

**SOCIÉTÉ POUR  
L'ÉTUDE ET LA  
PROTECTION  
DE LA NATURE  
EN BRETAGNE**

# **TRAVAUX DES RÉSERVES**



**tome VIII.1991**



*Bibliothèque S.E.P.N.B.*

Société pour l'étude  
et la protection  
de la nature en Bretagne

186 rue Anatole France  
B.P. 32  
29276 BREST CEDEX



Service de la recherche, des études  
et du traitement de l'information  
sur l'environnement

14 bd du Général Leclerc  
92254 NEUILLY SUR SEINE CEDEX

**Fonctionnement d'une population  
de goélands marins. Relations  
avec les populations de goélands  
argentés et bruns**

Rédaction : Jean Claude Linard et Jean Yves Monnat

Subvention : SRETIE/MERE/88056. Opération : n° 237 01 88 40039  
(décembre 1990)

Bibliothèque S.E.P.N.B.

## Sommaire

<b>Avant-propos</b>	1
<b>Introduction</b>	3
Cadre de l'étude	3
Le goéland marin : distribution, histoire	7
Biométrie	9
<b>Biologie de reproduction</b>	13
Méthodes	13
Résultats	14
<i>Dates d'arrivée</i>	14
<i>Du cantonnement à la ponte</i>	15
<i>Dates de ponte</i>	16
<i>Volume de ponte</i>	20
<i>Incubation</i>	23
<i>Succès de reproduction</i>	26
<i>Pontes de remplacement</i>	30
Conclusion	30
<b>Démographie</b>	37
Cinétique des populations	38
Paramètres démographiques	44
<i>Survies</i>	44
Méthodes	45
Résultats	47

<i>Fécondité</i>	51
Proportion de reproducteurs	51
Productions	54
<i>Echanges</i>	57
<i>Conclusion</i>	58
<b>Fonctionnement de la population</b>	60
<i>Résultats</i>	61
Choix des paramètres	61
Simulations	65
Analyse de sensibilité	67
<i>Conclusion</i>	68
<b>Relations interspécifiques</b>	71
Cinétiques comparées	71
<i>Evolution des effectifs</i>	71
<i>Densité des goélands marins</i>	76
<i>Distribution des trois espèces</i>	79
Evolution dans un carré témoin	83
<i>Evolution des effectifs</i>	83
<i>Succès de reproduction</i>	86
Conclusion	88
<b>Conclusion générale</b>	95
<b>Bibliographie</b>	101
<b>Remerciements</b>	105

## Avant-propos

Depuis quelques décennies, mais depuis une vingtaine d'années surtout, trois des plus grands laridés européens posent des problèmes d'ampleur et de difficulté croissantes aux gestionnaires de la nature. Ils appartiennent au groupe que les systématiciens nomment les "grands goélands à tête blanche" : ce sont les goélands argenté, brun et marin, tous trois reproducteurs sur le littoral atlantique français. L'origine commune des problèmes posés est la forte expansion démographique qu'ils ont connue depuis le début de ce siècle, amenant peu à peu leurs populations reproductrices françaises à des niveaux de plusieurs milliers à plusieurs dizaines de milliers de couples selon les espèces. Quant aux problèmes eux-mêmes, ils sont de deux ordres au moins, concernant d'une part des interférences avec diverses activités humaines, d'autre part des interactions avec d'autres espèces animales ainsi qu'avec les milieux. Localement, les problèmes ont même pu atteindre le niveau des nuisances, incitant protecteurs de la nature et administrations à mettre en oeuvre des programmes d'étude, voire à intervenir en termes de régulation.

A vrai dire, jusqu'à présent, seul le goéland argenté était réellement concerné. Ses effectifs très supérieurs à ceux des deux autres et le caractère particulièrement marqué de ses interférences avec les activités humaines en sont la cause, et il faut évidemment voir là la raison de son classement parmi les rares espèces d'oiseaux figurant à l'article 2 de l'arrêté du 17 avril 1981.

Pour être nettement moins spectaculaires, les perturbations écologiques induites par l'expansion démographique et géographique des deux autres espèces n'en sont pas moins réelles. A titre d'exemple, on peut citer l'épineux dilemme auquel sont confrontés les gestionnaires de la réserve de Koh Kastell à Belle-Ile devant la déstructuration de formations végétales rares par le développement d'une énorme colonie de goélands bruns. Quant au goéland marin, acteur principal de ce travail, on aurait pu penser que sa relative rareté le mettait pour longtemps à l'abri de ce genre de préoccupations. Il n'en est rien : une expansion ne manifestant pour l'instant aucun indice d'essoufflement, la constitution de fortes colonies monospécifiques et la manifestation de moeurs prédatrices particulièrement efficaces constituent aujourd'hui autant d'éléments générateurs de perturbations, y compris vis-à-vis des populations des autres espèces de goélands.

Il devenait donc urgent d'acquérir, pour cette espèce conquérante et dominante, les premiers éléments biologiques et démographiques nécessaires à la compréhension d'abord du fonctionnement de ses populations, ensuite de ses interactions

avec son environnement. Enfin, de nombreux éléments concourent à justifier le choix de Banneg comme site d'une telle étude :

\* sa qualité d'espace protégé (réserve SEPNE, espace acquis au titre de la redevance espaces verts par le Conseil général du Finistère, zone d'influence du Parc naturel régional d'Armorique, zone centrale de la réserve *Man and Biosphere* de l'Iroise) ;

\* l'intérêt exceptionnel du patrimoine naturel de ces îlots (une étude récente commandée par la DRAE-Bretagne (Cuillandre, 1988) place Banneg parmi les îlots d'intérêt national, en seconde place derrière Riouzig/Sept-Iles) ;

\* la relative régularité des suivis naturalistes et scientifiques depuis une à trois décennies selon les domaines ;

\* le développement sur ce petit archipel d'une des toutes premières grandes colonies de goélands marins des côtes atlantiques françaises, entrant progressivement en compétition avec de fortes populations de goélands argentés et bruns préexistantes.

# INTRODUCTION

## (1) Cadre de l'étude

L'archipel de Banneg (48°26'N-05°01W), sous-ensemble de l'archipel de Molène, est situé au nord-ouest de celui-ci et séparé de l'île d'Ouessant par le passage du Fromveur (figure 1.1). Il est constitué d'une île principale, Banneg (à laquelle il sera fait référence dans ce travail sous le nom de Banneg s.s.), reliée au sud à deux îlots, Enez Kreiz et Roc'h Hir, séparés à haute mer.

Longue de 800 mètres et large de 200 mètres au plus, l'île principale est sensiblement orientée selon un axe nord-sud. C'est une île plate ne dépassant pas 16 mètres d'altitude, hérissée de plusieurs gros affleurements rocheux qui lui ont valu son nom breton : "Enez Banneg" pourrait être traduit par "l'île aux éminences". En dépit de ses faibles dimensions, ses côtes présentent des aspects variés : petites falaises au nord et à l'ouest, cordons de galets et plages à l'est et au sud. En plusieurs endroits, le sommet de l'île est parsemé de blocs granitiques, certains énormes, projetés là par la violence exceptionnelle de l'hydrodynamisme, à partir de la côte ouest directement exposée aux tempêtes dominantes. Pratiquement tous les hivers, les fortes houles de secteur ouest balayaient l'isthme central de part en part, ce qui se traduit par une érosion intense de cette zone. Les deux îlots annexes, Enez Kreiz et Roc'h Hir, sont *grosso modo* des modèles réduits de l'île principale, diversité géomorphologique en moins.

La notoriété de Banneg dans le domaine naturaliste date de la fin du 19<sup>e</sup> siècle. Elle est essentiellement liée à la richesse en oiseaux de mer reproducteurs, et notamment aux petites colonies de puffins des anglais, de macareux moines et de sternes de Dougall découvertes par Louis Bureau en 1880 et revues par Magaud d'Aubusson en 1914 (Monnat, 1968). A l'époque, le développement de ces colonies était probablement entravé par la présence régulière sur l'île de goémoniers qui, habitant l'île tout au long du printemps et de l'été, prélevaient oeufs et oiseaux pour leur alimentation. De ces temps datent les nombreux fours à soude et autres structures qui jalonnent la surface de l'île.

Mais c'est au Dr Camille Ferry que revient le mérite d'avoir "redécouvert" l'intérêt biologique de l'archipel de Molène - et de Banneg en particulier - puis de l'avoir fait connaître au monde des naturalistes et des protecteurs en 1955-1956. A cette époque, les goémoniers ont déserté Banneg depuis sept ans, sans doute en raison du fait qu'elle est la plus inaccessible et la plus inhospitalière des îles de l'archipel. Les colonies d'oiseaux se sont singulièrement développées, à la fois en nombre et en richesse spécifique, depuis les cris d'alarme de Bureau et de Magaud d'Aubusson quarante ans plus tôt (tableau 1.1).



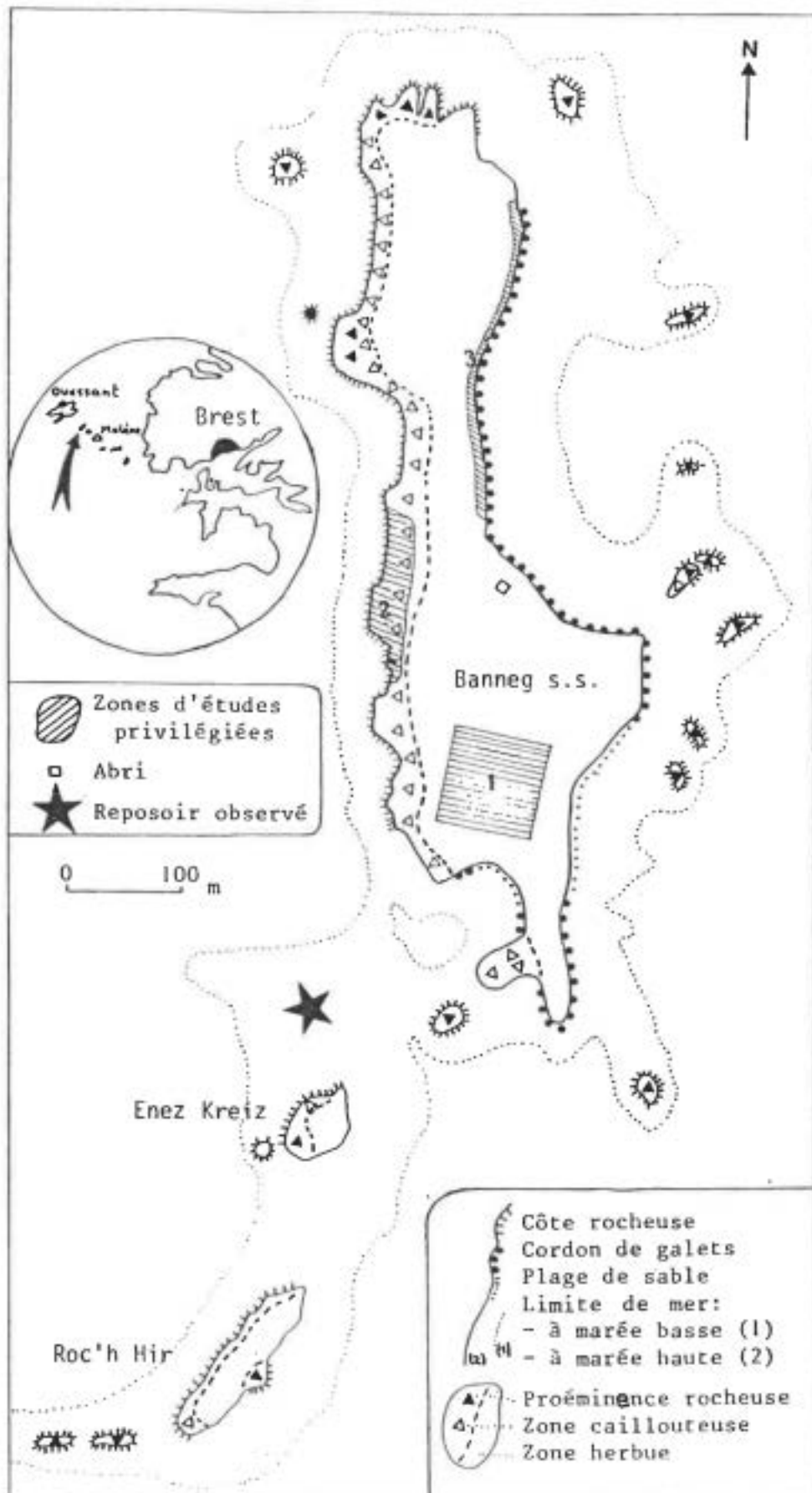


Figure 1.1 :  
Présentation de l'archipel de Banneg.  
(d'après Migot, 1987)

