, et retient ses reproducteurs en échec mais installés à proximité de sites productifs. Une hétérogénéité spatiale dans la production de poussins, avec des zones productives et d'autres moins productives, a donc potentiellement des répercussions différentes en termes de viabilité globale d'une population fragmentée de celles d'une production homogène moyenne ou faible.

L'étude de la dispersion contemporaine chez les espèces comme le cormoran huppé impose une identification des individus par marquage (Williams *et al.*, 2002), et réclame également que la zone de dispersion soit prospectée par les observateurs. La dispersion géographique juvénile de l'espèce en mer Celtique a été analysée à partir de reprises d'oiseaux bagués (Pasquet et Monnat, 1990) mais n'était pas placée dans le même cadre théorique et n'a pas permis de dégager de conclusions sur les décisions individuelles de choix de l'habitat. Il est cependant possible dès à présent d'aborder la dynamique d'occupation de l'espace (ici, la dynamique d'occupation des sites de reproduction) au sein de l'île. Le cadre théorique choisi ici a été développé en écologie comportementale et repose sur les tactiques individuelles de sélection de l'habitat. Les théories de sélection de l'habitat jouent en effet un rôle prépondérant dans les études de la dispersion chez les oiseaux et les organismes mobiles activement (Danchin *et al.*, 1998 ; Ronce *et al.*, 2001 ; Doligez *et al.*, 2002 ; Bled *et al.*, 2011). Les décisions individuelles de quitter un site et d'en choisir un autre génèrent les processus d'immigration et d'émigration, soit localement entre secteurs occupés au sein d'une île, soit à une échelle plus vaste, l'île de Béniguet pouvant être considérée comme une partie d'une « population fragmentée ». Au sein de l'île de Béniguet, l'habitat est physiquement hétérogène et le cormoran huppé y occupe des sites parfois situés sur de petites falaises, parfois simplement sur la roche, etc. Les décisions individuelles peuvent également générer des patrons d'occupation des sites, sous des conditions d'extrapolation qui seront explicitées dans un chapitre particulier dans le présent rapport. On peut se demander si les décisions prises par les individus en termes d'habitat de reproduction ont des conséquences sur leur capacité à produire des jeunes viables. D'un point de vue évolutif, si des choix différents sont associés à une production de jeunes différente, cela remplit une condition nécessaire (mais non suffisante) pour qu'il y ait un potentiel d'action de la sélection naturelle sur les stratégies de choix (Danchin *et al.*, 1998). La première catégorie de questions abordées ici porte sur les variations spatiales du succès de reproduction :

**Question 1 : Une année donnée, y-a-t-il des variations spatiales du succès de reproduction ?**

La probabilité qu'un site soit en succès sera mise en relation avec des secteurs (découpage de la colonie en secteurs N, E, W, S et T), et sera associée à des caractéristiques physiques de terrain où sont situés les nids (roche, corniche, terrier, grotte). Ici, l'un des objectifs principaux est de déterminer si le succès reproducteur varie dans l'espace et le temps, et co-varie avec des caractéristiques physiques des sites.

