

Note sur la démographie pour une aide à la gestion et à la conservation des populations d'Oiseaux marins nicheurs du littoral français métropolitain

Nicolas COURBIN, Emmanuelle DORTEL,
David GRÉMILLET, Jean-Dominique LEBRETON & Aurélien BESNARD



DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR*: Bruno David,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Jean-Philippe Siblet

ASSISTANTE DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR*: Sarah Fiquet (naturae@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Sarah Fiquet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Luc Abbadie (UPMC, Paris)
Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colembert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Vincent Boulet (Expert indépendant flore/végétation, Frugières-le-Pin)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Patrick De Wever (MNHN, Paris)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Romain Garrouste (MNHN, Paris)
Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)
Olivier Gilg (Réserves naturelles de France, Dijon)
Frédéric Gosselin (Irstea, Nogent-sur-Vernisson)
Patrick Haffner (PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (OPIE, Guyancourt)
Isabelle Le Viol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Hauts-de-France, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Olivereau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (OFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (PatriNat, Paris)
Laurent Tillon (ONF, Paris)
Julien Touroult (PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER*:

Puffins de Scopoli (*Calonectris diomedea* Scopoli, 1769) surfant sur les eaux du Parc national des Calanques (Marseille, France). Crédit photo: Jean-Patrick Durand.

Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish*:

Adansonia, Zoosystema, Anthropozoologica, European Journal of Taxonomy, Geodiversitas, Cryptogamie sous-sections **Algologie, Bryologie, Mycologie, Comptes Rendus Palevol**.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <https://sciencepress.mnhn.fr>

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2022
ISSN (électronique / *electronic*): 1638-9387

Note sur la démographie pour une aide à la gestion et à la conservation des populations d'Oiseaux marins nicheurs du littoral français métropolitain

Nicolas COURBIN

Emmanuelle DORTEL

David GRÉMILLET

Jean-Dominique LEBRETON

Aurélien BESNARD

Centre d'Écologie fonctionnelle et évolutive (CEFE),

Université de Montpellier, CNRS, EPHE, IRD,

1919 route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 5 (France)

ncourbin@gmail.com

emmanuelle.dortel@gmail.com

david.gremillet@cefe.cnrs.fr

jean-dominique.lebreton@cefe.cnrs.fr

aurelien.besnard@cefe.cnrs.fr

Soumis le 6 avril 2022 | Accepté le 28 juin 2022 | Publié le 19 octobre 2022

Courbin N., Dortel E., Grémillet D., Lebreton J.-D. & Besnard A. 2022. — Note sur la démographie pour une aide à la gestion et à la conservation des populations d'Oiseaux marins nicheurs du littoral français métropolitain. *Naturae* 2022 (16): 285-296. <https://doi.org/10.5852/naturae2022a16>

RÉSUMÉ

Nous présentons un cadre de réflexion général se basant sur la démographie des populations d'Oiseaux marins afin d'identifier des leviers de gestion pertinents pour leur conservation. Après avoir rappelé l'influence des traits d'histoire de vie sur la démographie, nous avons synthétisé les paramètres démographiques connus pour 27 des 28 espèces d'Oiseaux marins nicheurs en France. Toutes ces espèces ont une importante longévité (10 à plus de 50 ans) due à une survie adulte élevée (attendue > 0,90), une maturité sexuelle différée (deux à neuf ans), et une fécondité faible à moyenne (un à trois œufs). Le taux de croissance de ces populations est environ 10 fois plus influencé par le taux de survie adulte que par des changements dans les paramètres reproducteurs, bien que les espèces les plus fécondes puissent compenser en partie une faible survie adulte. C'est ce que nous démontrons en modélisant la dynamique de population de deux espèces aux traits d'histoire de vie contrastés. Modifier la trajectoire des populations par des actions de gestion améliorant la fécondité localement n'est possible que si le succès reproducteur est déjà faible et si l'amélioration est forte. Finalement, la conservation des Oiseaux marins nicheurs français devrait reposer essentiellement sur des actions favorisant la survie adulte. Cependant, les risques de mortalité identifiés sont globalement liés aux captures accidentelles, aux collision avec les éoliennes et à l'appauvrissement de la ressource, largement hors du cadre d'action des gestionnaires locaux. Des mesures coordonnées au niveau régional, national et international améliorant la survie des espèces s'imposent.

MOTS CLÉS
Espèce longévive,
menaces anthropiques,
mesures de gestion,
stratégie démographique,
survie adulte.

ABSTRACT

Note on demography to assist in the management and conservation of breeding seabird populations along the French mainland coast.

The intent of this note is to present a general framework based on the demography of seabird populations in order to identify relevant management leverages for their conservation. First, we reviewed the influence of life history traits on demography and presented the demographic drivers expected along the slow-fast continuum hypothesis. Then, we summarized the known demographic parameters

KEY WORDS
Long-lived species,
anthropogenic threats,
management measures,
demographic strategy,
adult survival.

for 27 of the 28 seabird species breeding in France. All these species are on the slow extremity of the slow-fast continuum and have a long life span (10 to over 50 years) linked to a high adult survival (expected > 0.90), delayed sexual maturity (two to nine years), and low to medium fecundity (one to three eggs). The growth rate of these populations is approximately 10 times more influenced by adult survival than by changes in reproductive parameters, although the most fecund species (cormorants, gulls and terns) may partly compensate for low adult survival. We demonstrate this by modelling the population dynamics of two species with contrasting life history traits, a very long-lived and few productive species, the Scopoli's shearwater (*Calonectris diomedea* Scopoli, 1769), and a less long-lived and very fecund species, the European shag (*Gulosus aristotelis* Linnaeus, 1761). Modifying the trajectory of populations through management actions that improve fecundity locally is only possible if reproductive success is already low and if the improvement is strong. Finally, the conservation of French breeding seabirds should be based essentially on actions that favor adult survival. However, the risks of mortality identified are globally linked to accidental captures, oil spills, collisions with wind turbines and the depletion of the resource, largely outside the scope of actions by local managers. Migratory species also face human disturbances at-sea off foreign countries. Coordinated measures at regional, national and international level to improve the survival of the species are needed.

LA DYNAMIQUE DE POPULATION EST DÉPENDANTE DES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE

Les espèces d'Oiseaux et de Mammifères présentent une grande diversité de traits d'histoire de vie (croissance, reproduction et survie), qui s'échelonnent le long d'un gradient lent-rapide d'histoires de vie (Stearns 1983 ; Gaillard *et al.* 1989 ; Promislow & Harvey 1990). Les espèces dites rapides sont caractérisées par une maturité sexuelle précoce, une forte fécondité et la production de nombreux jeunes à chaque événement de reproduction, de faibles taux de survie et par conséquent une courte durée de vie. À l'extrémité lente du gradient, on retrouve les espèces longévives, à maturité sexuelle tardive, à faible fécondité, produisant généralement un seul jeune par événement de reproduction, et caractérisées par des probabilités de survie juvénile, immature et adulte élevées. La position des espèces le long du gradient d'histoires de vie est corrélée avec leur temps de génération (Gaillard *et al.* 2005) et le ratio entre le taux de fécondité et l'âge à la première reproduction (Oli & Dobson 2003). Elle est aussi fortement corrélée à la masse corporelle et à la phylogénie, mais l'existence de ce continuum persiste après prise en compte de ces deux éléments (Gaillard *et al.* 2016).

Pour les populations d'espèces dites rapides, le taux de croissance de la population, généralement noté λ en dynamique des populations, est très fortement influencé par des variations des paramètres reproducteurs (âge à la première reproduction et taux de fécondité) et il est peu impacté par les variations des taux de survie (Lebreton & Clobert 1991). Au contraire, dans les populations d'espèces dites lentes, λ est largement influencé par les taux de survie juvénile et adulte, et peu par des changements dans les paramètres reproducteurs (Lebreton & Clobert 1991). En se basant sur la comparaison de 138 populations de Mammifères, Oli (2004) a empiriquement confirmé ces prédictions. Les populations d'espèces lentes sont aussi souvent caractérisées par un taux de survie adulte relativement stable entre les années (hypothèse de canalisation

des traits ayant le plus d'impact sur la dynamique des populations, Gaillard *et al.* 1998), mais par une forte variabilité inter-annuelle du taux de survie juvénile, due à des processus stochastiques (ex. des fluctuations environnementales) ou de la densité-dépendance (Gaillard *et al.* 1998).

LES STRATÉGIES DÉMOGRAPHIQUES DES OISEAUX MARINS NICHEURS DU LITTORAL FRANÇAIS

D'après le cinquième recensement national des Oiseaux marins nicheurs en France métropolitaine conduit de 2009 à 2012, il y a 28 espèces d'Oiseaux marins nicheurs, dont 24 espèces littorales (Cadiou *et al.* 2015). Ces espèces se reproduisent, la plupart du temps, en colonie et sont très fidèles à leur site de reproduction (elles reviennent nicher sur la même colonie d'année en année, voire sur leur colonie de naissance). D'un point de vue démographique, les Oiseaux marins nicheurs du littoral français sont généralement des espèces présentant une stratégie lente caractérisée par (Tableau 1) :

- une importante longévité, avec un gradient allant de dix ans à plus de 50 ans ;
- une maturité sexuelle différée : allant de deux-trois à cinq-six ans et même jusqu'à neuf ans, avec un âge de recrutement augmentant généralement avec la longévité de l'espèce ;
- une fécondité faible à moyenne : un seul œuf pour les espèces plus longévives, mais certaines espèces en produisent plusieurs, deux à trois chez les Mouettes et Goélands et jusqu'à six chez les Cormorans ;
- des probabilités de survie adultes interannuelles élevées (attendu > 0,90 à > 0,95 selon les espèces).