Tableau 1.1. Les oiseaux marins nicheurs de Banneg en 1955  
(Ferry, 1956)

ESPECES	COUPLES
PUFFIN DES ANGLAIS	+
PETREL TEMPETE	+
HUITRIER PIE	10
GRAND GRAVELOT	6
GOELAND MARIN	1
GOELAND BRUN	30
GOELAND ARGENTE	30
STERNE PIERREGARIN	200
STERNE ARCTIQUE	+
STERNE DE DOUGALL	100
MACAREUX	100

A partir de cette date, les articles de Ferry vont susciter une véritable vogue pour l'archipel de Molène, à tel point que certains îlots seront visités jusqu'à cinq fois au cours de la même saison, par des ornithologues différents ! Il s'agit fort heureusement de personnes sensibles aux idées de protection de la nature qui émergent à la même époque en France. La SEPNB, créée trois ans après le premier article de Ferry, tentera d'ailleurs immédiatement de donner un statut de protection à divers îlots de l'archipel, au coeur desquels figure évidemment Banneg. En 1973, trois grands îlots dont Banneg sont acquis par le département du Finistère qui en confie la gestion à la SEPNB à partir de 1976. Ce statut change en 1982, avec la signature d'une convention de gestion tripartite (département/SEPNB/FDC du Finistère).

Depuis le milieu des années 1960, l'île fait l'objet de recensements réguliers de ses populations d'oiseaux marins nicheurs, les visites devenant annuelles au moins depuis le milieu des années 1970. A partir de ce moment, Banneg est le siège de plusieurs études scientifiques de longue haleine consacrées à plusieurs espèces d'oiseaux de mer (goélands, pétrel tempête, puffin des anglais) ainsi qu'à la végétation et à son évolution.

Ce dernier développement traduit un souci majeur des scientifiques et du gestionnaire de comprendre le fonctionnement du milieu dans tous ses compartiments essentiels. Il reflète dans le même temps une inquiétude croissante devant les transformations, parfois spectaculaires, subies par le manteau végétal des îlots depuis quelques années. Plusieurs causes concourent sans doute à ces évolutions, mais l'influence des diverses populations animales (lapins, goélands...) dans ce domaine est très probablement déterminante.

Selon Bioret & al. (1987), la quasi-totalité de Banneg est couverte de pelouses aérohalines, avec trois variantes dépendant

du substrat (pelouses sur dalles granitiques, sur substrat sableux et sur rankers littoraux). Du fait d'une fréquentation déjà ancienne par les différentes zoopopulations, des groupements de référence ont été décrits en 1985 qui ne correspondent pas exactement aux peuplements originels. A partir de là il est toutefois possible de montrer qu'un gradient croissant de fréquentation animale conduit à un gradient croissant de dénaturation des peuplements de référence, passant par des groupements de superposition, puis par des peuplements de substitution pouvant mener, dans les cas les plus graves, vers une disparition totale du tapis végétal, voire une mise à nu de la roche mère.

## (2) Le goéland marin : distribution, histoire

Le goéland marin, plus grand représentant de la famille des Laridae, habite les rivages de l'Atlantique Nord, de part et d'autre de l'océan. Sur la rive eurasiatique, on le trouve de la péninsule de Kola à la Bretagne, Spitzberg et Islande inclus ; sur la rive américaine, il vit entre le 70<sup>e</sup> et le 35<sup>e</sup> parallèles, du Groënland à la Caroline du Nord.

En 1986, l'estimation de sa population mondiale était comprise entre 160 000 et 300 000 couples, dont plus de 80% sur la rive est de l'Atlantique (Evans 1986). La population française, tout à fait marginale en termes de répartition et d'effectifs, représente probablement moins de 1% de ce total (de 0.7 à 1.3%) avec un peu plus de 2000 couples en 1988.

Au cours des deux derniers siècles, l'espèce a connu de très profondes modifications de son statut numérique et géographique, tant sur la rive européenne que du côté américain de l'Atlantique Nord. Il semble que le 19<sup>e</sup> siècle ait été marqué par un déclin général accompagné d'une rétraction de l'aire de répartition vers ses bastions les plus septentrionaux. A cette époque, il a été exterminé aux Etats Unis (Buckley & Buckley 1982) et en Nouvelle Angleterre (Drury 1973). Les colonies anglaises et galloises sont au bord de l'extinction dans les années 1880-1890, les effectifs étant alors évalués à moins de 20 couples (Harrisson & Hurrell 1933).

Il n'est pas impossible dans ce cas que l'absence du goéland marin des côtes françaises avant le premier quart du 20<sup>e</sup> siècle soit le résultat d'un tel déclin. Cela expliquerait la curieuse affirmation de Degland & Gerbe (1867) : *"Il se reproduit en France, dans les départements de la Manche et des Hautes-Pyrénées, à Aurigny et sur les rochers du Cap Saint-Martin, entre Biarritz et la Chambre d'Amour"*. D'ailleurs, sa reproduction est plus ou moins régulièrement signalée sur plusieurs îles anglo-normandes dans les deux dernières décennies du 19<sup>e</sup> siècle (Dobson 1952).

Quoi qu'il en soit, des indices d'augmentation numérique sont enregistrés dès le début du 20<sup>e</sup> siècle de part et d'autre de l'Atlantique. A partir des années 1920, l'accroissement numérique se manifeste en outre par la recolonisation de régions méridionales antérieurement occupées. C'est de cette époque que datent donc les premières preuves de nidification de l'espèce en France, avec la découverte de pontes aux Sept Iles (Lebeurier 1925) puis à Camaret (Tristan 1927). Depuis lors l'espèce ne cessera d'augmenter ses effectifs et de s'étendre sur le littoral atlantique français pour atteindre aujourd'hui un total de 2300 couples environ, dont 80% en Bretagne. Le taux moyen d'accroissement annuel des populations bretonnes calculé sur

l'ensemble de la période est compris entre 11 et 12%, sans qu'il soit réellement possible de dégager dans cette évolution de phases nettement marquées, au moins jusqu'au recensement de 1978 (Henry & Monnat 1981).

**Tableau 2.1. Evolution des effectifs bretons de 1926 à 1988**

(modifié d'après Henry & Monnat, 1981)

ANNEE	EFFECTIF (COUPLES)	TAUX D'ACCROISSEMENT
1926	2-3	
1955	30-40	8-11%
1966	140	12-15%
1970	260	19%
1978	801	15%
1988	1824	9%

Alors que jusqu'aux années 1960, le goéland marin était considéré comme une espèce à reproduction plutôt solitaire, une des tendances les plus frappantes de l'évolution récente est un développement considérable de la reproduction coloniale (tableau 2.2). Le phénomène s'est encore accentué ces dernières années, près des deux tiers des goélands marins français étant désormais établis dans des colonies de plus de 20 couples, et le record appartenant toujours à l'île Keller, au nord d'Ouessant, avec plus de 320 couples en 1987.

**Tableau 2.2. Evolution de la reproduction coloniale du goéland marin en Bretagne au cours des trois derniers recensements généraux**

(1) = nombre de colonies de plus de 20 couples ; (2) = effectifs concernés ; (3) = effectif total de la Bretagne ;  
(4) = % d'oiseaux en colonies de plus de 20 couples

ANNEE	(1)	(2)	(3)	(4)
1970	1	30	260	11.5%
1978	8	437	801	54.5%
1988	20	1175	1824	64.4%

### (3) Biométrie

Situées à l'extrême sud de l'aire de répartition de l'espèce, les populations bretonnes de goélands marins présentent-elles des différences par rapport à celles déjà étudiées ailleurs ? Des études menées sur les goélands brun et argenté européens ont mis en évidence d'importantes variations morphologiques s'organisant selon des clines orientés du nord-est au sud-ouest : chez ces deux espèces, ce sont les oiseaux bretons, vivant également aux marges méridionales des aires de répartition, dont les dimensions sont le plus faibles (voir notamment Migot 1987 pour le goéland argenté). Ces variations ont d'ailleurs justifié la distinction de plusieurs sous-espèces plus ou moins tranchées.

La littérature ne fournit aucune donnée statistique sur les goélands marins des côtes françaises. Diverses mesures ont donc été prises tout au long de cette étude, d'abord destinées à une discrimination du sexe, mais qui peuvent être comparées à celles disponibles pour d'autres régions de l'Atlantique. Dans le cas présent, le sexe a été déterminé sur des bases comportementales, et non par dissection comme pour les oiseaux du Pays de Galles et de Scandinavie. Ne seront présentées ici (tableau 3.1, figures 3.1 à 3.4) que les mesures communes à la plupart des études utilisées : poids, longueur de l'aile pliée, longueur du bec depuis les plumes et longueur du tarso-métatarse.

Aucune des mensurations présentées ici ne diffère significativement d'une région à l'autre. Par ailleurs, des données partielles concernant le poids et la longueur du bec des oiseaux américains (Butler & Butler, 1983) s'inscrivent dans les limites de variation du tableau 3.1. Ces résultats confirment et élargissent les conclusions de Barth (1967) à propos des goélands marins scandinaves : "*L'impression générale sur cette espèce est qu'il n'existe aucune variation géographique marquée*". *Larus marinus* est d'ailleurs généralement considérée comme une espèce monotypique (Cramp & Simmons, 1983).

Si les populations françaises de goélands marins montrent une quelconque originalité génétique, cela n'est donc pas perceptible au plan morphologique.

Tableau 3.1. Biométrie des goélands marins d'Europe

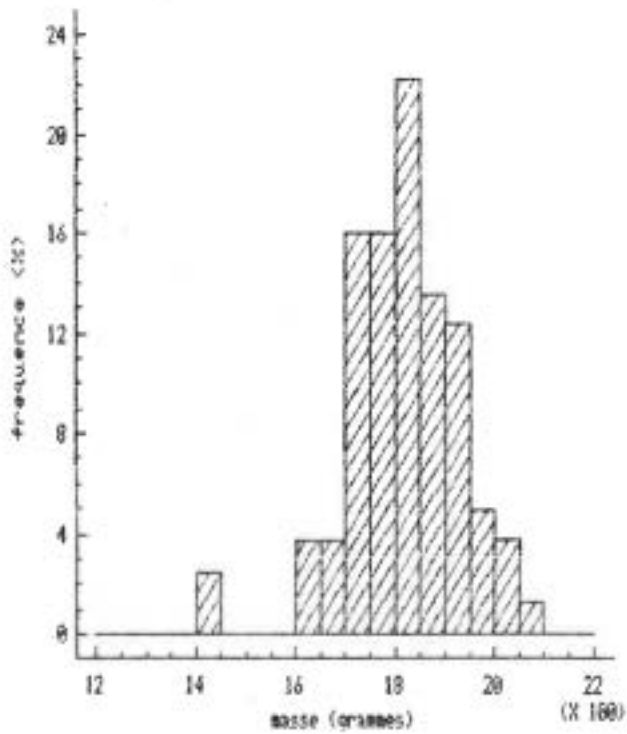
1 = Mosmansk ouest (Belopolskii, 1957) ; 2 = Norvège (Barth, 1967) ;

3 = Pembrokeshire (Harris, 1964) ; 4 = Danneberg (ce travail).