## Chapitre 2 : Dynamique d'occupation des sites

Dans l'hypothèse de l'existence de variations spatiales du succès de reproduction (*Cf.* point précédent), on peut se demander si les individus sont indifférents à leur production antérieure au moment de choisir où s'installer une année donnée (choisir plutôt les sites ayant produit des poussins l'année précédente ?). L'occupation des sites sera étudiée ici dans le cadre de la théorie de la sélection de l'habitat basée sur le succès de reproduction (Danchin *et al.*, 2005). Le statut d'un site (occupé, non occupé) dépend de décisions prises par les individus : s'installer pour la première fois sur un site encore jamais occupé, réutiliser un site, désertir un site (donc disperser), etc. L'analyse a été conçue en s'inspirant de travaux ayant mis en évidence que les décisions individuelles peuvent dépendre du succès de reproduction antérieur sur le site (Danchin *et al.*, 1998 ; Parejo *et al.*, 2006), ou du fait que le site ait été ou non déjà occupé l'année précédente (Safran 2004, Bled *et al.* 2011). Le mécanisme sous-jacent implique que des conditions soient réunies, notamment (i) une hétérogénéité du succès de reproduction dans l'espace (*Cf.* question1), et un certain degré d'auto-corrélation temporelle de la probabilité de succès locale (Danchin *et al.*, 1998, Parejo *et al.*, 2006). La colonisation de l'île de Béniguet par le cormoran huppé a commencé en 1992 ; il existe donc un potentiel de « connaissance » du succès passé des sites de reproduction par les individus. S'agissant des individus, une décision est supposée pouvoir être étudiée dans un cadre évolutif, avec des conséquences en termes de fitness<sup>2</sup> : la sélection naturelle favoriserait les règles de décision individuelles associées à une fitness supérieure à celle des autres décisions (Doligez *et al.*, 2002). Ici, évidemment, le statut « occupé » ou « non-occupé » d'un site peut refléter les décisions de plusieurs individus : un site peut être occupé deux années consécutives par deux couples différents. Cela implique éventuellement la mort ou la désertion du premier couple, puis la décision d'un nouveau couple de s'installer sur le site. Séparer les deux phénomènes réclame de suivi d'individus marqués, une chose qui n'a pas pu encore être mise en place à Béniguet (*Cf.* chapitre 5). On ne peut donc pas utiliser des analyses portant sur les sites pour faire inférence sur les décisions individuelles sans prendre de précaution.

**Question 2 : les caractéristiques des sites (ou de la zone dans laquelle ils sont localisés), et le succès de reproduction (pour les sites occupés) influencent-ils la dynamique de leur occupation par les reproducteurs ?**

---

<sup>2</sup> Ce terme a été traduit en français de plusieurs manières, et a lui-même été défini en anglais de plusieurs manières. Le terme anglais sera conservé ici pour désigner la capacité des individus à transmettre leurs gènes aux générations futures.

L'objectif est d'utiliser des modèles d'occupation des sites (MacKenzie *et al.*, 2003) afin d'étudier la dynamique spatio-temporelle d'utilisation de l'espace par les reproducteurs (persistance des sites, (re-) colonisation, abandon) en fonction des caractéristiques des sites ou zones géographiques. Une attention particulière sera portée à l'influence du succès de reproduction annuel sur le devenir du site (Bled *et al.*, 2011). Ici, il s'agit en particulier d'établir si les sites productifs ont une plus forte chance d'être réoccupés l'année suivante que les autres (par leurs propriétaires précédents ou de nouveaux venus). En termes de décisions individuelles, cela peut traduire une plus forte fidélité des anciens propriétaires aux sites en succès, ou l'attraction immédiate de nouveaux reproducteurs sur de tels sites en cas de départ ou disparition des anciens propriétaires.

### **Chapitre 3. Phénologie de la reproduction ; statistiques descriptives**

La phénologie de la reproduction du cormoran huppé est connue dans les îles britanniques (Snow 1960, Aebischer 1986, Aebischer et Wanless 1992, Harris 1994) mais moins en Bretagne. Chez les oiseaux, la littérature est riche en documents qui ont montré que selon le moment où un couple démarre sa reproduction annuelle, la probabilité de succès varie (Charmantier *et al.*, 2006). La problématique de la phénologie rencontre un écho particulier actuellement concernant la reproduction des oiseaux à cause des corrélations possibles avec les changements globaux, en particulier climatiques (Álvarez et Pajuelo, 2011). De nombreux travaux se sont intéressés à la relation entre climat et phénologie de la reproduction (Stenseth et Mysterud, 2002). L'objectif est ici d'étudier les éventuelles variations interannuelles de dates-clef telles que la construction des nids, l'observation d'œufs dans les nids, et l'observation de poussins.

**Question 3 : y a-t-il des fluctuations annuelles « substantielles » des dates d'entrée en activité des sites, et de la phénologie de la reproduction ?**

Le suivi phénologique de la reproduction permet également de répondre à des questions posées par les gestionnaires d'espaces protégés où est présente l'espèce : quelles sont les dates optimales de visites sur les différentes colonies pour décompter le maximum de sites actifs, le maximum de pontes, le maximum de poussins ? L'objectif est d'obtenir les principales informations annuelles nécessaires au suivi des populations, tout en réduisant l'investissement de temps sur le terrain.