Bien que toutes ces espèces d'Oiseaux marins nicheurs du littoral français soient longévives, on peut les hiérarchiser selon un gradient de stratégies de reproduction associé à un investissement plus ou moins important dans la productivité ou la survie adulte. Un premier groupe d'espèces composé

TABLEAU 1. — Traits d'histoires de vie et caractéristiques démographiques des populations d'Oiseaux marins nicheurs de France. Des résultats provenant de sites d'études situés hors de France sont également mentionnés. Les données de longévité maximum sont issues de <https://euring.org/data-and-codes/longevity-list>, dernière consultation le 20 juin 2022.

Espèce	Longévité (an) moyenne, max	Couvée (œuf)	Recrutement (an)	Fécondité	Survie juvénile (1 ^{ère} année)	Survie immature (avant repro)	Survie adulte	Région	Source
Fulmar boréal (<i>Fulmarus glacialis</i> Linnaeus, 1761)	20-30, 44 20-30, 44	1 1	9 9	0,190-0,510 0,419	– –	0,880 0,260	0,957 0,936	Bretagne/ Manche/ Mer du Nord Royaume-Uni	Kerbiou et al. 2012; Gallien 2019 Horswill & Robinson 2015
Puffin de Scopoli (<i>Calonectris diomedea</i> Scopoli, 1769)	20-25	1	5	0,550-0,780	0,450	0,880-0,920	0,880- 0,920	France (Marseille, Hyères)	Courbin et al. 2018a
Puffin des Anglais (<i>Puffinus puffinus</i> Brünnich, 1764)	20-25, 51	1	5	0,697	–	–	0,870	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015
Puffin yelkouan (<i>Puffinus yelkouan</i> Acerbi, 1827)	20, 23	1	4	0,500-0,580	0,180	0,720-0,870	0,850- 0,920	France (Marseille, Hyères)	Courbin et al. 2018a
Océanite tempête (<i>Hydrobates pelagicus</i> Linnaeus, 1758)	20, 33 20, 33	1 1	4 4	0,530 0,510	– –	– –	0,820 0,735	Bretagne (Molène) Espagne (côte méditer- ranéenne)	Cadiou 2001 ; Matović et al. 2017 Tavecchia et al. 2006; Sanz-Aguilar et al. 2009
Fou de Bassan (<i>Morus bassanus</i> Linnaeus, 1758)	16-20, 37 16-20, 37	1 1	5 5	0,969-0,540 0,700	0,350 0,424	0,880 0,829-0,895	0,930- 0,560 0,919	Bretagne (Sept-Îles) Royaume-Uni	Grémillet et al. 2006, 2020; Cadiou et al. 2017; Mission Migration 2019 (www.migration. net, dernière consultation le 20 juin 2022); Horswill & Robinson 2015
Guillemot de Troil (<i>Uria aalge</i> Pontoppidan, 1763)	32, 43 32, 43	1 1	6 6	0,672 0,590	0,560 0,560	0,854 0,854	0,939 0,939	Royaume-Uni Bretagne (Cap Fréhel)	Horswill & Robinson 2015; JNCC 2022; Cadiou et al. 2017
Pingouin torda (<i>Alca torda</i> Linnaeus, 1758)	20, 42 20, 42	1 1	5 5	0,630 0,570	– 0,630	– 0,630	0,890 0,895	Canada Royaume-Uni	Lavers 2007; Lavers & Jones 2007 Horswill & Robinson 2015
Macareux moine (<i>Fratercula arctica</i> Linnaeus, 1758)	22, 45 22, 45	1 1	6 5	0,620 0,617	0,780 0,709	– 0,783	0,890 0,906	Îles écossaises Royaume-Uni	Saether & Bakke 2000; Miles et al. 2015 Horswill & Robinson 2015
Grand Cormoran (<i>Phalacrocorax carbo</i> Linnaeus, 1758)	20, 32 20, 32	4 (3-6) 4 (3-6)	2 3	2,500 1,985	0,500 0,540	0,870 0,540	0,900 0,868	Danemark Royaume-Uni	Frederiksen et al. 2001; Henaux et al. 2007 Horswill & Robinson 2015
Cormoran huppé (<i>Gulosus aristotelis</i> Linnaeus, 1761)	15, 31 15, 31	4 (1-6) 4 (1-6)	3 2	1,000-1,500 1,303	0,440 0,513	0,760 0,737	0,810 0,858	Bretagne/ Manche Royaume-Uni	Fortin et al. 2013; Cadiou & Leicher 2020 Horswill & Robinson 2015
Mouette tridactyle (<i>Rissa tridactyla</i> Linnaeus, 1758)	21, 28 21, 28	1-3 1-3	3 4	0,651-0,750 0,690	– 0,790	– 0,854	0,804 0,854	Bretagne Royaume-Uni	Frederiksen et al. 2005; Cadiou et al. 2017 Horswill & Robinson 2015
Mouette rieuse (<i>Chroicocephalus ridibundus</i> Linnaeus, 1766)	10-15, 33 10-15, 33	2-3 2-3	2-3 2	0,605-1,732 0,625	0,213 –	0,184 –	0,860 0,825	France (Forez) Royaume-Uni	Niel & Lebreton 2005; Péron et al. 2010 Horswill & Robinson 2015
Mouette melanocéphale (<i>Ichthyophaga melanocephalus</i> Temminck, 1820)	15, 22 15, 22	2-3 2-3	2 –	1,000-1,600 0,5-1	– –	– –	– 0,850	France Espagne	Isenmann et al. 2004 Carboneras 2015

TABLEAU 1. — Suite.

Espèce	Longévité (an) moyenne, max	Couvée (œuf)	Recrutement (an)	Fécondité	Survie juvénile (1 ^{ère} année)	Survie immature (avant repro)	Survie adulte	Région	Source
Goéland railleur (<i>Chroicocephalus genei</i> Brème, 1839)	23, 31	2-3	2	0,660	–	0,700	0,810	France (côte méditer- ranéenne)	Doxa <i>et al.</i> 2013
Goéland d'Audouin (<i>Ichthyæus audouinii</i> Payraudeau, 1826)	21, 25	2-3	3	0,380	0,622	0,822	0,892	Espagne	Genovart <i>et al.</i> 2017
Goéland cendré (<i>Larus canus</i> Linnaeus, 1758)	10, 34	3	3	0,543	0,410	0,710	0,828	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015; JNCC 2022
Goéland brun (<i>Larus fuscus</i> Linnaeus, 1758)	26, 35	3	5	0,530	0,820	0,885	0,885	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015; Nager & O'Hanlon 2016
Goéland argenté (<i>Larus argentatus</i> Pontoppidan, 1763)	10-20, 35	3	4	0,900-1,500	–	–	0,881	Bretagne	Pons & Migot 1995; Cadiou <i>et al.</i> 2017
Goéland leucopnée (<i>Larus michahellis</i> Naumann, JF, 1840)	10, 20	2-3	5	0,920	0,798	0,834	0,834	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015
	10, 20	2-3	–	1,600	0,460	–	0,900	Pologne	Skorka <i>et al.</i> 2005
Goéland marin (<i>Larus marinus</i> Linnaeus, 1758)	10-20, 33	3	5	0,740	–	–	0,953	Bretagne (Molène)	Linard & Monnat 1990; Cadiou & Yesou 2006
	10-20, 33	3	5	1,139	–	–	0,930	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015; Nager & O'Hanlon 2016
Sterne caugek (<i>Thalasseus sandvicensis</i> Latham, 1787)	24, 31	1-2	3-4	0,490-0,700	0,250	0,830	0,940	Atlantique/ Bretagne/ Manche/ Grande- Bretagne	Robinson 2010; Jacob 2021
	24, 31	1-2	3	0,702	0,358	0,741	0,898	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015
Sterne de Dougall (<i>Sterna dougallii</i> Montagu, 1813)	10, 24	1-2	3	0,770	–	0,735	0,855	Bretagne/ Manche	Ratcliffe <i>et al.</i> 2008; Jacob 2021
Sterne pierregarin (<i>Sterna hirundo</i> Linnaeus, 1758)	10, 33	2-3	3	0,430-0,570	–	0,280	0,900	Royaume-Uni	Szostek & Becker 2012; Jacob 2021
	10, 33	2-3	3-4	0,764	0,441	0,850	0,883	Atlantique/ Manche Allemagne	Horswill & Robinson 2015
Sterne naine (<i>Sternula albifrons</i> Pallas, 1764)	21, 24	1-3	3	0,180-0,255	0,601	0,578	0,899	Bretagne/Italie	Tavecchia <i>et al.</i> 2006; Jacob 2021
	21, 24	1-3	2	0,518	–	–	0,800	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015
Sterne hansel (<i>Gelochelidon nilotica</i> Gmelin, 1789)	–, 16	2-3	5	0,230-0,790	–	–	–	Bretagne	Schreiber & Burger 2002; Quaintenne 2022
Guifette moustac (<i>Chlidonias hybrida</i> Pallas, 1811)	10	3-5	2	1,900	–	0,540	0,800	Pologne	Ledwon <i>et al.</i> 2014
Guifette noire (<i>Chlidonias niger</i> Linnaeus, 1758)	17, 21	3	2	–	0,440	0,570	0,870	USA	Naugle 2004

par le Fulmar boréal (*Fulmarus glacialis* Linnaeus, 1761), les Puffins, l'Océanite tempête (*Hydrobates pelagicus* Linnaeus, 1758), le Fou de Bassan (*Morus bassanus* Linnaeus, 1758), le Guillemot de Troil (*Uria aalge* Pontoppidan, 1763), le Pingouin torda (*Alca torda* Linnaeus, 1758) et le Macareux moine