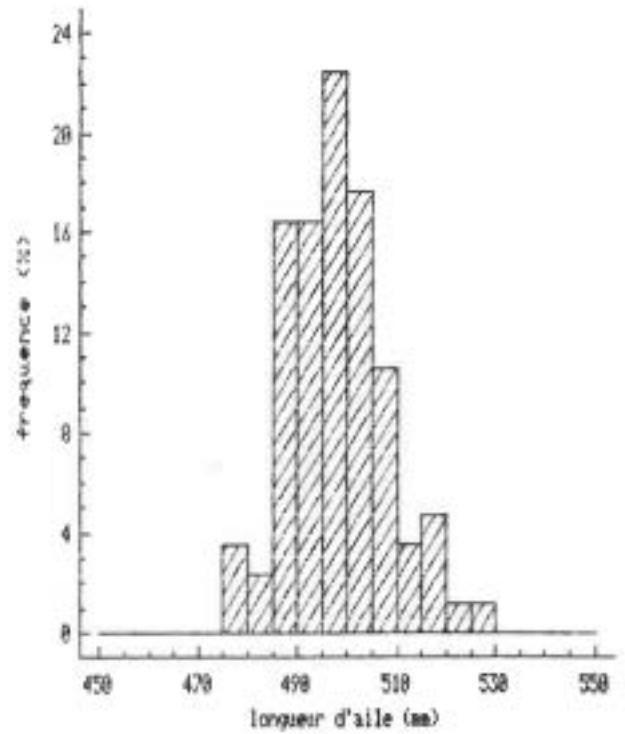
	MALES			FEMELLES		
<b>aile pliée (mm)</b>						
	N	M	$\sigma$	N	M	$\sigma$
1	227	512.3	15.7	258	488.2	17.2
2	36	499.0	9.5	42	474.0	8.4
3	95	499.0	9.2	108	477.6	8.8
4	85	499.0	10.6	113	473.3	7.9
<b>longueur du bec (mm)</b>						
	N	M	$\sigma$	N	M	$\sigma$
2	36	65.5	2.6	42	59.8	2.0
3	10	68.4	1.7	10	61.5	2.7
4	89	67.9	2.5	115	61.9	1.9
<b>longueur du tarse (mm)</b>						
	N	M	$\sigma$	N	M	$\sigma$
2	36	80.2	2.4	42	73.5	1.7
3	100	78.0	2.7	111	73.0	2.6
4	18	81.1	2.6	17	75.9	2.0
<b>masse corporelle (g)</b>						
	N	M	$\sigma$	N	M	$\sigma$
1	116	1829		93	1488	
2	36	1806	158.0	42	1407	105.0
3	106	1713	156.8	130	1486	142.7
4	81	1823	116.3	108	1484	84.7



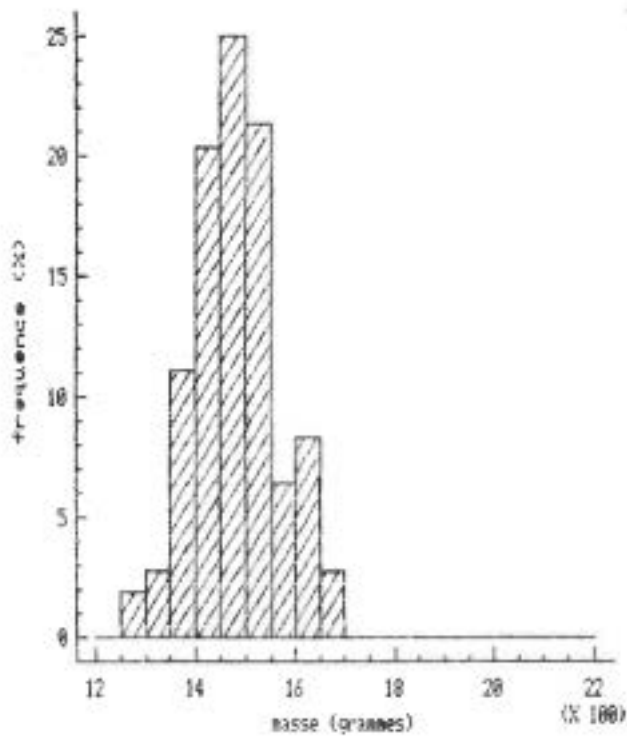
MASSE DES ADULTES (MALES)



LONGUEUR D'AILLE DES MALES



MASSE DES ADULTES (FEMELLES)



LONGUEUR D'AILES DES FEMELLES

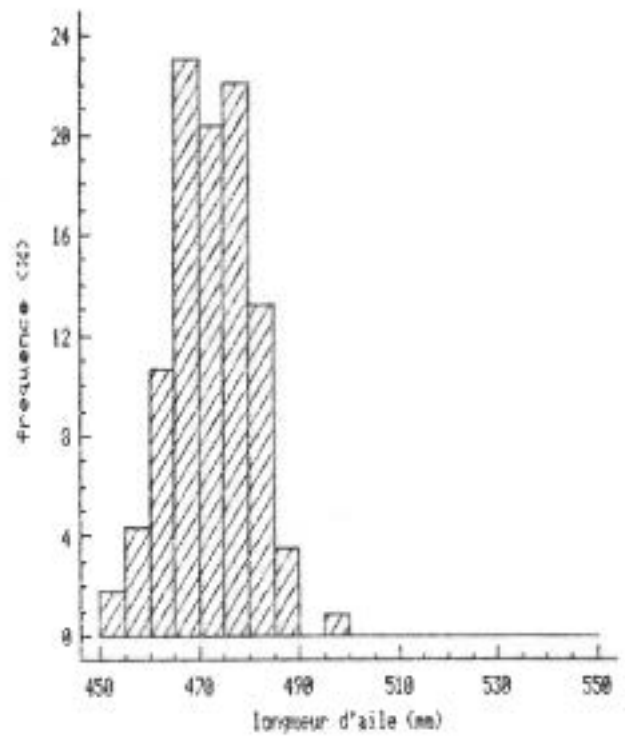


Figure 3.1

Figure 3.2



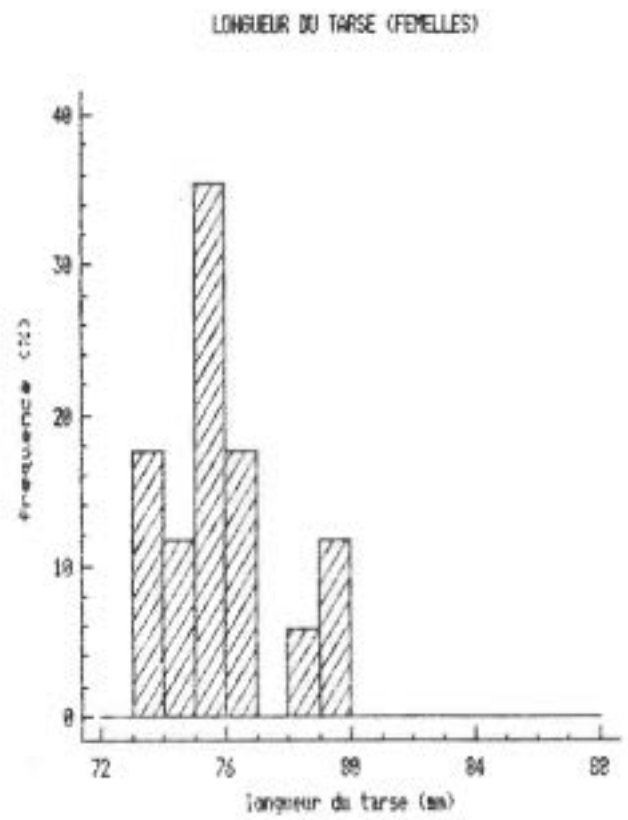
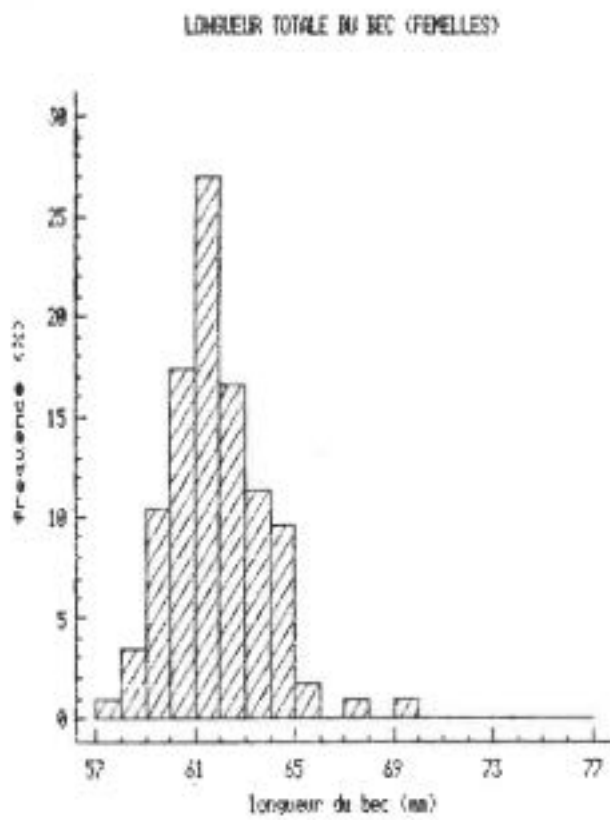
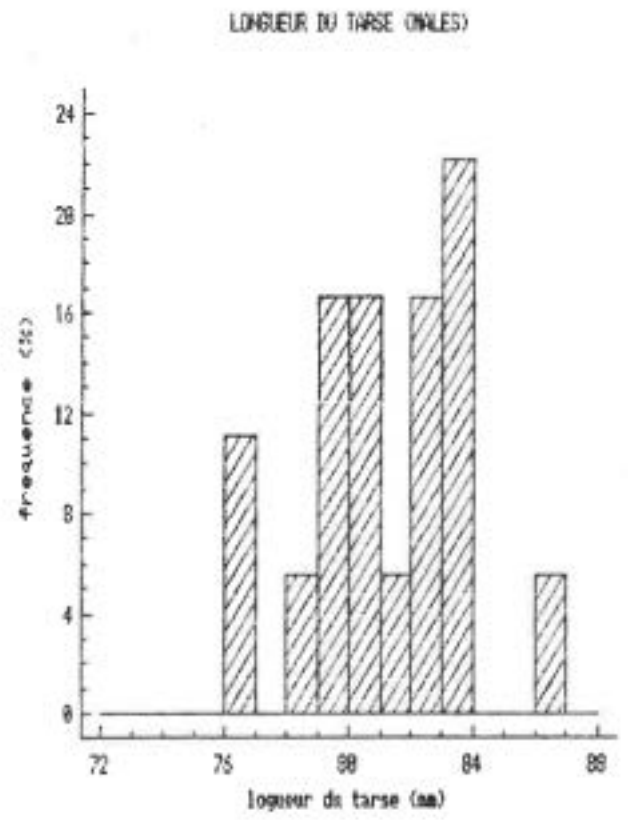
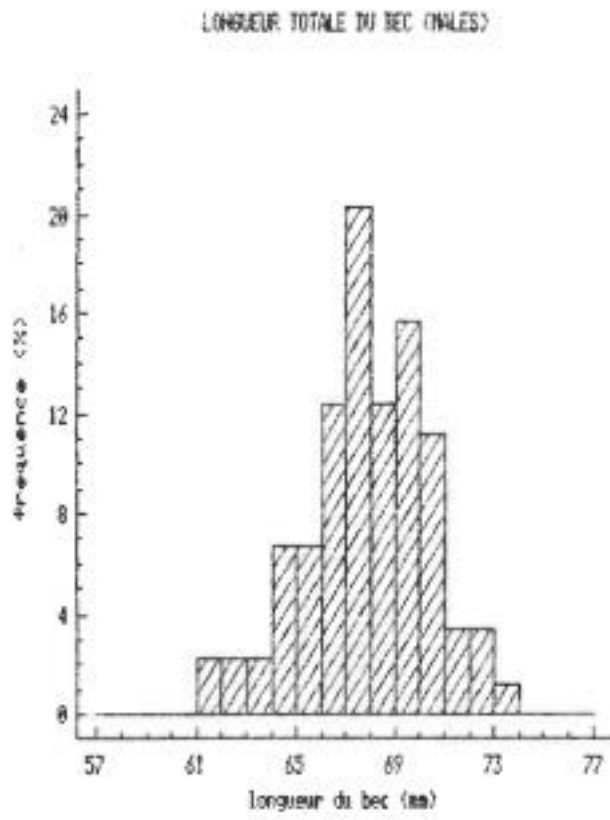