### **2. Identification des individus, estimation de la mortalité, et du taux de croissance populationnel par modèle matriciel**

## **Chapitre 4. Approche de « Capture-Marquage-Recapture<sup>3</sup> » (CMR) avec les premiers contrôles d'oiseaux marqués**

En 2012, 4 ans de données de marquage et de contrôles d'individus adultes marqués étaient disponibles. Quatre années sont en théorie suffisantes pour estimer une probabilité de survie des individus corrigée par la probabilité de « capture » (la probabilité de contacter un individu vivant et présent sur la zone d'étude; Williams *et al.*, 2002). Le marquage (démarré en 2009) permet d'estimer une probabilité de survie locale, un paramètre démographique essentiel pour comprendre la dynamique locale de la population.

La probabilité de survie, ainsi que la production en poussins par site actif, seront ensuite utilisés dans un modèle matriciel de projection des populations (Caswell 2001) afin d'estimer un taux de croissance populationnel basé sur les paramètres démographiques locaux. Ce taux de croissance sera comparé au taux de croissance observé sur la base du nombre de sites actifs, un « proxy » pour la taille de la population reproductrice. La comparaison des deux permettra d'évaluer la part de l'immigration dans la dynamique locale.

---

<sup>3</sup> CMR : « Capture-Mark-Recapture », soit « capture-marquage-recapture »

# BIBLIOGRAPHIE

- AEBISCHER N., WANLESS S., (1992).** Relationships between colony size, adult non-breeding and environmental conditions for Shags *Phalacrocorax aristotelis* on the Isle of May, Scotland. *Bird Study*, 39, 43-52.
- AEBISCHER N., POTTS G., COULSON J., (1994).** Site and mate fidelity of Shags *Phalacrocorax aristotelis* at two British colonies. *Ibis*, 137, 19-28.
- AGRESTI A., (2007).** An Introduction to Categorical Data Analysis, 2nd edition, John Wiley & Sons Inc., Hoboken, New Jersey.
- AKAIKE H., (1973).** Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In B.N. Petrov and F. Csaki (Eds.), Second international symposium on information theory, 267-281. Budapest:
- ÁLVAREZ D., PAJUELO, M. A.-F., (2011).** Southern populations of European shag *Phalacrocorax a. aristotelis* advance their laying date in response to local weather conditions but not to large-scale climate. *Ardeola*, 58(2), 239-250.
- ANDERSON D.R., BURNHAM K. P., (1980).** Effect of delayed reporting of band recoveries on survival estimates. *Journal Field Ornithology*, 5(3): 244-247.
- BARLOW E., DAUNT F., WANLESS S., ALVAREZ D, M REID J., CAVERS S., (2011).** Weak large-scale population genetic structure in a philopatric seabird, the European Shag *Phalacrocorax aristotelis*. *Ibis*, 153(4) 768-778.
- BLÉD F., ROYLE J., CAM E., (2010).** Assessing hypotheses about nesting site occupancy dynamics *Ecology* 92(4), 938-951.
- BURNHAM K. P., (2002).** Model Selection and Inférence, a Pratical Information-Théoretic Approach. Springer-Verlag. NewYork.
- CADIOU B., (1994).** Un évènement rarissime : l'élevage de deux nichées avec succès par un couple de cormorans huppés *Phalacrocorax aristotelis*. *Alauda*, 62 (3), 134-135.
- CADIOU B., (2006).** Méthodes de suivi des oiseaux marins nicheurs – *Suivi des colonies de cormorans*. Bretagne -Vivante-SEPNB, Brest, 5p.
- CADIOU B., JACOBS Y., LE NUZ M., QUENOT F., YÉSOU P., FEVRIER Y., (2012).** Bilan de la saison de reproduction des oiseaux marins en Bretagne 2011. Observatoire des oiseaux marins en Bretagne, 35 p.
- CASWELL H., (2000).** Matrix Population Models. Second edition. Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA, USA.