(*Fratercula arctica* Linnaeus, 1758), est constitué d'espèces très longévives (20-30 ans), qui se reproduisent pour la première fois tardivement (quatre à neuf ans), et pondent un seul œuf par événement de reproduction (Tableau 1). Ces espèces investissent donc peu dans la reproduction mais beaucoup

plus dans la croissance et la survie. Au contraire les Cormorans, les Mouettes, les Goélands, les Sternes et les Guifettes se reproduisent plus tôt (deux-trois ans en général), vivent généralement moins longtemps (10-20 ans) et produisent deux à six œufs selon les espèces (Tableau 1). Ces espèces investissent donc plus fortement dans la productivité au détriment de la survie, mais restent malgré tous des espèces dans la partie lente du gradient lent-rapide d'histoire de vie à l'échelle de l'ensemble des Oiseaux.

Étant donné la différence d'investissement dans la reproduction en fonction des espèces d'Oiseaux marins, on peut s'attendre à des différences dans l'influence relative des paramètres démographiques sur la dynamique de population. Nous proposons ici d'illustrer ces différences en étudiant l'impact de la modulation des paramètres démographiques (fécondité, survie juvénile et survie adulte) sur la dynamique des populations de deux espèces nichant sur le littoral français et aux histoires de vie contrastées. Nous avons modélisé la dynamique des populations à l'aide de modèles matriciels populationnels (Caswell 2001).

CAS D'UNE ESPÈCE TRÈS LONGÉVIVE : LE PUFFIN DE SCOPOLI (*Calonectris* *diomedea* Scopoli, 1769)

Le Puffin de Scopoli (*Calonectris diomedea* Scopoli, 1769) est une espèce longévive (20-25 ans) ne produisant qu'un seul œuf par an, et sa population semble stable en Méditerranée (Cadiou *et al.* 2015). Le cycle de vie de l'espèce (dix stades) et les paramètres démographiques des populations des archipels de Marseille ont été caractérisés dans différentes études de Capture-Marquage-Recapture (Genovart *et al.* 2017 ; Courbin *et al.* 2018a ; Fig. 1). Sur le Frioul, le temps de génération estimé est supérieur à 17 ans, le succès reproducteur (nombre de jeunes produit par couple reproducteur par an) est de 0,55, le taux de survie annuelle est de 0,45 pour les juvéniles, et de 0,88 pour les immatures et les adultes (Courbin *et al.* 2018a). Étant donné la faible survie adulte observée (0,88, soit une valeur très inférieure au 0,95 attendue pour une espèce très longévive, e.g. l'Albatros à sourcils noirs *Thalassarche melanophrys* Temminck, 1828 ; Jenouvrier *et al.* 2018), associée à une faible productivité, on s'attendrait à un déclin très rapide de la population de Puffins. Une forte immigration doit avoir lieu pour expliquer le maintien des populations de Marseille (Courbin *et al.* 2018a), qui pourrait se combiner à une émigration non-négligeable et des captures accidentelles dans les engins de pêche (pouvant expliquer en partie la faible survie apparente).

L'utilisation d'un modèle matriciel populationnel avec différentes valeurs pour les paramètres démographiques indique, comme attendu pour une espèce très longévive, que la dynamique de population du Puffin de Scopoli de l'archipel du Frioul est largement pilotée par la survie adulte et très peu influencée par le succès reproducteur (Fig. 2, voir aussi Courbin *et al.* 2018a pour les analyses de sensibilité et d'élasticité du λ aux variations des paramètres démographiques). Les variations de la survie juvénile n'affectent aussi que peu la trajectoire de

la population. L'augmentation de 1 % du taux de croissance de la population ne nécessite qu'une augmentation de 2 % de la survie adulte, mais une augmentation de 23 % de la survie juvénile ou de la fécondité. Le faible potentiel reproducteur du Puffin de Scopoli ne lui permet donc pas de compenser une faible survie adulte (Fig. 2).

CAS D'UNE ESPÈCE MOINS LONGÉVIVE : LE CORMORAN HUPPÉ (*Gulosus aristotelis* Linnaeus, 1761)

Le Cormoran huppé (*Gulosus aristotelis* Linnaeus, 1761) a une espérance de vie moindre (15 ans) et une plus forte fécondité (un à six œufs par couvée) en comparaison avec le Puffin. Il présente une tendance à l'augmentation des effectifs sur les façades Manche-Atlantique et Méditerranée (Cadiou *et al.* 2015). Le cycle de vie de l'espèce (cinq stades), relativement court par rapport à celui du Puffin, et les paramètres démographiques de la population de Cormorans huppés du Mor Braz en Bretagne, ont été caractérisés dans la littérature (Fortin *et al.* 2013 ; Genovart *et al.* 2017 ; Fig. 3). Le succès reproducteur moyen (fécondité) est de 1,00 (voir 1,50) et présente une forte variabilité inter-annuelle. La survie juvénile est de 0,44, la survie pour la deuxième année est de 0,76, et la survie adulte est de 0,81 (Fortin *et al.* 2013).

Le modèle matriciel populationnel indique un temps de génération de 7,6 ans pour cette population. L'utilisation de différentes valeurs pour les paramètres démographiques indique, comme attendu pour une espèce relativement moins longévive et avec un plus fort potentiel de productivité, que la dynamique de la population du Cormoran huppé du Mor, Braz reste de loin pilotée par la survie adulte mais que la survie juvénile et le succès reproducteur ont une contribution plus importante chez cette espèce que chez les espèces plus longévives comme le Puffin (Fig. 4). L'augmentation de 1 % du taux de croissance de la population nécessite une augmentation de 1,3 % de la survie adulte, ou une augmentation de 8 % de la survie juvénile ou de 9 % de la fécondité. La Figure 4 illustre aussi comment le potentiel reproducteur de l'espèce peut théoriquement compenser la mortalité adulte, ce qui est beaucoup plus difficile pour le Puffin.

QUELLES OPTIONS POUR LA GESTION ET LA CONSERVATION DES POPULATIONS D'OISEAUX MARINS NICHEURS DE FRANCE ?

L'efficacité des mesures prises par les gestionnaires pour modifier la trajectoire d'une population d'Oiseaux marins dépend de la position de l'espèce cible sur le gradient lent-rapide d'histoire de vie et des possibilités du gestionnaire pour influencer sur les paramètres démographiques clés en fonction de l'échelle spatio-temporelle à laquelle les paramètres agissent.

Le principal levier permettant l'augmentation (ou le maintien) des effectifs d'une population d'Oiseaux marins nicheurs en France résiderait dans la modification de la sur-