Figure 3.3

Figure 3.4

**BIOLOGIE**  
**DE**  
**REPRODUCTION**

#### (4) Biologie de reproduction

La particularité du goéland marin de ne former, au mieux, que de très petites colonies, a longtemps constitué le principal obstacle à l'obtention de données statistiquement fondées sur sa biologie de reproduction. Il suffit pour s'en convaincre de consulter les tableaux le concernant dans un précédent contrat SEPNE/MER (Henry & Monnat, 1981) : jusqu'à la fin des années 1970, et ce à l'échelle mondiale, la plupart des paramètres de reproduction étaient calculés sur des effectifs ne dépassant guère quelques dizaines de couples. L'un des buts de ce travail était donc de profiter du développement d'une importante colonie sur Banneg pour tenter d'améliorer les connaissances générales dans ce domaine.

#### Méthodes

Pour prétendre obtenir une précision satisfaisante sur les différents paramètres de la reproduction, une reconnaissance individuelle des sites s'avère indispensable. Un marquage a donc dû être utilisé, dans un premier temps sous la forme de chiffres peints sur les pierres voisines des nids (1981), puis par des piquets de bois munis d'un code individuel de 3 bandes colorées (10 couleurs) (période 1982-1990).

A chaque passage sur l'archipel, les renseignements suivants ont systématiquement été relevés pour chaque territoire ainsi individualisé :

- \* l'état du nid (construction, incubation, destruction) ;
- \* le volume de la couvée (œufs ou poussins).

La précision des résultats est évidemment aussi tributaire d'une certaine régularité dans les visites tout au long de la saison de reproduction. Sauf exception (état de la mer, indisponibilité...), les colonies ont été étudiées au rythme moyen d'une visite hebdomadaire (tableau 4.1).

En raison d'un nombre très faible de visites et de la date particulièrement tardive du premier passage (8 mai), un certain nombre de données de 1986 n'ont pu être exploitées dans ce chapitre.

Tableau 4.1. Calendrier des visites à Banneg de 1981 à 1990

(1) = année ; (2) = première visite ; (3) = dernière visite ; (4) = nombre de visites ;  
(5) = nombre de  $\frac{1}{2}$  journées sur l'archipel.

(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
1981	17/04	21/06	6	23
1982	11/04	30/08	13	63
1983	06/04	16/07	10	37
1984	03/04	18/11	13	42
1985	10/04	06/07	11	31
1986	08/05	01/08	6	24
1987	23/04	02/09	7	23
1988	12/04	23/07	10	33
1989	22/04	19/07	11	33
1990	19/02	14/10	13	35

Pour ce qui concerne le calendrier de reproduction, la médiane (date à laquelle 50% de la population a achevé le processus considéré) sera souvent préférée à la moyenne comme descripteur central : la seconde est en effet plus sensible à l'irrégularité des dates de visite ainsi qu'aux événements très précoces ou tardifs.

## Résultats

### Dates d'arrivée

Tableau 4.2. Dates de première observation en fonction de l'âge

(1) = 1-4 ans ; (2) = 5-6 ans ; (3) = 7-9 ans ; (4) = âge inconnu (marqués adultes). Les résultats sont exprimés en même jour de l'année.

	(1)	(2)	(3)	(4)
N	63	31	15	328
MEDIANE	127	120	119	117
MOYENNE	127.0	120.4	115.6	112.5
ECART T.	24.2	26.0	19.8	19.4
MINIMUM	50	50	50	50
MAXIMUM	181	192	193	139

Les résultats obtenus pour ce paramètre (tableau 4.2) sont encore très incomplets, essentiellement pour deux raisons :

- \* les difficultés d'accès à l'archipel en période hivernale illustrées par le fait que, pendant la stricte période

d'étude (1988-1990), il n'a pas été possible de débarquer sur Banneg avant un 19 février ;

\* la faiblesse de l'échantillon des oiseaux d'âge connu, c'est-à-dire marqués poussins (seulement 109 des 437 dates de première observation concernent des goélands marins d'âge connu).

La seconde de ces deux raisons justifie, dans le tableau 4.2, le regroupement des oiseaux d'âge connu en 3 classes :

\* (1) de 1 à 4 ans (classes d'âge non reproductrices ou très minoritairement reproductrices)

\* (2) 5 et 6 ans (âges moyens de première reproduction)

\* (3) 7 à 9 ans (classes d'âge majoritairement reproductrices).

En dépit de leur caractère très préliminaire, ces résultats s'inscrivent dans la logique de ce que l'on connaît pour d'autres espèces d'oiseaux marins. Les goélands marins arrivent d'autant plus tôt sur les colonies de nidification qu'ils sont plus âgés. Pour les raisons invoquées ci-dessus, les différences sont toutefois très faibles (10 jours sur les médianes et deux semaines sur les moyennes entre les valeurs extrêmes). Il est hautement probable que l'augmentation de l'échantillon et des visites plus régulières pendant les mois d'hiver confirmeraient cette tendance en accentuant les différences. Sur des sites continentaux où les problèmes d'accès ne se posent pas, les couples sont en effet notés sur leurs territoires de reproduction dès le mois de décembre (Henry & Monnat, 1981).

#### Du cantonnement à la ponte

Tableau 4.3. Nombre de territoires occupés, de nids élaborés et de pontes en 1982 et 1983

Les pourcentages exprimés dans les colonnes (%) correspondent aux taux de transmission par rapport aux stades précédents.

STADES	1982		1983	
	(n)	(%)	(n)	(%)
TERRITOIRES	124		136	
NIDS	109	88%	133	98%
PONTES	103	94%	126	95%

Le cantonnement d'un couple de goélands marins sur un territoire donné se manifeste, outre la présence régulière des oiseaux, par divers indices de fréquentation et d'activité dont les plus évidents, liés à la construction du nid, se traduisent par la dégradation du couvert végétal. En 1982 et 1983, des rapports

numériques ont pu être établis entre les diverses étapes menant du cantonnement à la ponte, en passant par la construction d'un nid (tableau 4.3).

Sur ces deux années 93% des territoires occupés voient l'élaboration d'une coupe de nid et, parmi celles-ci, près de 95% reçoivent une ponte.

#### Dates de ponte complète

Ne sont prises en compte dans cette analyse que les pontes dites complètes, c'est-à-dire celles dont le nombre d'oeufs s'est stabilisé pendant une semaine au moins. Sont donc exclus les nids dont tout ou partie de la ponte a disparu entre deux visites avant stabilisation au chiffre maximum (3).

Tableau 4.4. Dates de ponte complète à Banneg de 1981 à 1990

	81	82	83	84	85	87	88	89	90
N	62	100	126	116	131	137	154	124	149
MÉDIANE	128	128	127	126	132	129	130	133	132
MOYENNE	128	129	126	128	131	128	131	132	133
ÉCART T.	7.3	9.6	6.2	10.1	7.1	9.3	6.7	9.6	7.6
MINIMUM	112	106	106	112	108	110	110	115	113
MAXIMUM	145	149	149	155	150	160	148	175	152

Sur les 1099 pontes complètes enregistrées dans l'archipel de Banneg de 1981 à 1990 :

\* la date de ponte la plus précoce a été notée le 16 avril (jour 106, 1982 et 1983) ;

\* la date de première ponte la plus tardive a été notée un 25 avril (jour 115, 1989) ;

\* la date médiane de ponte se situe le 9 mai (jour 129) ;

\* cette date médiane de ponte varie selon les années entre le 6 mai (jour 126, 1984) et le 13 mai (jour 133, 1989) ;

\* la date de dernière ponte varie entre le 25 mai (jour 145, 1981) et le 24 juin (jour 175, 1989), cette dernière étant tout à fait exceptionnelle ;

\* cette date extrêmement tardive fait illusion sur l'étendue normale de la période de ponte des goélands marins de Banneg puisque, sur l'ensemble de la décennie, moins de 1% des pontes complètes ont été déposées après le 31 mai et que plus de 90% des oeufs sont pondus dans le mois qui sépare le 25 avril du 25 mai (figure 4.1).

## DATE DE PONTE COMPLETE 1981-1998

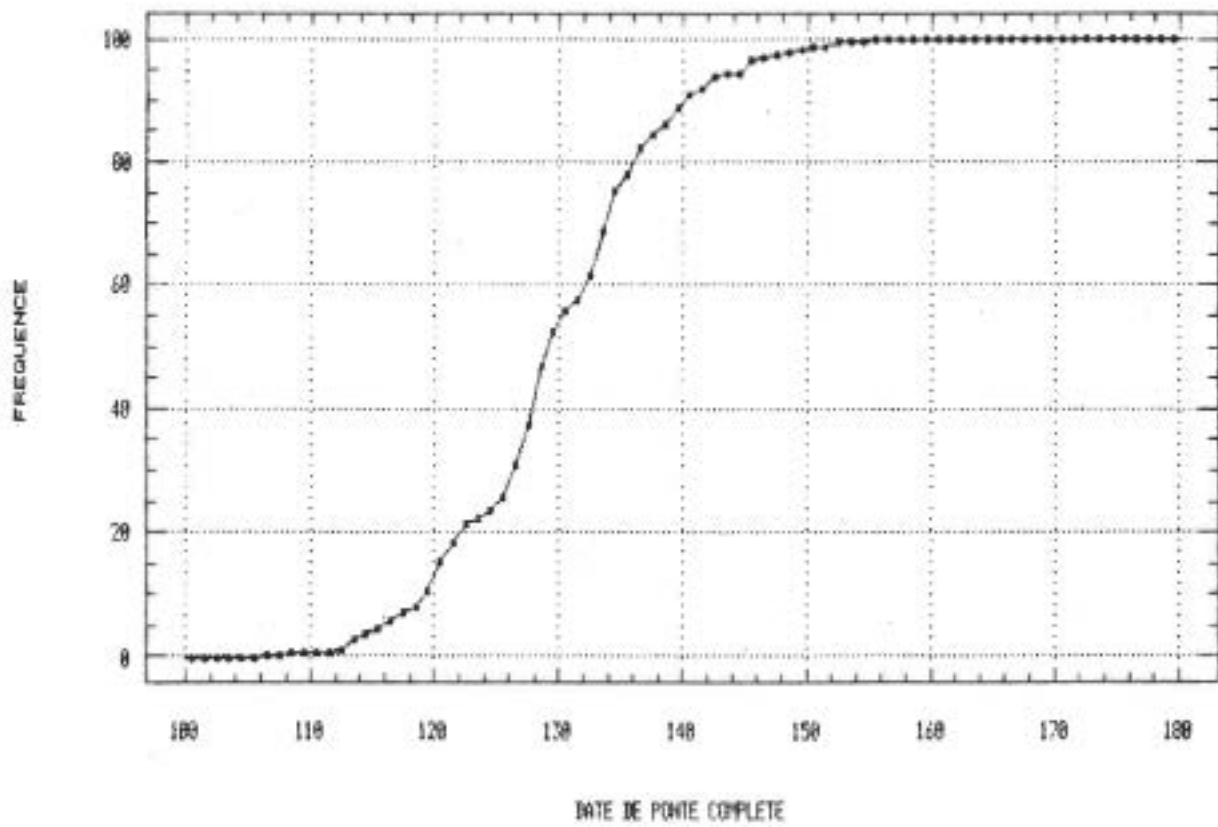


Figure 4.1

Une analyse de variance effectuée sur l'ensemble des résultats (figure 4.2, tableau 4.5) confirme l'effet hautement significatif de l'année sur l'hétérogénéité des dates moyennes de ponte ( $F = 10.081$ ,  $P_{f.s. 10991} < 0.0001$ ).