- CATRY P., PHILIPS R. A.Y, HAMER K.C., RATCLIFFE, N., FURNESS R., (1998).** The incidence of nonbreeding by adult Great Skuas and parasitic jaegers from Foula, Shetlands. *The Condor* 100, 448-455.
- CAM E., CADIOU B., HINES J. E. MONNAT J.-Y., (2002).** Influence of behavioural tactics on recruitment and reproductive trajectory in the kittiwake. *Journal of Applied Statistics* 29 (1-4), 163-185.
- CAM E., MONNAT J.-Y, ROYLE A., (2004).** Dispersal and individual quality in a long lived species. *Oikos* 106(2), 386-398.
- CHARMENTIER A., PERRINS C., McCLEERY R.H., SHELDON B.C., (2006).** Age-dependent genetic variance in a life-history trait in the mute swan *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 273, 225-232.
- CHOQUET R., REBOULET A.M., LEBRETON J.D., GIMENEZ O., PRADEL R., (2005)** U-CARE 2.2 *User's Manual*. CEFE, UMR 5175, CNRS, Montpellier, France. Disponible à l'URL : [www.cefe.cnrs.fr/BIOM/logiciels.htm](http://www.cefe.cnrs.fr/BIOM/logiciels.htm)
- CHOQUET R., LEBRETON J.D., GIMENEZ O., REBOULET A.M., PRADEL R., (2009).** U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CApture-REcapture data. *Ecography*. 32, 1071-1074.
- CUBAYNES S., DOHERTY P.-F., SCHREIBER E.-A., GIMINEZ O., (2011).** To breed or not to breed: a seabird's response to extreme climatic events. *Biology Letters*, 7(2), 303-306.
- DEBOUT G., (1985)** Quelques données sur la nidification du cormoran huppé, *Phalacrocorax Aristotelis* à Chausey, Manche. *Alanda*, 53, 161-166.
- DEBOUT G., CADIOU B, FORTIN M., (2009).** Méthodes de suivi des oiseaux marins nicheurs – *Suivi des colonies de cormorans*. Document interne GISOM. Non publié. 11p.
- DANCHIN E, MONNAT J.-Y., (1992).** Population dynamics of two neighboring kittiwake *Rissa tridactyla* colonies. *Ardea* 80, 171–180.
- DANCHIN E., BOULINIER T., MASSOT M., (1998).** Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: implications for the study of coloniality. *Ecology* 79(7), 2415–2428.
- DEBOUT G., (1985).** Quelques données sur la nidification du cormoran huppé, *Phalacrocorax aristotelis* à Chausey, Manche. *Alanda*, 53, 161-166.
- DOLIGUEZ B., DANCHIN E., CLOBERT J., (2002).** Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science* 297, 1168–1170.