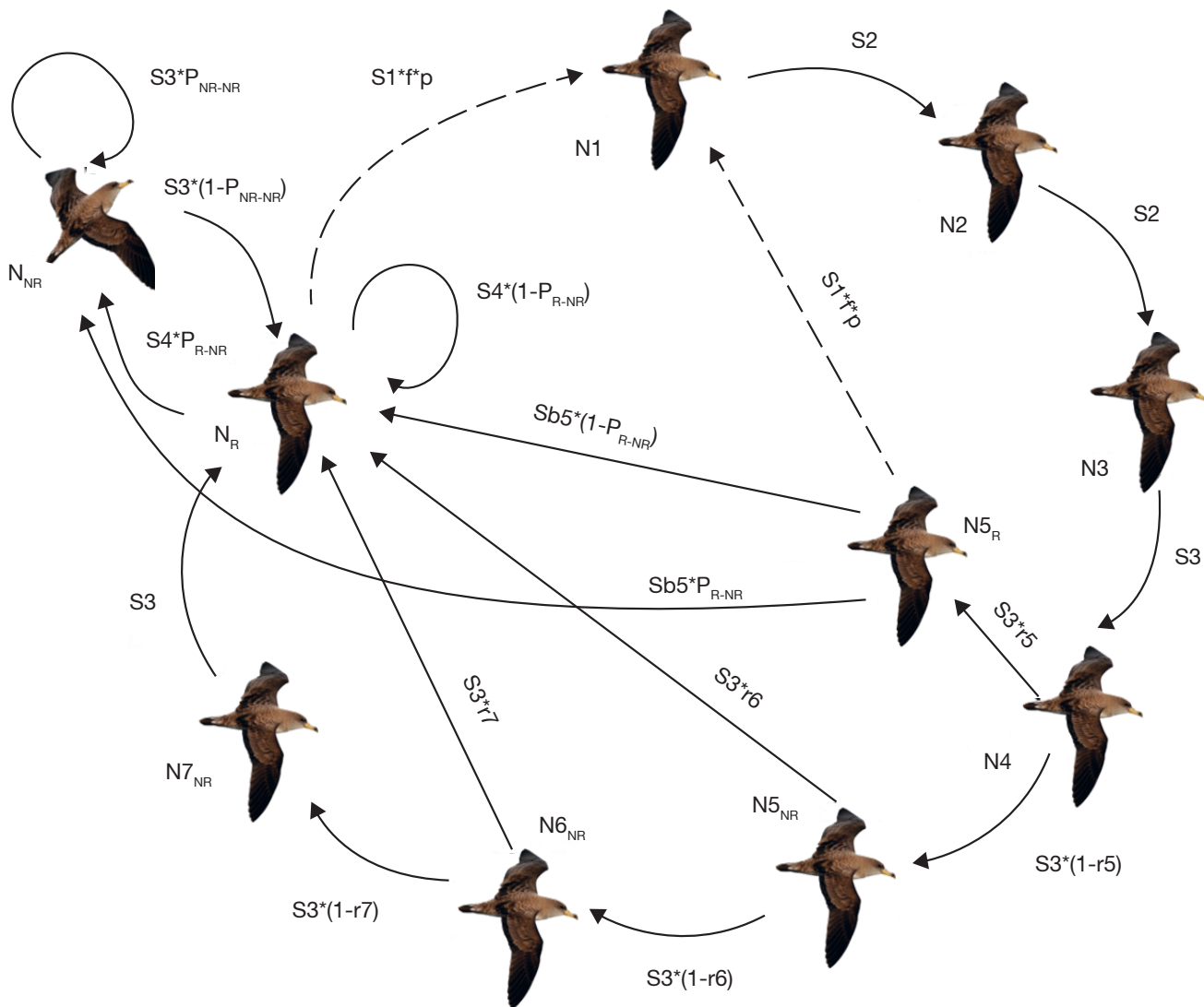


Fig. 1. — Cycle de vie du Puffin de Scopoli *Calonectris diomedea* Scopoli, 1769 (recensement en pré-reproduction) utilisé pour modéliser sa dynamique de population (modifié à partir de Genovart et al. 2017). Chaque oiseau correspond à un stade âge/statut reproducteur avec : **N1**, les juvéniles d'un an ; **N2** et **N3**, les immatures de deux et trois ans ; **N4**, les sub-adultes de quatre ans ; **N5NR** à **N7NR**, les adultes de cinq à sept ans non recrutés ; **N5R**, les adultes recrutés pour la première fois à cinq ans ; **NR**, les adultes reproducteurs expérimentés ou les adultes recrutés pour la première fois à plus de cinq ans ; **NNR**, les adultes en sabbatique qui se sont déjà reproduits une fois ; **PR-NR**, la probabilité d'être non reproducteur après avoir été reproducteur (0,14) ; **PNR-NR**, la probabilité de rester non reproducteur (0,66) ; **r5**, **r6** et **r7**, les probabilités d'être recruté à cinq, six et sept ans (0,03 ; 0,10 ; 0,23), respectivement, le recrutement est de 1 pour les individus de huit ans ; **S1**, la survie juvénile durant la première année (0,45) ; **S2**, la survie des immatures durant leur deuxième et troisième année (0,88) ; **S3**, la survie des adultes non reproducteurs (0,88) ; **S4**, la survie des adultes reproducteurs âgés de plus de cinq ans (0,88) ; **Sb5**, la survie des adultes se reproduisant pour la première fois à cinq ans (0,18) ; **f**, la fécondité (succès reproducteur, 0.554) ; **p**, le sex-ratio (0,5).

vie adulte, et cela quelle que soit l'espèce d'Oiseaux marins ciblée. Le potentiel de « compensation » d'une éventuelle source de mortalité additionnelle, par exemple *via* une amélioration des paramètres reproducteurs, est très limité, sauf pour quelques espèces aux stratégies les moins lentes et si l'amélioration de la reproduction est drastique. Les actions assurant une bonne survie adulte sont donc à privilégier. Des actions locales efficaces peuvent être conduites sur le site de nidification ou dans leur environnement local afin d'améliorer la survie locale, notamment dans les cas avérés de populations dont les adultes nicheurs sont soumis à une forte prédation par le Vison d'Amérique *Neovison vison* Schreber, 1777 (Craik 1997 ; Barros *et al.* 2016 ; Jacob &

Capoulade 2010) et le Chat *Felis silvestris catus* Schreber, 1777 (Bonnaud *et al.* 2012), ou à un dérangement important induisant des échecs de reproduction répétés et finalement la dispersion des adultes. Les espèces envahissantes sont actuellement la principale menace pour les Oiseaux marins en terme de nombre d'espèces concernées (165/359 ; Dias *et al.* 2019). Des actions pouvant diminuer le dérangement et le risque de dispersion des adultes concernent la dératisation des îles abritant les colonies d'Oiseaux marins (Bourgeois *et al.* 2013 ; Baccetti *et al.* 2016 ; Graham *et al.* 2018). Cependant, ces situations restent exceptionnelles et les causes de mortalité sont multiples et interviennent bien souvent hors du site de nidification et/ou en dehors de la

période de reproduction (Furness *et al.* 2013; Cortés *et al.* 2017). Les principales menaces identifiées globalement pour la survie adulte des Oiseaux marins en mer proviennent des prises accidentelles par les pêcheries, des changements climatiques avec l'augmentation des conditions météorologiques extrêmes, des marées noires et du développement énergétique offshore (parc éolien offshore) (Croxall *et al.* 2012; Furness *et al.* 2013; Green *et al.* 2016; Cortés *et al.* 2017; Dias *et al.* 2019; Clairbaux *et al.* 2021), ainsi que de la diminution de la ressource alimentaire qui réduit la condition corporelle des individus (Dias *et al.* 2019; Le Bot *et al.* 2019). Ce phénomène de compétition avec les pêcheries et d'appauvrissement de la ressource est d'ailleurs un phénomène mondial (Grémillet *et al.* 2018). En France, de nombreuses captures accidentelles ont été observées (programme OBSMER 2017-2019) mais leur impact est pour le moment difficile à quantifier (Tachouires & Toison 2020). La pollution par les hydrocarbures est la principale cause de mortalité identifiée à partir des cadavres d'Oiseaux marins échoués depuis 1969 sur le littoral Manche-Mer du Nord et est en déclin depuis 2000 (Petit 2015; Legroux & Pischitta 2018). Cependant la plupart des causes de mortalité des Oiseaux échoués sont inconnues et sont probablement liées aux conditions climatiques (e.g. tempêtes hivernales Atlantique de 2014), captures accidentelles et ingestion de polluants (hydrocarbures, plastiques, Petit 2015; Legroux & Pischitta 2018). Il n'existe pas de données sur l'impact de l'éolien offshore sur les Oiseaux marins en France pour le moment, mais de nombreux programmes sont en cours. L'effet des mortalités additionnelles de type pêche accidentelle ou collision avec des éoliennes est d'autant plus impactant lorsque les populations d'Oiseaux marins font face à des fluctuations environnementales importantes (ex. imprévisibilité de la ressource, Miller *et al.* 2019), comme chez le Puffin de Scopoli s'alimentant à partir de ressources peu prévisibles (Courbin *et al.* 2018b). En outre, il ne faut pas oublier que des populations d'Oiseaux marins nichant en France en limite sud (nord) de répartition sont interconnectées avec des populations plus septentrionales (méridionales), et sont donc fortement dépendantes du statut de ces populations, statut potentiellement affecté par le changement climatique.

La mise en œuvre de mesures pour améliorer la survie adulte des espèces longévives dépasse ainsi bien souvent le champ d'action possible des gestionnaires locaux et nécessite la mise en place d'actions coordonnées aux niveaux régional, national, voire international. Dans le cas d'espèces migratrices, le problème est lui aussi international car les taux de survie sont également impactés par les conditions environnementales des sites d'hivernage (déplétion de la ressource, prises accidentelles par les grandes pêcheries d'Afrique de l'Ouest, chasse; Grémillet *et al.* 2015; 2018). Le potentiel d'action sur ces perturbations apparaît assez limité, à court terme en tout cas, et relève plus de décisions internationales que d'actions locales, mêmes fortes. Dans le cadre d'une perturbation anthropique impactant la survie adulte, comme la mortalité additionnelle induite par les collisions avec des éoliennes ou les prises accidentelles au cours des activités