Tableau 4.5. Groupes d'années homogènes vis-à-vis de la date moyenne de ponte (méthode des intervalles de confiance)

(1) : année ; (2) : nombre ; (3) : moyenne ; (4) : groupes homogènes.

(1)	(2)	(3)	(4)
1983	126	125.81	*
1987	137	128.20	**
1984	116	128.22	**
1981	61	128.49	***
1982	101	128.52	****
1988	154	130.79	****
1989	124	131.52	***
1985	131	131.84	* *
1990	149	132.97	*

Tous ces résultats appellent divers constats.

1] Sur l'ensemble de la décennie, les dates de ponte montrent une certaine homogénéité, les dates centrales ne se déplaçant que dans un intervalle d'une semaine.

2] On remarquera cependant que les dates médianes du début de la période d'étude sont systématiquement inférieures à la médiane globale alors qu'à partir de 1985, elles sont toutes supérieures ou égales à cette valeur.

3] Dans cet ensemble, 1989 fait nettement figure d'année tardive, à la fois pour les première et dernière pontes et pour la date médiane.

4] L'excellente concordance des médianes et des moyennes annuelles indique une bonne symétrie des courbes d'évolution saisonnière du nombre des pontes.

5] Les dates de ponte à Banneg s'inscrivent dans le calendrier général de reproduction de l'espèce dans l'Atlantique nord (tableau 4.6). Le caractère exceptionnellement tardif de la dernière ponte enregistrée en 1989 s'explique probablement, outre l'effet d'une année exceptionnelle à cet égard, par la taille considérable de l'échantillon breton.

6] Alors que de nombreuses espèces d'oiseaux marins, et en particulier les goélands brun et argenté, montrent une variation régulière de leurs dates de reproduction entre le nord et le sud de leur aire de distribution, on n'observe rien de tel chez le goéland marin. De la Laponie à la Bretagne, il n'est pas possible de dégager une quelconque variation orientée de ce



DATES MOYENNES DE PONTE DE 1981 A 1998  
(intervalle de confiance a 95%)

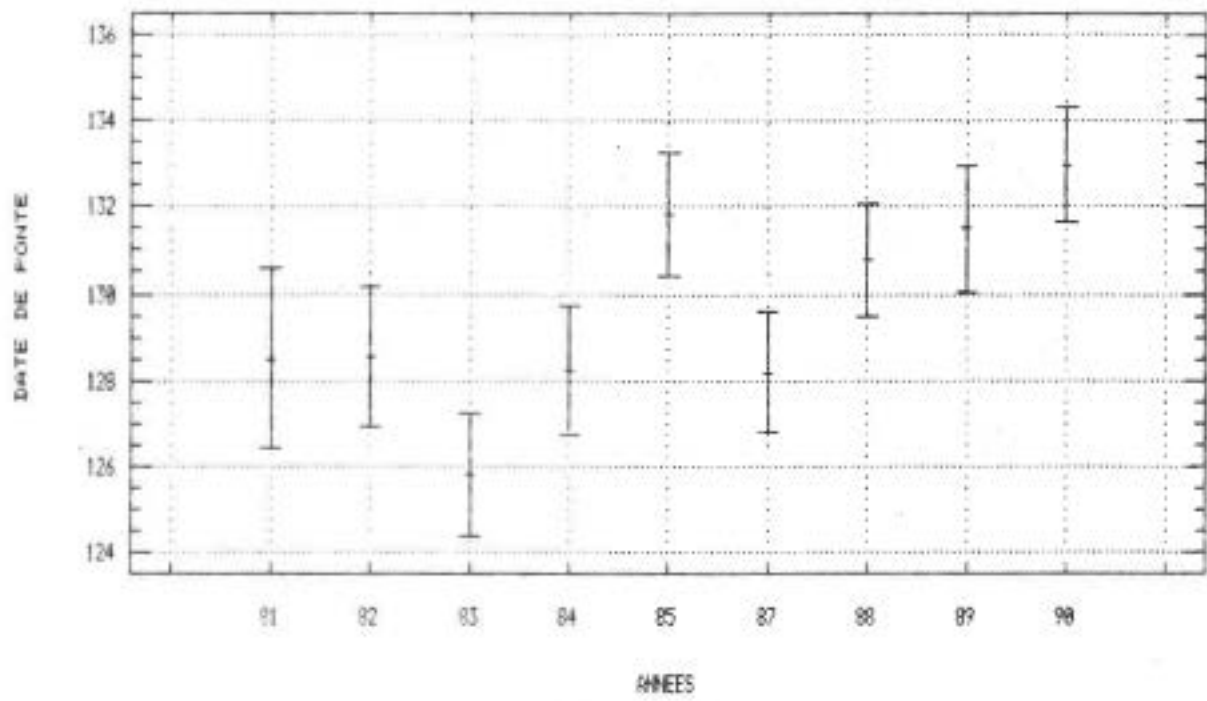


Figure 4.2

paramètre qui, d'ordinaire, montre une avance progressive vers le sud (près d'un mois de différence entre les mêmes localités pour le goéland argenté).

Tableau 4.6. Dates de ponte dans diverses localités atlantiques

(1) - effectif ; (2) - première ponte ; (3) - date centrale ; (4) - dernière ponte ;  
(5) - auteur.

LOCALITE	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
BANNEG	1099	16/04	09/05	24/06	ce travail
GALLES	41	13/04	28/04	19/05	Harris 1964
MER D'IRLANDE	28	19/04			Verbeek 1979
NORVEGE SUD	15	16/04	24/04		Barth 1968
NORVEGE OUEST	67	21/04	02/05		Barth 1968
NORVEGE NORD	275	15/04	05/05		Barth 1968
MER DE BARENTZ		18/04	mi 05		Belopol'ski 1961
U.S.A.	48	10/04	25/04	19/05	Erwin 1971

## Volume de ponte

### *Effet de l'année*

Sur l'ensemble de la période, le nombre moyen d'oeufs par ponte est de 2.77 ( $\sigma = .47$ ) pour 1099 pontes complètes. Les moyennes annuelles s'écartent peu de cette moyenne générale (tableau 4.7), ce qui reflète évidemment la forte prédominance systématique des pontes à 3 oeufs (figure 4.3).

Tableau 4.7. Volumes moyens de ponte à Banneg de 1981 à 1990

	81	82	83	84	85	87	88	89	90
N	62	100	126	116	131	137	154	124	149
MOYENNE	2.81	2.78	2.88	2.70	2.77	2.74	2.79	2.66	2.81
ECART T.	.47	.46	.35	.51	.47	.50	.47	.57	.41

Cela dit, une analyse de variance effectuée sur les neuf années de la période d'étude montre un effet significatif de l'année sur le volume moyen des couvées ( $F = 2.354$ ,  $P_{(9,1099)} = 0.0164$ ). Les années 1984 et plus encore 1989 se distinguent par la faible valeur, et 1983 par la forte valeur de ce paramètre (tableau 4.8, figure 4.4).

POURCENTAGES DE PONTES A 1, 2 ET 3 OEUFS  
EN FONCTION DE L'ANNEE

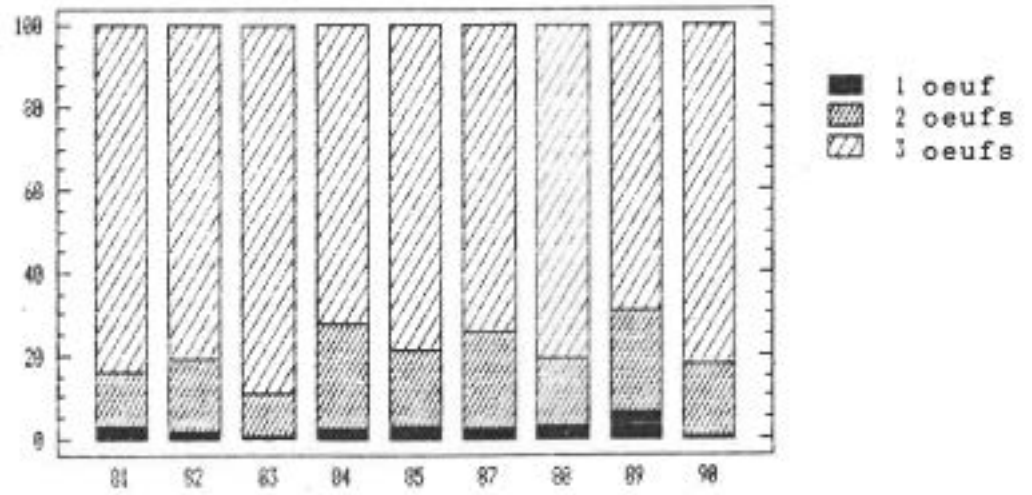


Figure 4.3

VALEUR MOYENNE DES PONTES DE 1981 A 1990  
(intervalle de confiance à 95%)