- ERWIN R.M, NICHOLS, J.D., EYLER B., STOTTS D. B, TRUIT B.R., (1998).** Modeling colony site dynamics a case study or Gull billed (*Sterna nilotica*) in coastal virginia. *The Auk* 115(4), 970-978.
- FORTIN M., BARBREAU C., (2009).** Projet CORMOR, le cormoran huppé, sentinelle du Mor Braz, Programme de recherche 2010-2013, *Rapport*, 23 p.
- FORTIN M., BOST C. A., MAES P., BARBRAUD C., (2013).** The demography and ecology of the European shag *Phalacrocorax aristotelis* in Mor Braz, France. *Aquatic Living Resources*. DOI: <http://dx.doi.org/10.1051/alr/2012041>
- GOUTTE A, . CLEMENT-CHASTEL C., MOE B., BECH C., GABRIESENSEN G. W., CHASTEL O., (2011).** Experimentally reduced corticosterone release promotes early breeding in black-legged kittiwakes. *Journal of experimental Biology*, 214, 2005-2013.
- GREENHILL B., WARD M. D., SACK A., (2011).** The Separation plot: a new visual method for evaluating the fit of binary models. *American Journal of Political Science* 55(4) 990-1002.
- HANKI I., (2003).** Metapopulation ecology. Oxford Univesrity Press, New- York, U. S. A.
- HARRIS M. P., BUCKLAND S. M., WANLESS S., (1994).** Year and age related variation in the survival of adult European shags over a 24-Year period. *The Condor*, 96(3), 600-605.
- HARRIS M.-P., WANLESS S., ROTHERY P, (2000).** Adult survival rates of shag *Phalacrocorax aristotelis*, common Guillemot *Uria Aalge*, Razorbill *Alca Torda*, Puffin *Fratercula Arctica* and Kittiwake *Rissa tridactyla* on the isle of May 1986-96. *Atlantic seabirds*, 2 (3/4), 133-150.
- HENRY J., MONNAT J.Y., (1981) –** Oiseaux marins de la façade atlantique française. Contrat SEPMB/Mer, 338 p.
- HIPFNER J.-M, MORRISON K.-W., DARVILL R., (2011).** Peregrine Falcons enable two species of colonial seabirds to breed successfully by excluding other aerial predators. *Waterbirds*, 34(1), 82-88.
- HIPFNER J. M., BLIGHT L. K., LOWE R. W., WILHEM S. I, ROBERTSON G. J., BARETT R. T, GOOD T. P., (2012).** Unintended consequences: how the recovery of sea eagle *Haliaeetus spp.* populations in the northern hemisphere is affecting seabirds. *Marine Ornithology*, 40(1), 39-52.
- LEGENDRE S, CLOBERT, J (1995).** ULM, a software for conservation and evolutionary biologists. *Journal of Applied Statistics*, 22, 817-834.
- LEWIS S, WANLESS, S, ELSTON. D.A., SCHULTZ, M.D., MACKLEY E., DU TOIT M., UNDERHILL J. G., HARRIS M.P., (2006).** Determinants of quality in a long-lived colonial species. *Journal of Animal Ecology*, 75(6), 1304-1312.

- LINARD J.-C., MONNAT J.-Y., (1990).**- Fonctionnement d'une population de goélands marins. Relations avec les populations de Goélands argentés et bruns. Rapport SEPNB / SRETIE / MER, 106 p.
- MacKENZIE D.L., NICHOLS J.D., HINES J.E, KNUTSON M. G., FRANKLIN A.B., (2003).** Estimating site occupancy, colonization and local extinction when a species is detect imperfectly. *Ecology* 84(8), 2200–2207.
- MAUNDER J.E, THRELFALL W., (1972).** The breeding biology of the Black-legged Kittiwake in Newfoundland. *The Auk*, 89(4), 789-816.
- MARTINEZ-ABRAÍN A., ORO D., JIMENEZ J., (2001).** The dynamics of a colonization event in the European shag: the roles of immigration and demographic stochasticity. *Waterbirds*, 97-102.
- MONNAT J.-Y., (1975).** Statut actuel des oiseaux marins nicheurs de Bretagne. *Ar Vran*, 6(3), 152-159.
- MONNAT J.-Y., (1978).** Le cormoran huppé : démographie et dispersion. Rapport interne CRBPO. Non publié. 3p.
- MONNAT J.-Y., (1979).** Le cormoran huppé : démographie et dispersion Rapport interne CRBPO. Non publié. 6p.
- MONNAT J.-Y., (1980).** Le cormoran huppé : démographie et dispersion Rapport interne CRBPO. Non publié. 6p.
- MONNAT J.-Y, GUERMEUR Y., (1980).** Histoire et géographie des oiseaux nicheurs de Bretagne. Clark, Ministère de l'Environnement et du Cadre de Vie, Direction de la Protection de la Nature, 240p.
- MONNAT J.-Y., PASQUET E., (2004).** Le cormoran huppé. *In*: Cadiou, B., PONS J.-M. et YESOU P. (Eds). Oiseaux marins nicheurs de France métropolitaine (1960-2000). Editions Biotope, Mèze, 82-86p.
- MONNAT J.-Y., CADIOU B., (2004).** Techniques de recensement. *In*: Cadiou, B., PONS J.-M. et YESOU P. (Eds). Oiseaux marins nicheurs de France métropolitaine (1960-2000). Editions Biotope, Mèze, 37-42p.
- MONNAT J.-Y., (2010).** lesfousducap.blogspot.com.  
Adresse URL : <http://lesfousducap.blogspot.fr/2010/05/le-nid-elabore-selon-jean-yves-monnat.html>
- NICHOLS J.D., COOCH E., NICHOLS J.M., SAUER R., (2012).** Studying Biodiversity: Is a New Paradigm Really Needed? *BioScience*, 62(5), 497-502.