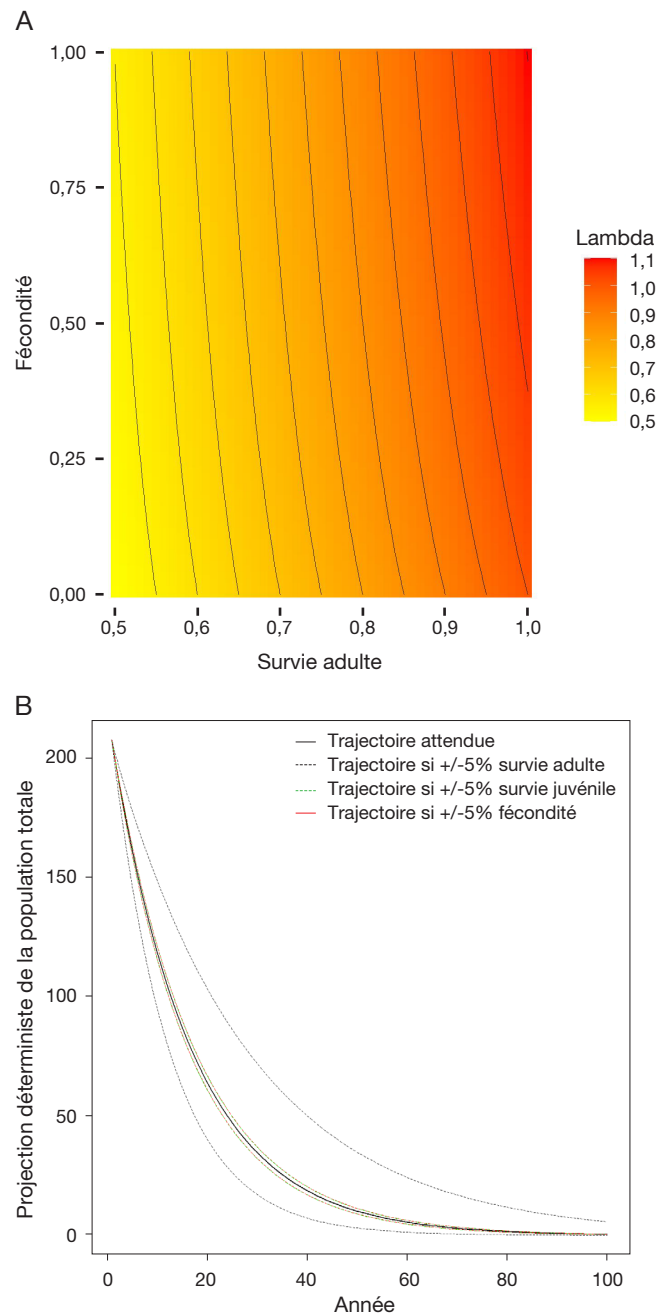


FIG. 2. — **A**, Taux de croissance hypothétique de la population (λ) estimé pour différentes valeurs de fécondité et de survie adulte. Les survies juvénile et immature sont considérées proportionnelles à la survie adulte, les autres paramètres démographiques sont considérés constants. Les isolignes indiquent des taux de croissance allant de 0,55 à 1,1, avec un pas de 0,05; **B**, projections déterministes de la dynamique de population de Puffins de Scopoli *Calonectris diomedea* Scopoli, 1769 de l'archipel du Frioul sur 100 ans. Différentes trajectoires de population ont été simulées en augmentant ou en diminuant de 5 % le taux de survie adulte, le taux de survie juvénile ou le taux de fécondité.

de pêches, il apparaît donc comme prioritaire de favoriser des mesures permettant d'éviter ces mortalités plutôt que de compter sur l'efficacité d'éventuelles mesures compensatoires locales (*sensu* séquence ERC <https://www.ecologie.gouv.fr/eviter-reduire-et-compenser-impacts-sur-lenvironnement>, dernière consultation le 20 juin 2022; Jacob *et al.* 2014).

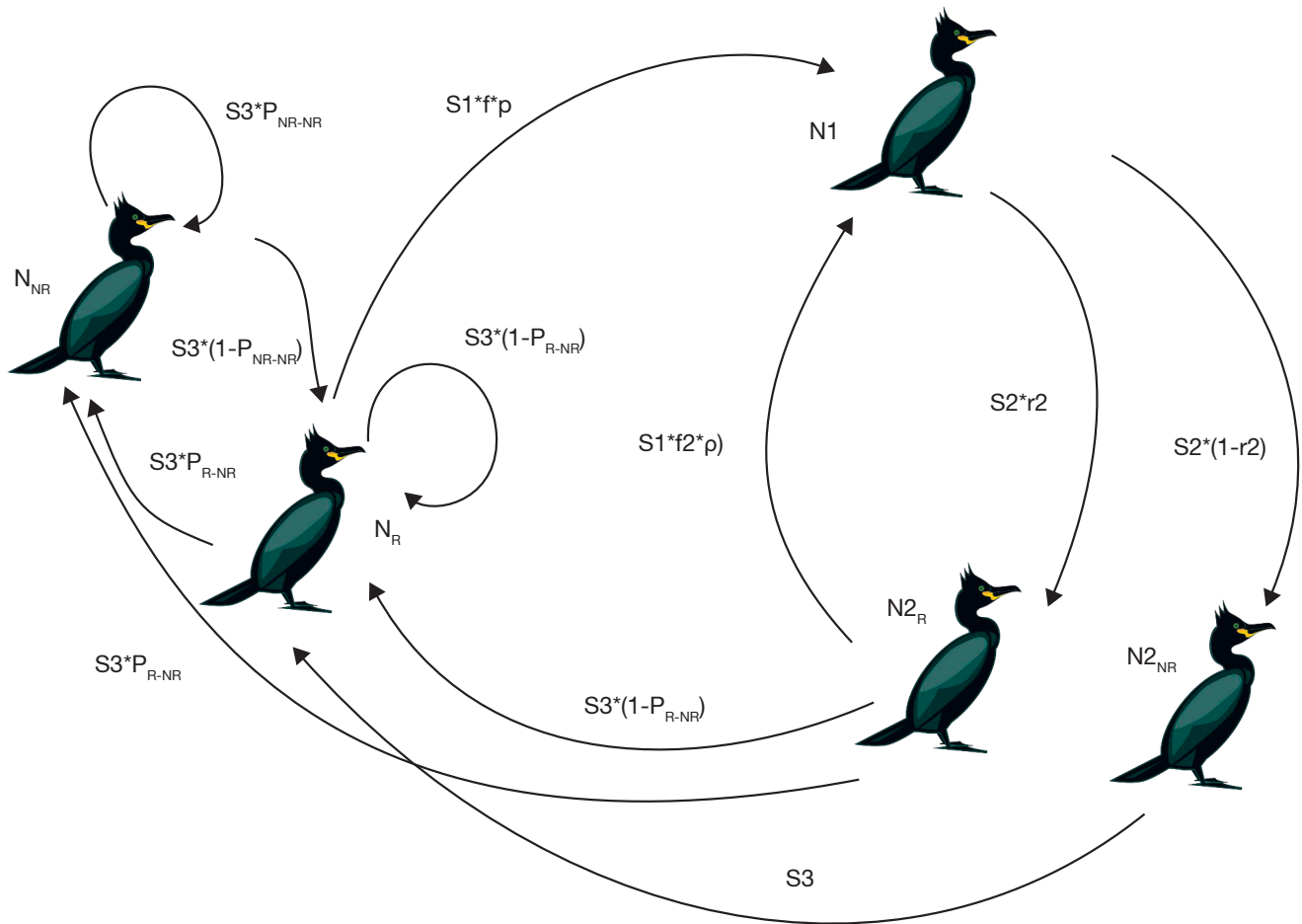


FIG. 3. — Cycle de vie du Cormoran huppé *Gulosus aristotelis* Linnaeus, 1761 (recensement en pré-reproduction) utilisé pour modéliser sa dynamique de population (modifié à partir de Genovart *et al.* 2017). Chaque oiseau correspond à un stade âge-statut reproducteur avec : $N1$, les juvéniles d'un an; $N2NR$, les adultes de deux ans non recrutés; $N2R$, les adultes recrutés pour la première fois à deux ans; NR , les adultes reproducteurs expérimentés ou les adultes recrutés pour la première fois à plus de deux ans; $NR-NR$, les adultes en sabbatique qui se sont déjà reproduit une fois; $PR-NR$, la probabilité d'être non reproducteur après avoir été reproducteur (0,10); $PNR-NR$, la probabilité de rester non reproducteur (0,10); $r2$, la probabilité d'être recruté à deux ans (0,47), le recrutement est de un pour les individus de trois ans; $S1$, la survie juvénile durant la première année (0,44); $S2$, la survie des individus durant leur deuxième année (0,76); $S3$, la survie des adultes des individus de plus de deux ans (0,81); f , la fécondité (succès reproducteur) pour les individus de plus de deux ans (1,00); $f2$, la fécondité (succès reproducteur) pour les individus de deux ans (0,52); p , le sex-ratio (0,50).

En particulier car ces mesures visant l'amélioration de la fécondité s'avéreront très peu efficaces en raison de la stratégie démographique de ces espèces.

Dans le cas des espèces d'Oiseaux marins les moins longévives, la productivité peut être toutefois un élément important de l'accroissement (ou du déclin) des populations sur lesquelles les gestionnaires peuvent agir plus directement. Il faut cependant un impact globalement dix fois plus important sur la fécondité que sur la survie pour obtenir le même effet sur le taux de croissance. Pour une espèce dont la durée de génération est de l'ordre de huit ans, la compensation d'un pourcent de mortalité adulte implique une amélioration de 10 % au minimum des paramètres de fécondité. Il peut être de fait pertinent pour ces espèces de favoriser les conditions environnementales du site de reproduction afin d'améliorer leur succès reproducteur. Il faut cependant que ce succès reproducteur soit faible localement pour espérer pouvoir l'améliorer, et il faut que cette amélioration soit forte pour qu'elle ait un impact notable sur la trajectoire de la popu-

lation visée. Les principales menaces au niveau des sites de reproduction sont souvent liées à la faible disponibilité de sites de nidification, à la prédation des œufs ou des poussins (Rats, Visons d'Amérique, Chats) et aux déplacements humains. L'accroissement des populations peut donc passer par des mesures de réduction locales de ces pressions (contrôle des populations de prédateurs par piégeages chimiques ou mécaniques, diminution de la fréquentation humaine ou ajustement des périodes de fréquentation, amélioration de l'habitat, pose de nids artificiels). Cependant, le succès reproducteur dépend également de la qualité et de la quantité de ressources disponibles lors de l'élevage des jeunes. Les mesures requises pour contrer une éventuelle déplétion de la ressource ne sont généralement pas du ressort du gestionnaire local et nécessitent, là aussi, l'engagement de concertations et de réglementations à plus large échelle. Ainsi les mesures compensatoires d'amélioration du site de reproduction prises localement par les gestionnaires pour compenser des mortalités additionnelles ne garantissent pas à elles seules

l'accroissement ou le maintien des populations d'Oiseaux marins ciblées, en particulier chez les espèces très longévives.