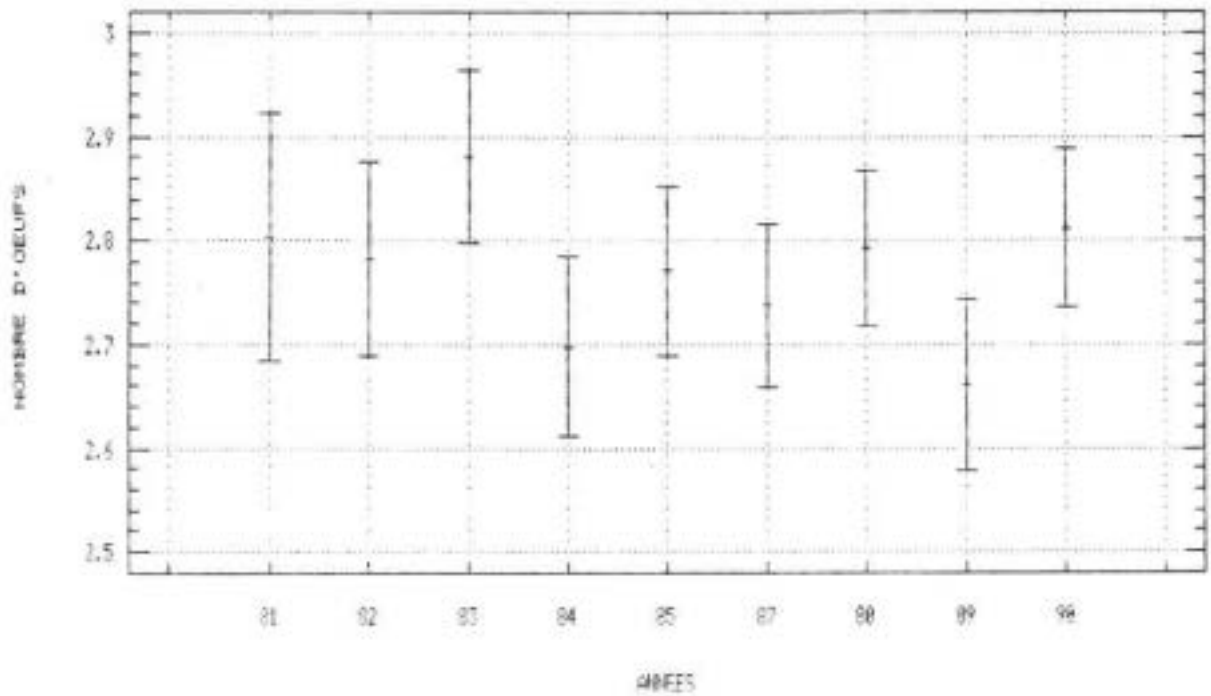


Figure 4.4

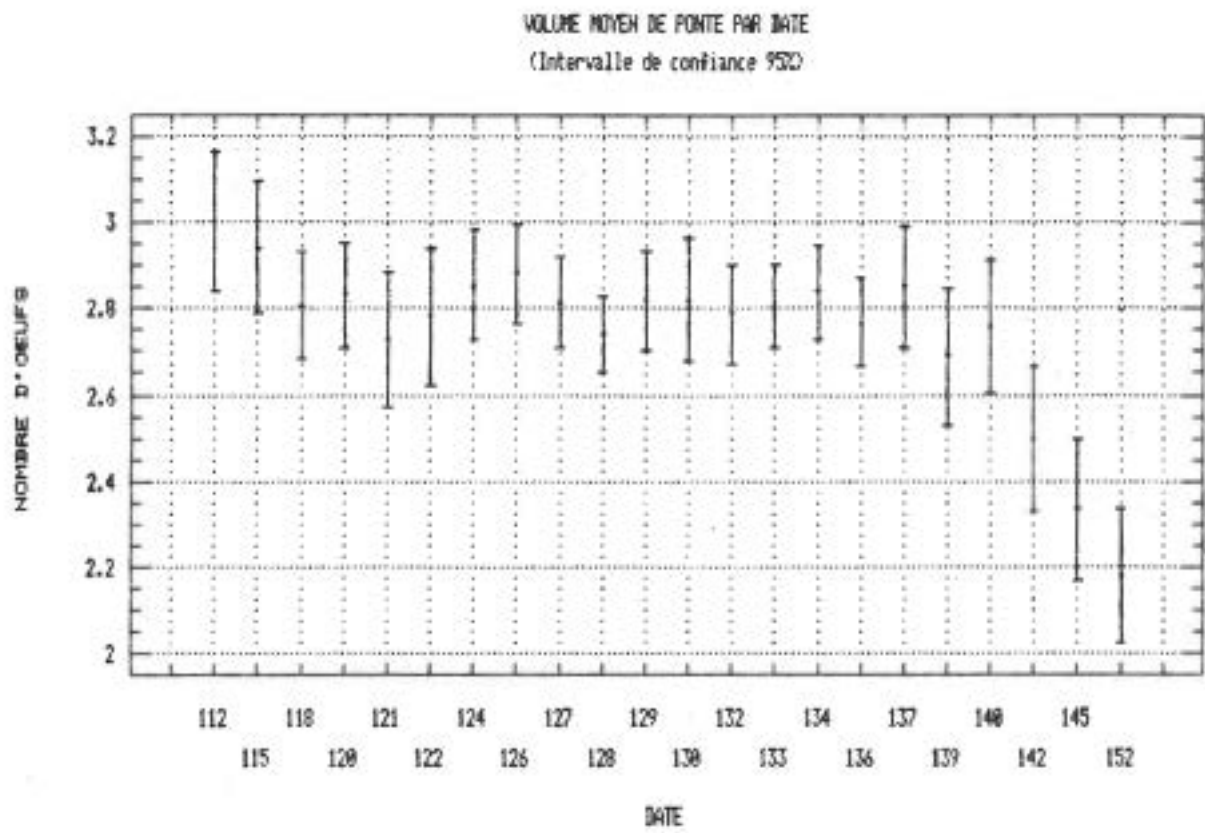


Figure 4.5

Tableau 4.8. Groupes d'années homogènes vis-à-vis du volume moyen de ponte (méthode des intervalles de confiance)

(1) = année ; (2) = nombre ; (3) = moyenne ; (4) = groupes homogènes.

(1)	(2)	(3)	(4)
1989	124	2.66	*
1984	116	2.70	*
1987	137	2.74	**
1985	131	2.77	**
1982	101	2.78	**
1988	154	2.79	**
1981	61	2.80	**
1990	149	2.81	**
1983	126	2.88	*

#### *Effet de la date*

Outre l'année, la date de ponte et l'âge des reproducteurs entre autres peuvent avoir un effet sur le nombre d'oeufs pondus. Toutes années confondues, une analyse de variance montre un effet hautement significatif de la date sur le volume de ponte ( $F = 5.681$ ,  $P_{(21, 1077)} < 0.0001$ ) qui chute nettement après le 20 mai (jour 140) (figure 4.5) ; pour l'ensemble de la période d'étude, cette baisse concerne donc environ 8% des couvées (figure 4.1).

#### **Incubation**

La durée d'incubation a pu être calculée pour 93 oeufs dont les dates de ponte et d'éclosion étaient connues avec précision. Les valeurs obtenues s'échelonnent entre 26 et 33 jours le mode s'établissant à 28 jours (figure 4.6). La valeur moyenne calculée sur ce total (28.4 jours) n'a cependant pas grande signification dans la mesure où elle intègre des oeufs de rang a, b et c (respectivement les 1er, 2nd et 3e oeuf pondus) et que des différences significatives ont été mises en évidence entre les durées d'incubation de ces trois catégories ( $F = 18.563$ ,  $P_{(2, 91)} < 0.0001$ ). La plus grande durée d'incubation des oeufs de rang a (figure 4.7) s'explique facilement par le fait que la couvaison ne devient vraiment assidue que lorsque la ponte est complète.

On constate aussi un effet de la date de ponte sur les durées d'incubation. Cela n'affecte toutefois que les oeufs de rang a et b dont la durée d'incubation diminue légèrement au cours de la saison. Ce phénomène serait dû à une contraction des intervalles de ponte entre les oeufs a, b et c.

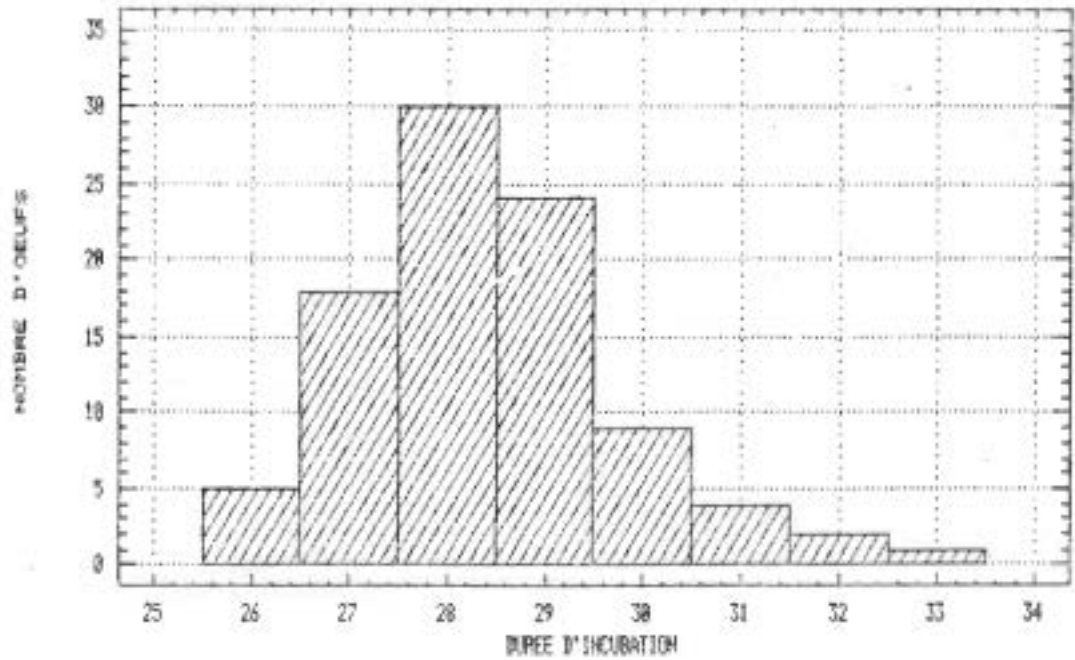
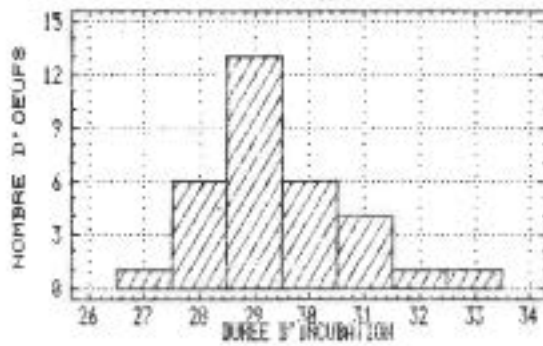
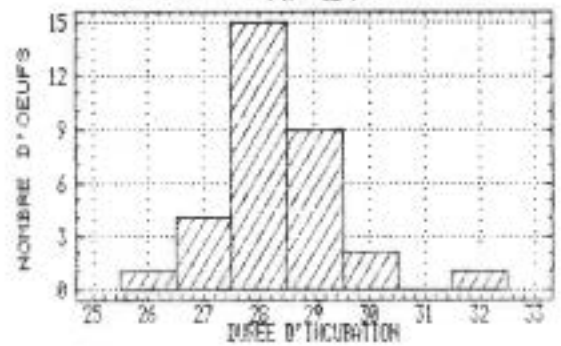
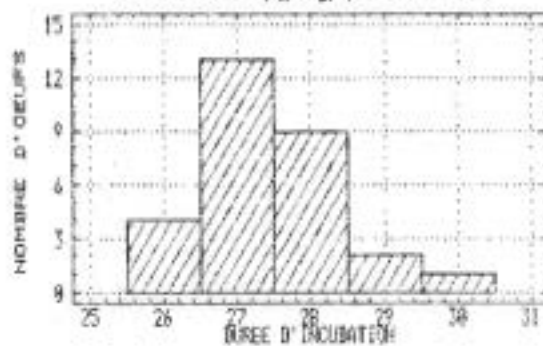
DUREE D'INCUBATION DES OEUFS  
DE GOELANDS MARINS (N=93)DUREE D'INCUBATION DES OEUFS DE RANG 'A'  
(N = 32)DUREE D'INCUBATION DES OEUFS DE RANG 'B'  
(N = 32)DUREE D'INCUBATION DES OEUFS DE RANG 'C'  
(N = 29)