- NISSER J., LE CRAS A., YÉSOU P., (2006).** Suivi de la colonie de cormoran huppé (*Phalacrocorax aristotelis*) en 2006 sur l'île de Béniguet (Finistère), *Rapport*, 8 p.
- NISSER J. LE CRAS A., YÉSOU P., (2007).** Suivi de la colonie de cormoran huppé (*Phalacrocorax aristotelis*) en 2007 sur l'île de Béniguet (Finistère) - Contribution de la réserve ONCFS de Béniguet au projet « Observatoire régional des oiseaux marins » de Bretagne, *Rapport*, 9 p.
- NISSER J., LE CRAS A., YÉSOU P., (2008).** Suivi de la colonie de cormoran huppé (*Phalacrocorax aristotelis*) en 2008 sur l'île de Béniguet (Finistère) - Contribution de la réserve ONCFS de Béniguet au projet « Observatoire régional des oiseaux marins » de Bretagne, *Rapport*, 6 p.
- NISSER J., LE CRAS A., YÉSOU P., (2009).** Suivi de la colonie de cormoran huppé (*Phalacrocorax aristotelis*) en 2009 sur l'île de Béniguet (Finistère) - Contribution de la réserve ONCFS de Béniguet au projet « Observatoire régional des oiseaux marins » de Bretagne, *Rapport*, 6 p.
- NISSER J., YÉSOU P., (2010).** Suivi de la colonie de cormoran huppé (*Phalacrocorax aristotelis*) en 2010 sur l'île de Béniguet (Finistère) - Contribution de la réserve ONCFS de Béniguet à l' « Observatoire régional des oiseaux marins » de Bretagne, *Rapport*, 6 p.
- NISSER J., YÉSOU P., (2011).** Suivi de la colonie de cormoran huppé (*Phalacrocorax aristotelis*) en 2011 sur l'île de Béniguet (Finistère) - Contribution de la réserve ONCFS de Béniguet à l' « Observatoire régional des oiseaux marins » de Bretagne, *Rapport*, 6 p.
- OOSTHIZEN W.C., DE BRUYN P.J., BESTER M.N., GIRONDOT M., (2010).** Cohort and tag-site-specific tag-loss rates in mark–recapture studies: A southern elephant seal cautionary case. *Marine Mammal Science*, 26(2), 350-369.
- PAREJO D., ORO D., DANCHIN E., (2006).** Testing Habitat Copying in Breeding Habitat Selection in a Species Adapted to Variable Environments. *Ibis*, 148 (1) 146-154.
- PASQUET E., MONNAT J.-Y., (1990).** Dispersion géographique des cormorans huppés juvéniles de la mer Celtique ». *L'oiseau et R.F.O.*, 60.
- PENTERIANI V., FERRER R., DELGADO M.D. (2011).** Floater strategies and dynamics in birds, and their importance in conservation biology: towards an understanding of nonbreeders in avian populations. *Animal Conservation*, 14(3), 233-241.
- POLLOCK G.R., COULSON J.C., DEANS R., (1980).** Population Dynamics and Breeding Success of the Shag, *Phalacrocorax aristotelis*, on the Farne Islands, Northumberland. *Journal of Animal Ecology*, 49(2) 465-484.
- POLLOCK K.H., NICHOLS J.D., BROWNIE C., HINES, J.E., (1990).** Statistical inference for Capture-Recapture Experiments. *Wildlife Monographs*, 107, 1-97.