Finalement, toutes ces considérations ne s'appliquent pas seulement aux Oiseaux marins nicheurs de France métropolitaine, mais aussi aux Oiseaux marins d'Outre-Mer qui constituent également des enjeux majeurs de conservation. Par exemple, de gros efforts ont été réalisés pour réduire les prises accidentelles des Pétrels et Albatros dans les Terres australes et antarctiques françaises (TAAF) afin d'améliorer la survie adulte. Le programme LIFE+ Pétrels à la Réunion 2015-2020 essaie d'endiguer l'extinction de deux espèces de Pétrels endémiques en proposant des actions visant à réduire la pollution lumineuse qui désoriente les Oiseaux et affecte directement leur survie.

CONCLUSION

En conclusion, toutes les espèces d'Oiseaux marins nichant en France se situent à l'extrémité lente du gradient lent-rapide de stratégies démographiques. Toutes sont majoritairement sensibles à des altérations de leur survie, bien plus que de leur fécondité. L'amélioration du statut de conservation de ces espèces passe donc, en premier lieu, par une réduction des pressions anthropiques sur la survie adulte *via* des mesures de gestion opérant à de larges échelles spatio-temporelles, puis par l'amélioration de la fécondité *via* des mesures locales des gestionnaires lorsque la survie adulte est bonne et que la productivité est faible. Le potentiel de compensation de sources de mortalité additionnelle sur les adultes *via* des mesures locales sur la reproduction est très limité et ne pourra être efficace que sur quelques espèces et dans le cas d'améliorations drastiques des conditions de reproduction. En conséquence, la conservation des espèces d'Oiseaux marins nicheurs du littoral français requiert de manière urgente la mise en place de mesures régionales, nationales et internationales visant à réduire les pressions sur la survie adulte en mer.

Des organisations internationales de conservation des Oiseaux migrateurs (Convention sur la conservation des espèces migratrices, CMS; Accord sur la conservation des Oiseaux d'eau migrateurs d'Afrique-Eurasie, AEWA) mettent en place des actions concertées afin de garantir la conservation de certaines espèces d'Oiseaux marins. Cependant les efforts sont encore largement insuffisants pour assurer le devenir des populations d'Oiseaux marins nicheurs du littoral français. Il est notamment urgent d'adapter les engins de pêche / palangriers pour réduire les captures accidentelles qui sont un problème majeur avéré le long des côtes espagnoles (Cortés *et al.* 2017). Les résultats du programme OBSMER 2017-2019 confirme bien l'occurrence de captures accidentelles qui dépendent des techniques de pêche et des espèces d'Oiseaux marins (Chabrolle & Toison 2020; Tachoures & Toison 2020). Cependant, les données actuelles ne sont pas suffisantes pour quantifier précisément ce phénomène et la situation Méditerranéenne reste largement méconnue. Un programme d'évaluation d'envergure doit être mené. Les quotas de pêche (taux

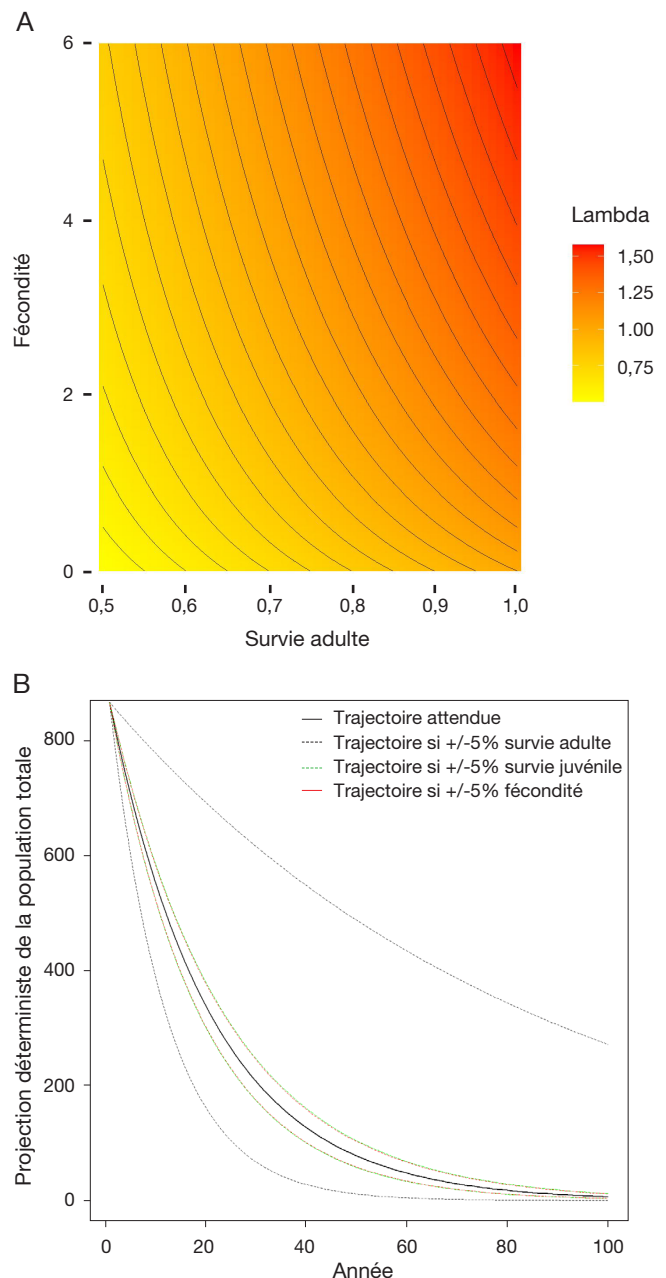


FIG. 4. — **A**, Taux de croissance hypothétique de la population (λ) estimé pour différentes valeurs de fécondité et de survie adulte. Les survies juvénile et immature sont considérées proportionnelles à la survie adulte, les autres paramètres démographiques sont considérés constants. Les isolignes indiquent des taux de croissance allant de 0,55 à 1,55, avec un pas de 0,05 ; **B**, projections déterministes de la dynamique de population de cormoran huppé du Mor Braz sur 100 ans. Différentes trajectoires de population ont été simulées en augmentant ou en diminuant de 5 % le taux de survie adulte, le taux de survie juvénile ou le taux de fécondité.

autorisés de capture, TAC) régis par l'Union européenne afin de limiter la surpêche doivent être uniquement définis sur des bases scientifiques (et non des intérêts commerciaux) et être mieux respectés en Atlantique (Pont & Quentin 2019). La pêche en Méditerranée, qui se distingue par l'absence de quotas de pêche (sauf pour deux espèces), représente un enjeu majeur avec 96 % des stocks qui sont surexploités, y

compris en France (Pont & Quentin 2019). Enfin, le développement éolien offshore flottant est en pleine expansion en Europe et ses effets sur les populations d'Oiseaux marins sont encore largement méconnus. Il est primordial de mettre en place un programme international de suivi des effets cumulés du développement éolien offshore à travers l'Europe pour accompagner au mieux son inévitable déploiement.

Remerciements

Ce travail a été financé par le Centre national de la Recherche scientifique (CNRS). Nous remercions les agents du Parc national des Calanques pour la récolte des données démographiques sur le Puffin de Scopoli, opérée dans le cadre du PP380 d'Alain Mante délivré par le CRBPO. Merci à Bernard Cadiou et à un relecteur anonyme pour leurs précieux conseils améliorant le manuscrit.