Figure 4.6

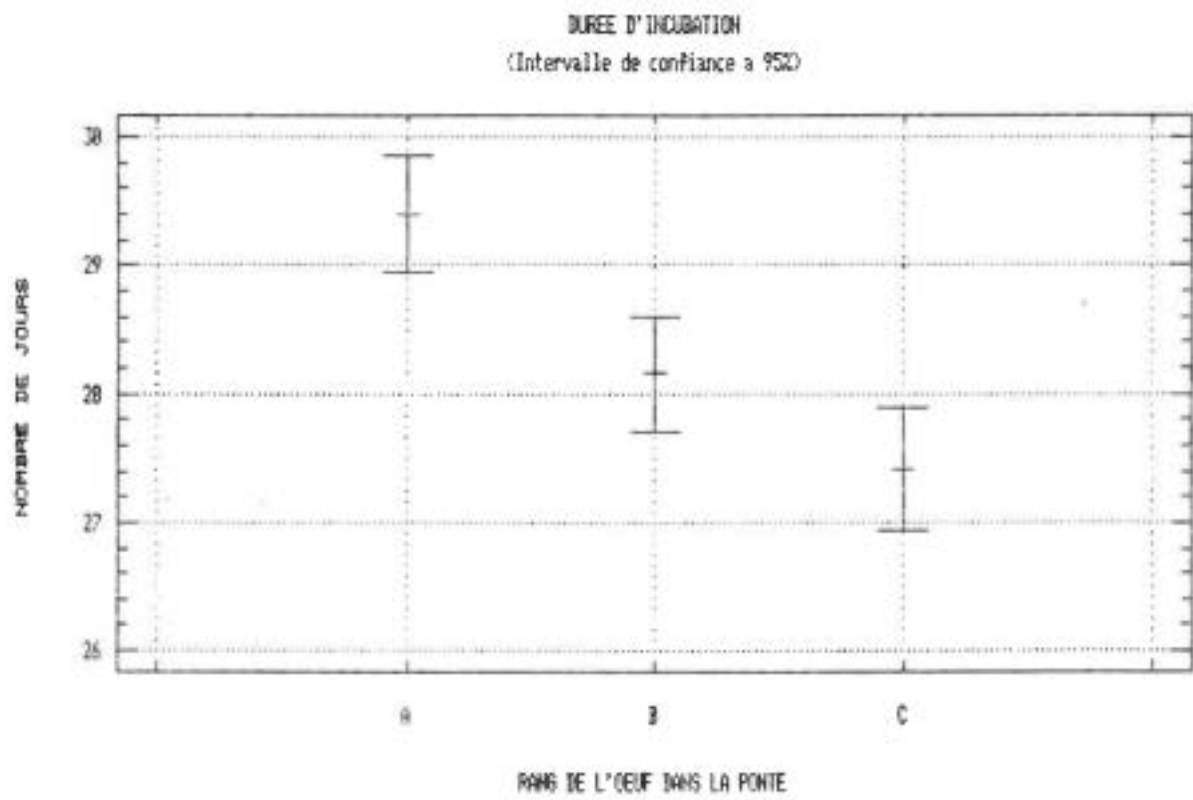


Figure 4.7

## Succès de reproduction

Classiquement, deux paramètres mesurent le succès de reproduction :

\* le taux de succès (dont la valeur complémentaire est le taux d'échec) correspond à la proportion de reproducteurs parvenant à mener à bien l'élevage d'un jeune au moins ;

\* la production correspond au nombre moyen de jeunes élevés jusqu'à l'envol par couple reproducteur.

Dans la pratique, le nombre de jeunes par couple n'est pas systématiquement mesuré à l'envol, mais le plus souvent au moment du marquage. Par ailleurs, quoique n'ayant pas nécessairement les mêmes implications au plan démographique, taux de succès et production sont fortement liés, ce qui explique l'allure très semblable des courbes d'évolution de ces deux paramètres en fonction de la date de ponte (figure 4.8). Dans ce cas, les analyses séparées de l'un et de l'autre risquant d'être fortement redondantes, nous nous bornerons essentiellement ici à l'analyse de la production.

### *Effet de l'année*

La production montre de fortes variations interannuelles ( $F = 20.932$ ,  $P_{(7,1988)} < 0.0001$ ). Sur l'ensemble de la période (figure 4.9, tableau 4.9), le plus faible niveau est atteint en 1988 (0.3 poussin par couple), 1987 et 1990 constituant également des années de très faible production. A l'opposé, le succès de reproduction atteint ses valeurs les plus élevées en 1982 et 1989 (respectivement 1.3 et 1.1 poussin par couple) ; le bon résultat relatif de l'année 1989 est d'autant plus surprenant qu'elle est par ailleurs caractérisée par le plus faible volume moyen de ponte de la décennie (tableau 4.7).

Tableau 4.9. Groupes d'années homogènes vis-à-vis de la production (méthode des intervalles de confiance)

(1) = année ; (2) = nombre ; (3) = moyenne ; (4) = groupes homogènes.

(1)	(2)	(3)	(4)
1988	157	0.34	*
1990	154	0.47	**
1987	151	0.58	***
1985	132	0.67	**
1981	64	0.89	**
1983	126	0.96	*
1989	130	1.12	**
1982	102	1.28	*



PRODUCTION ET TAUX DE SUCCES  
EN FONCTION DE LA DATE DE PONTE

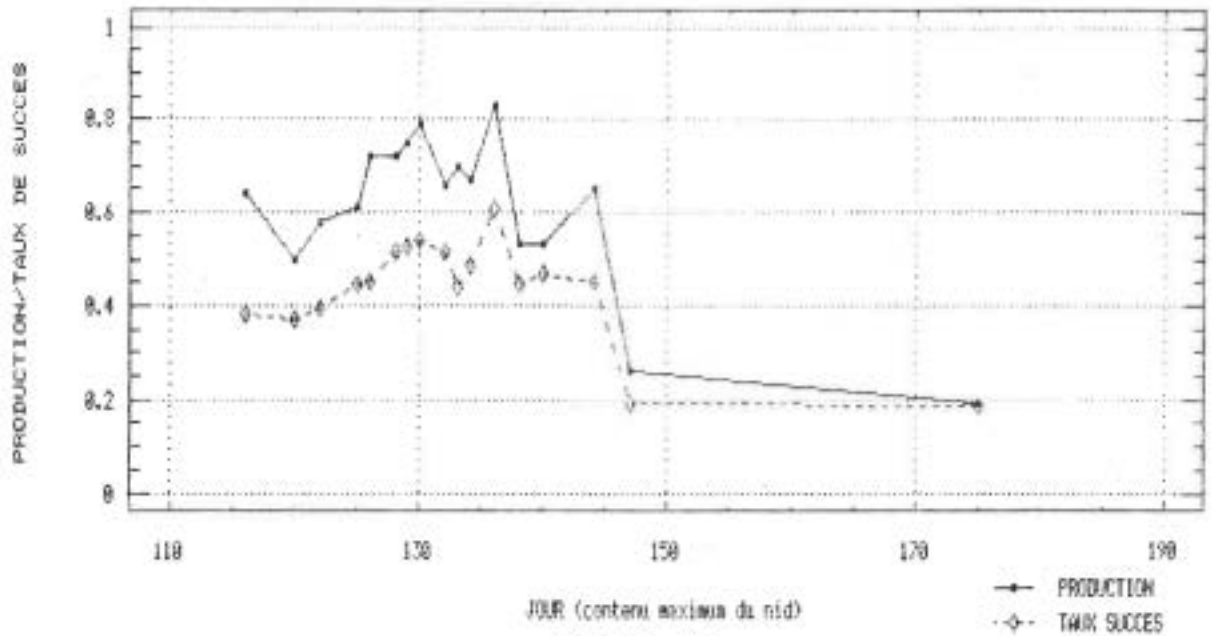


Figure 4.8

PRODUCTION MOYENNE ANNUELLE  
(Intervalle de confiance  $\pm 95\%$ )

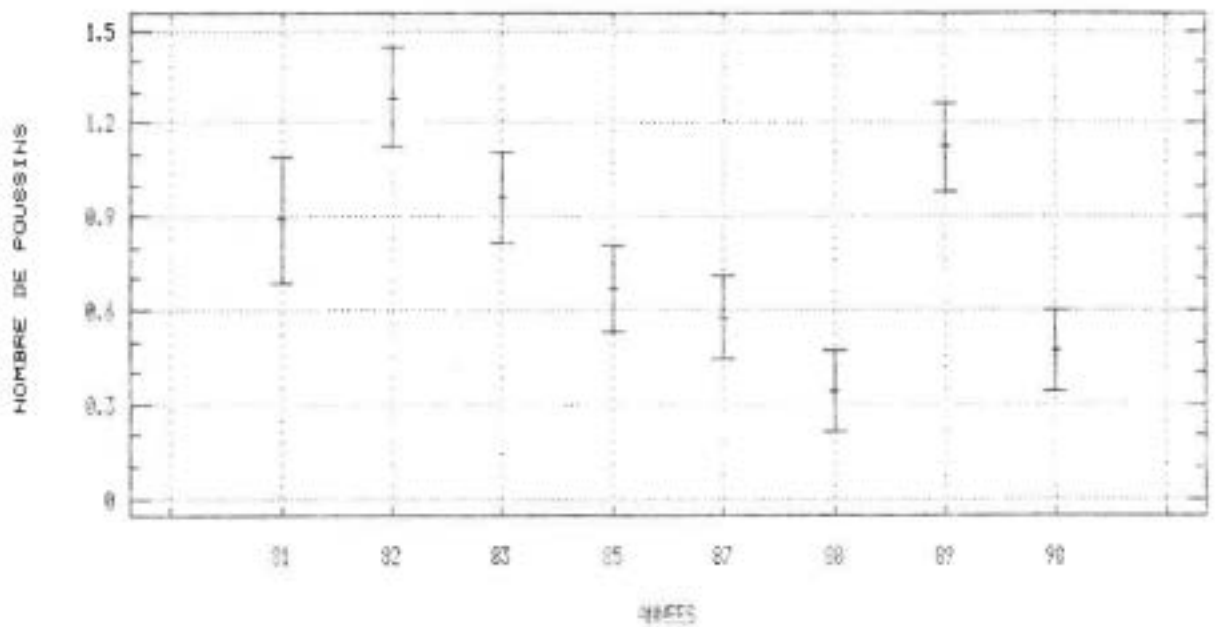


Figure 4.9

*Effet de la date*

Pour simplifier, les productions ont été analysées en fonction de quatre périodes de ponte définies à partir des résultats précédents (figure 4.1) :

- \* une période précoce allant jusqu'au 30 avril ;
- \* deux périodes centrales comprises respectivement entre le 1er et le 10 mai, puis entre le 11 et le 20 mai ;
- \* enfin une période tardive à partir du 21 mai.

Alors que les productions des trois premières périodes ne diffèrent pas significativement les unes des autres, celle de la période tardive leur est inférieure de moitié ( $F = 8.580$ ,  $P_{(3, 1007)} < 0.0001$ ) (figure 4.10, tableau 4.10).

**Tableau 4.10. Groupes de périodes homogènes vis-à-vis de la production (méthode des intervalles de confiance)**

(1) - période ; (2) - nombre ; (3) - moyenne ; (4) - groupes homogènes.

(1)	(2)	(3)	(4)
4	105	.390	*
3	357	.714	*
2	414	.802	*
1	135	.926	*

Une telle différence pourrait cependant être entachée d'un biais évident. Nous avons en effet montré plus haut (figure 4.5) que la fin de la saison de reproduction se caractérisait par une nette réduction du volume de ponte : il semble a priori tomber sous le sens qu'un nombre moindre d'oeufs ne peut produire qu'un nombre moindre de poussins ! Dans ce cas, la réduction de la production pour des couvées déposées après le 20 mai ne représenterait rien de plus que la chute du nombre d'oeufs à la même période. C'est bien ce que paraît confirmer le regroupement en quatre périodes des résultats concernant l'influence de la date sur le volume des pontes. Le graphe ainsi obtenu (figure 4.11) a de fortes analogies avec celui de l'analyse correspondante pour les productions (figure 4.10) : comme lui, il montre une baisse hautement significative en période 4 ( $F = 30.816$ ,  $P_{(1, 873)} < 0.0001$ ) s'opposant aux valeurs homogènes des périodes 1 à 3.