- POTTS G.R., (1969).** The influence of eruptive movements, age, population size and other factors on the survival of the Shag (*Phalacrocorax aristotelis* (L.)). *Journal of Animal Ecology*, 53-102.
- POTTS G.R., COULSON J.C., DEANS R., (1980).** Population Dynamics and Breeding Success of the Shag, *Phalacrocorax aristotelis*, on the Farne Islands, Northumberland. *Journal of Animal Ecology*, 49( 2) 465-484.
- Program MARK**, a gentle introduction, 11<sup>th</sup> edition (**COOCH E.G., WHITE G.C., (2013)**). Disponible à l'URL : <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>
- R Development Core Team (2012).** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- RICKLEFS R. E, MILLER G.L. (2005).** *Ecologie*. Ed. De Boeck Supérieur.
- RONCE O., OLIVIERI I, CLOBERT J., DANCHIN E., (2001).** Perspectives on the study of dispersal evolution. Dans Clobert, J., Nichols, J. D., Danchin, E. et Dhont, A. (Eds.) Dispersal. Oxford University Press, New York.
- SAFRAN R.J., (2004).** Adaptive Site Selection Rules and Variation in Group Size of Barn Swallows: Individual Decisions Predict Population Patterns. *The American Naturalist*, 164 (2), 121–131.
- SNOW B., (1960).** The breeding biology of the shag *Phalacrocorax aristotelis* on the Island of Lundy, Bristol Channel. *Ibis*, 102, 554-575.
- SPIZMAN L., WEINSTEIN M.A., (2008).** Note on Utilizing the Geometric Mean: When, Why and How the Forensic Economist Should Employ the Geometric Mean, A. *Journal of Legal Economy*, 15: 43.
- STENSETH N.C., MYSTERUD A., (2002).** Climate, changing phenology, and other life history traits: Nonlinearity and match–mismatch to the environment. *PNAS*, 21, 13379–13381
- TONG M., (1967).** Winter breeding of Shags. Notes. *British Birds*, 60: 214.
- VELANDO A, GRAVES J., ORTEGA-RUANO, J- E., (2002).** Sex ratio in relation to timing of breeding, and laying sequence in a dimorphic seabird. *Ibis*, 144, 9-17.
- VELANDO A, FREIRE J., (2003).** Nest-site characteristics, occupation and breeding success in the European Shag. *Waterbirds*, 26(4), 473-483.
- VOLTIER S.C., BIRKHEAD T.R., ORO D., TRINDER M, GRANTHAM M.J., CLARK, J.A., (2008).** Recruitment and survival of immature seabirds in relation to oil spills and climate variability. *Journal of Animal Ecology*, 77(5), 974-983.

- WANLESS S., HARRIS M.P., (1997).** Sex ratio in relation to timing of breeding, and laying sequence in a dimorphic seabird. *Colonial Waterbirds*, 20, 291-294.
- WILLIAMS B.K., NICHOLS J.D., CONROY M.J., (2002).** Analysis and management of animal populations, Academic Press, San-Diego, USA.
- YEE T.W., (2013).** VGAM: Vector Generalized Linear and Additive Models. R package version 0.9-1.  
URL <http://CRAN.R-project.org/package=VGAM>
- YÉSOU P., (1980).** Un cas de prédation de cormorans huppés par un goéland marin. *Ar Vran*, 9, 59-61.
- YÉSOU P., (1984).** Le goéland marin prédateur d'oiseaux de taille adulte : quelques données complémentaires. SEPNB, *Travaux des réserves* 2, 63-65.
- YÉSOU P., D'ESCRIBENNE L. - G. (2007).** La réserve de chasse et de faune sauvage de l'île de Béniguet. *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest de la France*, n.s., 29, 111-116.
- YOCCOZ N.G., NICHOLS J.D., BOULINIER T., (2001).** Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in ecology and evolution*, 16(8), 410.
- YOCCOZ N.G., NICHOLS J.D., BOULINIER T., (2003).** Monitoring of biological diversity – A response to Danielsen *et al. Oryx*, 14(4), 446-453.