RÉFÉRENCES

- BACCETTI N., CAPIZZI D. & SPOSIMO P. 2016. — Rat eradications on Italian islands for the conservation of breeding seabirds, in YÉSOU P., SULTANA J., WALMSLEY J. & AZAFZAF H. (éds), *Conservation of Marine and Coastal Birds in the Mediterranean*. Proceedings of the UNEP-RAC/SPA symposium, 20-22 February 2015, Hammamet: 106-113.
- BARROS Á., ROMERO R., MUNILLA I., PÉREZ C. & VELANDO A. 2016. — Behavioural plasticity in nest-site selection of a colonial seabird in response to an invasive carnivore. *Biological Invasions* 18: 3149-3161. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1205-3>
- BONNAUD E., BERGER G., BOURGEOIS K., LEGRAND J. & VIDAL E. 2012. — Predation by cats could lead to the extinction of the Mediterranean endemic Yelkouan Shearwater *Puffinus yelkouan* at a major breeding site. *Ibis* 154: 566-577. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2012.01228.x>
- BOURGEOIS K., OUNI R., DROMZÉE S., FOURCY D. & ABIADH A. 2013. — Dramatic increase in the Zembretta yelkouan shearwater breeding population following ship rat eradication spurs interest in managing a 1500-year old invasion. *Biological Invasions* 15: 475-482. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0419-x>
- CADIOU B. 2001. — The breeding biology of the European Storm-petrel *Hydrobates pelagicus* in Brittany, France. *Atlantic Seabirds* 3 (4): 149-164.
- CADIOU B. & LEICHER M. 2020. — *Bilan de l'enquête 2019 sur des colonies témoins de cormorans huppés des sous-régions marines Manche – mer du Nord, mers celtiques et golfe de Gascogne*. Rapport technique, Bretagne Vivante, 13 p.
- CADIOU B. & YESOU P. 2006. — Évolution des populations de Goélands bruns, argentés et marins *Larus fuscus*, *L. argentatus*, *L. marinus* dans l'archipel de Molène (Bretagne, France): bilan de 50 ans de suivi des colonies. *Revue d'Écologie, Terre et Vie* 61 (2): 159-173.
- CADIOU B., ABEL J., ANSELME L., BARTH F., BARZIC A., [...] & WILLIAMSON T. 2015. — 5^e recensement des Oiseaux marins nicheurs de France métropolitaine (2009-2012). *Ornithos* 22 (5): 233-257.
- CADIOU B., JACOB Y., PROVOST P., QUÉNOT F. & FÉVRIER Y. 2017. — *Bilan de la saison de reproduction des oiseaux marins en Bretagne en 2016*. Rapport de l'Observatoire régional des oiseaux marins en Bretagne, Brest, 42 p.
- CARBONERAS C. 2015. — *Bird Population Dynamics in the Wintering Season: the case of Mediterranean Gull* *Larus melanocephalus*. PhD thesis, University of Barcelona, 144 p.
- CASWELL H. 2001. — *Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, 722 p.
- CHABROLLE A. & TOISON V. 2020. — *Matrice d'interaction entre Oiseaux marins et activités de pêche*. Rapport technique, OFB, GISOM, 9 p.
- CLAIRBAUX M., MATHEWSON P., PORTER W., FORT J., STRØM H., [...] & GRÉMILLET D. 2021. — North Atlantic winter cyclones starve seabirds. *Current Biology* 31 (17): 3964-3971.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.06.059>
- CORTÉS V., ARCOS J. M. & GONZÁLEZ-SOLÍS J. 2017. — Seabirds and demersal longliners in the northwestern Mediterranean: factors driving their interactions and bycatch rates. *Marine Ecology Progress Series* 565: 1-16. <https://doi.org/10.3354/meps12026>
- COURBIN N., GRÉMILLET D. & BESNARD A. 2018a. — *Étude de la dynamique des populations de Puffins de Scopoli et yelkouans du Parc national des Calanques et du Parc national de Port-Cros*. Rapport scientifique, CEFÉ-CNRS, Montpellier, 107 p. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.28635.87845>
- COURBIN N., BESNARD A., PÉRON C., SARAUX C., FORT J., PERRET S., TORNOS J. & GRÉMILLET D. 2018b. — Short-term prey fidelity constrains individual specialisation in resource selection and foraging site fidelity in a marine predator. *Ecology Letters* 21 (7): 1043-1054. <https://doi.org/10.1111/ele.12970>
- CRAIK C. 1997. — Long-term effects of North American Mink *Mustela vison* on seabirds in western Scotland. *Bird Study* 44 (3): 303-309. <https://doi.org/10.1080/00063659709461065>
- CROXALL J. P., BUTCHART S. H., LASCELLES B. E. N., STATTFIELD A. J., SULLIVAN B. E. N., SYMES A. & TAYLOR P. 2012. — Seabird conservation status, threats and priority actions: a global assessment. *Bird Conservation International* 22: 1-34. <https://doi.org/10.1017/S0959270912000020>
- DIAS M. P., MARINT R., PEARMAIN E. J., BURFIELD I. J., SMALL C., PHILLIPS R. A., YATES O., LASCELLES B., BORBOROGLU P. G. & CROXALL J. P. 2019. — Threats to seabirds: A global assessment. *Biological Conservation* 237: 525-537. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.06.033>
- DOXA A., BESNARD A., BECHET A., PIN C., LEBRETON J.-D. & SADOUL N. 2013. — Inferring dispersal dynamics from local population demographic modelling: the case of the slender-billed gull in France. *Animal Conservation* 16 (6): 684-693. <https://doi.org/10.1111/acv.12048>
- 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* 26 (2): 179-185. <https://doi.org/10.1051/alr/2012041>
- FREDERIKSEN M., LEBRETON J.-D. & BREGNBALLE T. 2001. — The interplay between culling and density-dependence in the great cormorant: a modelling approach. *Journal of Applied Ecology* 38: 617-627. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00620.x>
- FREDERIKSEN M., HARRIS M. P. & WANLESS S. 2005. — Interpopulation variation in demographic parameters: a neglected subject? *Oikos* 111: 209-214. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13746.x>
- FURNESS R. W., WADE H. M. & MASDEN E. A. 2013. — Assessing vulnerability of marine bird populations to offshore wind farms. *Journal of Environmental Management* 119: 56-66. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2013.01.025>
- GAILLARD J.-M., PONTIER D., ALLAINÉ D., LEBRETON J.-D., TROUVILLIEZ J. & CLOBERT J. 1989. — An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos* 56: 59-76. <https://doi.org/10.2307/3556088>
- GAILLARD J.-M., FESTA-BIANCHET M. & YOCOZ N. G. 1998. — Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution* 13 (2): 58-63. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01237-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01237-8)
- GAILLARD J.-M., YOCOZ N. G., LEBRETON J. D., BONENFANT C., DEVILLARD S., LOISON A., PONTIER D. & ALLAINÉ D. 2005. — Generation time: a reliable metric to measure life-history variation

- among mammalian populations. *The American Naturalist* 166: 119-123. <https://doi.org/10.1086/430330>
- GAILLARD J.-M., LEMAÎTRE J.-F., BERGER V., BONENFANT C., DEVILLARD S., DOUHARD M., GAMELON M., PLARD F. & LEBRETON J.-D. 2016. — Life histories, axes of variation, in KLI-MAN R. M. (éd.), *Encyclopedia of Evolutionary Biology*, vol. 2. Academic Press, Oxford: 312-323.
- GALLIEN F. 2019. — *Suivi du Fulmar boréal en période de reproduction sur des colonies témoins des sous-régions marines Manche – mer du Nord et mers celtiques*. Rapport technique, Groupe Ornithologique Normand, Caen, 9 p.
- GENOVART M., DOAK D. F., IGUAL J.-M., SPONZA S., KRALJ J. & ORO D. 2017. — Varying demographic impacts of different fisheries on three Mediterranean seabird species. *Global Change Biology* 23 (8): 3012-3029. <https://doi.org/10.1111/gcb.13670>
- GRAHAM N. A. J., WILSON S. K., CARR P., HOEY A. S., JENNINGS S. & MACNEIL M. A. 2018. — Seabirds enhance coral reef productivity and functioning in the absence of invasive rats. *Nature* 559: 250-253. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0202-3>
- GREEN R. E., LANGSTON R. H. W., MCCLUSKIE A., SUTHERLAND R. & WILSON J. D. 2016. — Lack of sound science in assessing wind farm impacts on seabirds. *Journal of Applied Ecology* 53 (6): 1635-1641. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12731>
- GRÉMILLET D., PICHEGRU L., SORAT F. & GEORGES J.-Y. 2006. — Conservation implications of the apparent mismatch between population dynamics and foraging effort in French northern gannets from the English Channel. *Marine Ecology Progress Series* 319: 15-25. <https://doi.org/10.3354/MEPS319015>
- GRÉMILLET D., PÉRON C., PROVOST P. & LESCROËL A. 2015. — Adult and juvenile European seabirds at risk from marine plundering off West Africa. *Biological Conservation* 182: 143-147. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.12.001>
- GRÉMILLET D., PONCHON A., PALECZNY M., PALOMARES M.-L. D., KARPOUZI V. & PAULY D. 2018. — Persisting worldwide seabird-fishery competition despite seabird community decline. *Current Biology* 28 (24): 4009-4013. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.10.051>
- GRÉMILLET D., PÉRON C., LESCROËL A., FORT J., PATRICK S. C., BESNARD A. & PROVOST P. 2020. — No way home: collapse in northern gannet survival rates point to critical marine ecosystem perturbation. *Marine Biology* 167: 189. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-03801-y>
- HENNAUX V., BREGNBALLE T. & LEBRETON J.-D. 2007. — Dispersal and recruitment during population growth in a colonial bird, the great cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Journal of Avian Biology* 38: 44-57. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0908-8857.03712.x>
- HORSWILL C. & ROBINSON R. A. 2015. — *Review of Seabird Demographic Rates and Density Dependence*. Joint Nature Conservation Committee (coll. Technical Report 552), Peterborough, 126 p.
- ISENMANN P., SADOUL N., WALMSLEY J. & YÉSOU P. 2004. — Mouette mélanocéphale *Larus melanocephalus*, in CADIOU B., PONS J.-M. & YÉSOU P. (éds), *Oiseaux marins nicheurs de France métropolitaine: 1960-2000*. Biotope Editions, Mèze: 92-96.
- JACOB Y. (coord.) 2021. — *Sternes nicheuses 2020 du littoral Manche-Atlantique*. Rapport de l'Observatoire Oiseaux marins et côtiers de l'Office français de la biodiversité et de l'Observatoire régional de l'Avifaune de Bretagne, Brest, 63 p.
- JACOB Y. & CAPOULADE M. 2010. — Prédation, compétition spatiale et dérangement interspécifique en baie de Morlaix, in CAPOULADE M., QUEMMERAI-AMICE G. & CADIOU B. (éds), Actes du séminaire du LIFE « Conservation de la sterne de Dougall en Bretagne ». *Penn ar Bed* 208: 13-18.
- JACOB C., QUÉTIER F., ARONSON J., PIOCH S. & LEVREL H. 2014. — Vers une politique française de compensation des impacts sur la biodiversité plus efficace: défis et perspectives. *Vertigo* 14: 15385. <https://doi.org/10.4000/vertigo.15385>
- JOINT NATURE CONSERVATION COMMITTEE 2022. — <https://jncc.gov.uk>, dernière consultation le 20 juin 2022.
- JENOUVRIER S., DESPREZ M., FAY R., BARBRAUD C., WEIMER-SKIRCH H., DELORD K. & CASWELL H. 2018. — Climate change and functional traits affect population dynamics of a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology* 87 (4): 906-920. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12827>
- KERBIRIOU C., LE VIOL I., BONNET X. & ROBERT A. 2012. — Dynamics of a northern fulmar (*Fulmarus glacialis*) population at the southern limit of its range in Europe. *Population Ecology* 54 (2): 29-304. <https://doi.org/10.1007/s10144-012-0306-9>
- LAVERS J. L. 2007. — *Cumulative Mortality and Population Parameters for a Vulnerable Seabird, the Razorbill Alca torda, in Atlantic Canada*. PhD thesis, Memorial University of Newfoundland, St. John's, 218 p.
- LAVERS J. L. & JONES I. L. 2007. — Impacts of intraspecific kleptoparasitism and diet shifts on razorbill *Alca torda* productivity at the Gannet Islands, Labrador. *Marine Ornithology* 35: 1-7.
- LE BOT T., LESCROËL A., FORT J., PÉRON C., GIMENEZ O., PROVOST P. & GRÉMILLET D. 2019. — Fishery discards do not compensate natural prey shortage in Northern gannets from the English Channel. *Biological Conservation* 236: 375-384. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.05.040>
- LEBRETON J.-D. & CLOBERT J. 1991. — Bird population dynamics, management, and conservation: the role of mathematical modeling, in PERRINS C. M., LEBRETON J.-D. & HIRONS G. J. M. (éds), *Bird Population Studies: their Relevance to Conservation and Management*. Oxford University Press, Oxford: 105-125.
- LEDWON M., BETLEJA J., STAWARCZYK T. & NEUBAUER G. 2014. — The whiskered tern *Chlidonias hybrida* expansion in Poland: the role of immigration. *Journal of Ornithology* 155: 459-470. <https://doi.org/10.1007/s10336-013-1027-3>
- LEGROUX N. & PISCHIUTTA R. 2018. — *Recensement des Oiseaux échoués sur le littoral Nord – Pas-de-Calais*. Rapport technique, GON, Lille, 17p.
- LINARD J.-C. & MONNAT J.-Y. 1990. — *Fonctionnement d'une population de goélands marins. Relations avec les populations de goélands argentés et bruns*. Rapport SEPNEB / SRÉTIE / MER, Brest, 106 p.
- MATOVIĆ N., CADIOU B., ORO D. & SANZ-AGUILAR A. 2017. — Disentangling the effects of predation and oceanographic fluctuations in the mortality of two allopatric seabird populations. *Population Ecology* 59 (3): 225-238. <https://doi.org/10.1007/s10144-017-0590-5>
- MILES W. T. S., MAVOR R., RIDDIFORD N. J., HARVEY P. V., RIDDINGTON R., SHAW D. N., PARNABY D. & REID J. M. 2015. — Decline in an Atlantic Puffin population: evaluation of magnitude and mechanisms. *PLoS ONE* 10: e0131527. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0131527>
- MILLER J. A. O., FURNESS R. W., TRINDER M. & MATTHIOPOULOS J. 2019. — The sensitivity of seabird populations to density-dependence, environmental stochasticity and anthropogenic mortality. *Journal of Applied Ecology* 56 (9): 2118-2130. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13448>
- NAGER R. G. & O'HANLON N. J. 2016. — Changing numbers of three gull species in the British Isles. *Waterbirds* 39 (sp1): 15-28. <https://doi.org/10.1675/063.039.sp108>
- NAUGLE D. E. 2004. — *Black Tern (Chlidonias niger surinamensis): a Technical Conservation Assessment*. Technical report, USDA Forest Service, Rocky Mountain Region, University of Montana, Missoula, 42 p.
- NIEL C. & LEBRETON J.-D. 2005. — Using demographic invariants to detect overharvested bird populations from incomplete data. *Conservation Biology* 19 (3): 826-835. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00310.x>
- OLI M. K. 2004. — The fast-slow continuum and mammalian life-history patterns: an empirical evaluation. *Basic and Applied Ecology* 5 (5): 449-463. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2004.06.002>
- OLI M. K. & DOBSON F. S. 2003. — The relative importance of life-history variables to population growth rate in mammals:

- Cole's prediction revisited. *American Naturalist* 161 (3): 422-440. <https://doi.org/10.1086/367591>
- PÉRON G., CROCHET P.-A., DOHERTY P. F. & LEBRETON J.-D. 2010. — Studying dispersal at the landscape scale: efficient combination of population surveys and capture-recapture data. *Ecology* 91 (11): 3365-3375. <https://doi.org/10.1890/09-1525.1>
- PETIT L. 2015. — *Oiseaux marins: des indicateurs de la qualité du milieu, projet PANACHE*. Rapport technique, AAMP, Le Havre, 35 p.
- PONS J.-M. & MIGOT P. 1995. — Life history strategy of the Herring Gull: variations of the survival and the fecundity parameters of a population under different feeding conditions. *Journal of Animal Ecology* 64: 592-599. <https://doi.org/10.2307/5802>
- PONT J.-P. & QUENTIN D. 2019. — *Rapport d'information sur une pêche durable pour l'Union européenne*. Assemblée Nationale (coll. Rapports; 2175), Commission des affaires européennes, Paris, 123 p.
- PROMISLOW D. E. L. & HARVEY P. H. 1990. — Living fast and dying young: a comparative analysis of life-history variation among mammals. *Journal of Zoology* 220 (3): 417-437. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1990.tb04316.x>
- QUAINTENNE G., BÉCHET A., BENMERGUI M., BERGÈRE H., BOUTTEAUX J., [...] & VISSYRIAS N. 2022. — Les Oiseaux nicheurs rares et menacés en France en 2020. *Ornithos* 29: 73-111.
- RATCLIFFE N., NEWTON S., MORRISON P., MERNE O., CADWALLENDER T. & FREDERIKSEN M. 2008. — Adult survival and breeding dispersal of roseate terns within the Northwest European metapopulation. *Waterbirds* 31 (3): 320-329. <https://doi.org/10.1675/1524-4695-31.3.320>
- ROBINSON R. A. 2010. — Estimating age-specific survival rates from historical ringing data. *Ibis* 152 (3): 651-653. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2010.01032.x>
- SAETHER B. E. & BAKKE F. 2000. — Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81 (3): 642-653. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0642:ALHVAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0642:ALHVAC]2.0.CO;2)
- SANZ-AGUILAR A., MASSA B., LO VALVO F., ORO D., MINGUEZ E. & TAVECCHIA G. 2009. — Contrasting age-specific recruitment and survival at different spatial scales: a case study with the European storm petrel. *Ecography* 32 (4): 637-646. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05596.x>
- SCHREIBER E. A. & BURGER J. (éds). 2002. — *Biology of Marine Birds*. CRC Press, Boca Raton, 722 p.
- SKORKA P., WOJCIK J. D. & MARTYKA R. 2005. — Colonization and population growth of Yellow-legged Gull *Larus cachinnans* in southeastern Poland: causes and influence on native species. *Ibis* 147 (3): 471-482. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2005.00415.x>
- STEARNS S. C. 1983. — The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in mammals. *Oikos* 41 (2): 173-187. <https://doi.org/10.2307/3544261>
- SZOSTEK K. L. & BECKER P. H. 2012. — Terns in trouble: demographic consequences of low breeding success and recruitment on a common tern population in the German Wadden Sea. *Journal of Ornithology* 153: 313-326. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0745-7>
- TACHOIRES S. & TOISON V. 2020. — *Informations sur les captures accidentelles d'Oiseaux marins dans les eaux françaises métropolitaines par les navires français*. Rapport technique, OFB, Brest, 44p.
- TAVECCHIA G., BACCETTI N. & SERRA L. 2006. — Modelling survival and movement probability of Little Tern *Sterna albifrons* at a postbreeding moulting site: the effect of the colony of origin, in BOERE G. C., GALBRAITH C. A. & STROUD D. A. (éds), *Waterbirds Around the World*. The Stationery Oce, Edinburgh, 560-561.

Soumis le 6 avril 2022;
 accepté le 28 juin 2022;
 publié le 19 octobre 2022.