La baisse de production en fin de saison répercute donc, à coup sûr, une diminution correspondante du volume de ponte. A partir de là il reste toutefois possible d'envisager que la période ait un effet plus direct sur la production, éventuellement décelable par le *rendement de production*, c'est-à-dire la production ramenée au nombre d'oeufs pondus. Une analyse de variance sur ce paramètre permet en effet de renouveler les constatations faites

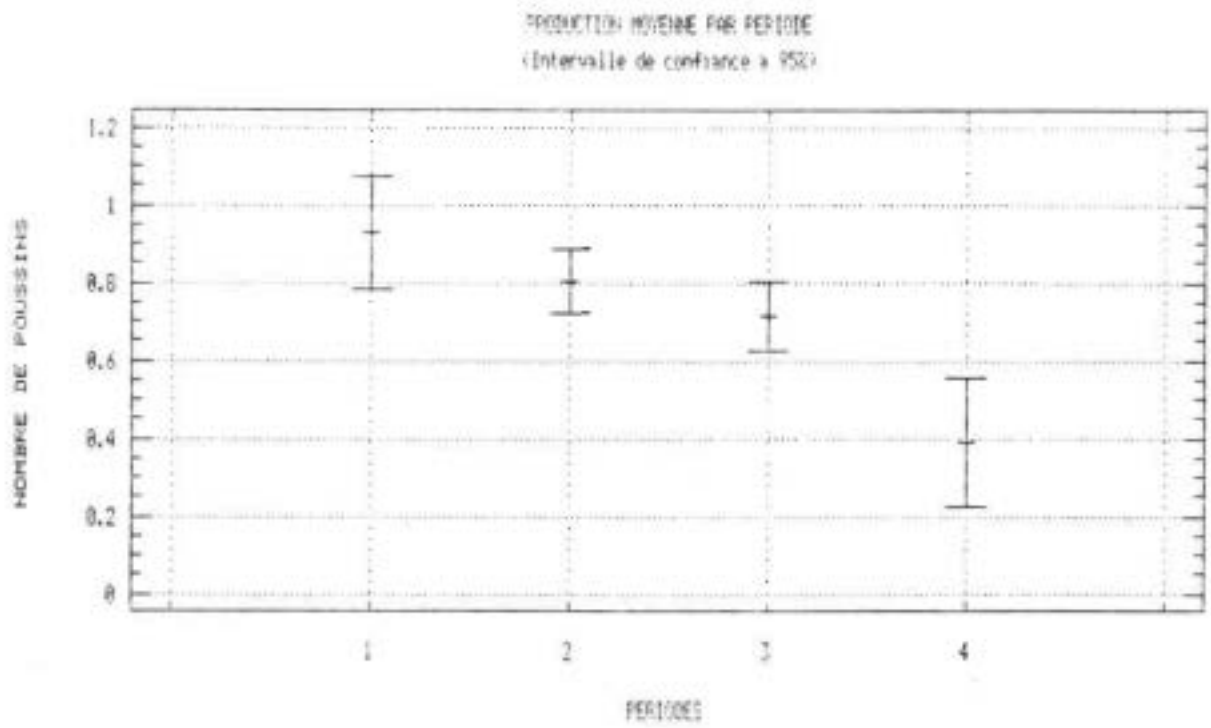


Figure 4.10

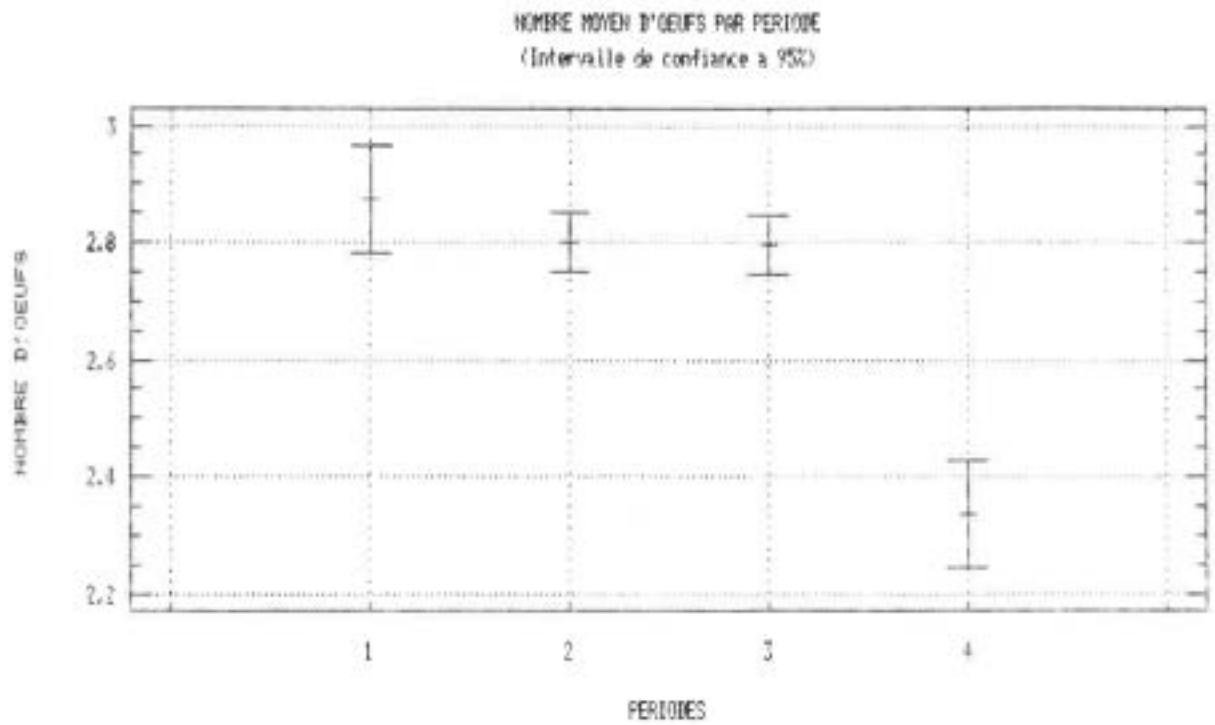


Figure 4.11

pour le volume de ponte et la production : homogène sur les trois premières périodes, le rendement de production chute significativement au cours de la quatrième période ( $F = 5.076$ ,  $P_{(2,1005)} = 0.0017$ ) (figure 4.12).

Mais là encore un biais n'est pas exclu. La réduction des volumes moyens de ponte après le 20 mai est en effet dû à une proportion plus élevée de pontes à 2 oeufs et à 1 oeuf. S'il s'avérait que le rendement de production de ces pontes est plus faible que celui des pontes à 3 oeufs, la baisse de production pourrait cette fois ne refléter que la variation dans la composition des pontes, et toujours pas un effet direct de la période. Les calculs montrent que les rendements de production des pontes à 2 et 3 oeufs sont identiques (jusqu'à la troisième décimale !) et que la moindre performance des pontes à 1 oeuf n'est pas significative ( $F = 1.953$ ,  $P_{(2,1005)} = .1424$ ) (figure 4.13). Il est de toute manière peu probable que les 13 pontes à 1 oeuf de la période 4 puissent influencer de façon significative le rendement de production global des 101 pontes (236 oeufs au total) de la dite période. Malgré tout, afin d'éliminer leur éventuelle influence, il est possible de répéter l'analyse du rendement de production par période sur l'ensemble des pontes à 2 et 3 oeufs : très peu différents, les résultats ainsi obtenus affichent un niveau de significativité équivalent ( $F = 5.286$ ,  $P_{(2,973)} = .0013$ ).

On notera enfin que la dernière ponte ayant abouti à l'élevage d'un poussin a été déposée un 3 juin ; les 16 couvées amorcées après cette date ont toutes échoué.

#### **Pontes de remplacement**

De 1983 à 1990, seulement 13 cas de pontes de remplacement ont été notés. Dix des onze pontes considérées comme complètes de cet échantillon ont été déposées dans la période 4 (la seule exception concerne une ponte déposée au jour 140, c'est-à-dire un jour avant le début de la période 4). Le volume moyen de ces pontes de remplacement est de 2.55 ( $\sigma = .52$ ) ; avec 0.31 poussin par couple, leur production est inférieure à celle de la période 4 pour les premières pontes, 10 d'entre elles ayant échoué.

### **Conclusion**

Avec le travail de McGill (1985) sur les populations américaines de goélands marins, la présente étude apporte les premières données statistiquement fondées sur la biologie de reproduction de l'espèce. Par le nombre de nids suivis (1099 contre 266) et les saisons prises en compte (9 contre 1), les résultats présentés ici peuvent même être légitimement considérés comme plus robustes que les précédents dans la mesure où ils intègrent une plus grande part de variabilité

RENDMENT DE PRODUCTION  
(Intervalle de confiance à 95%)

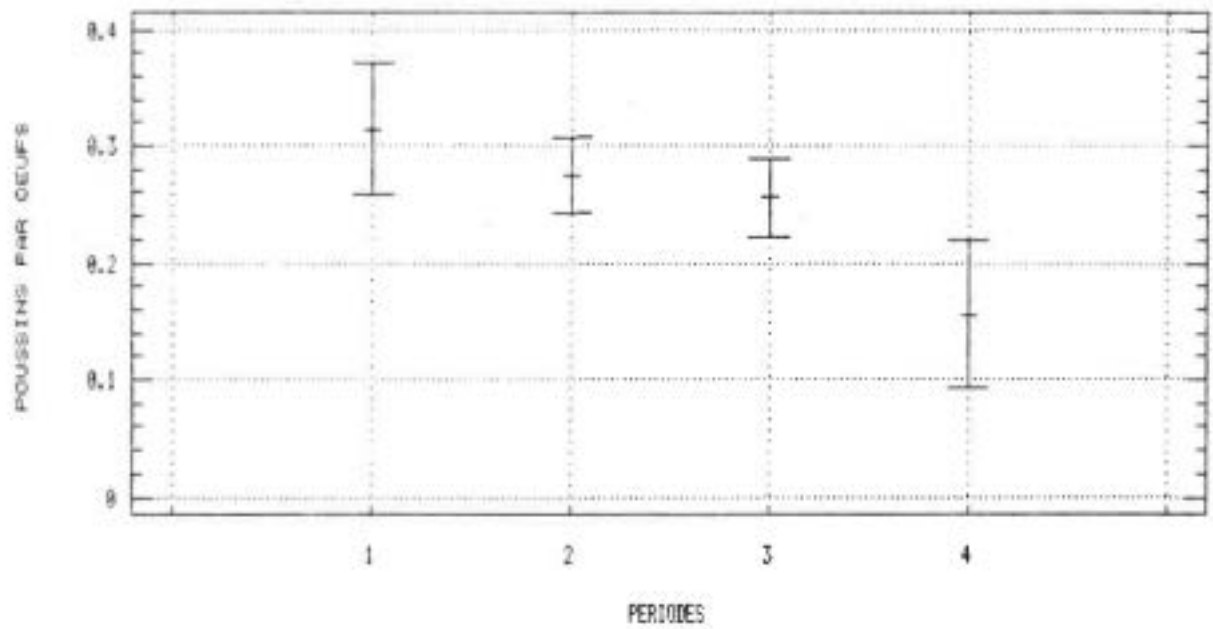


Figure 4.12

RENDMENT DE PRODUCTION  
(Intervalle de confiance à 95%)

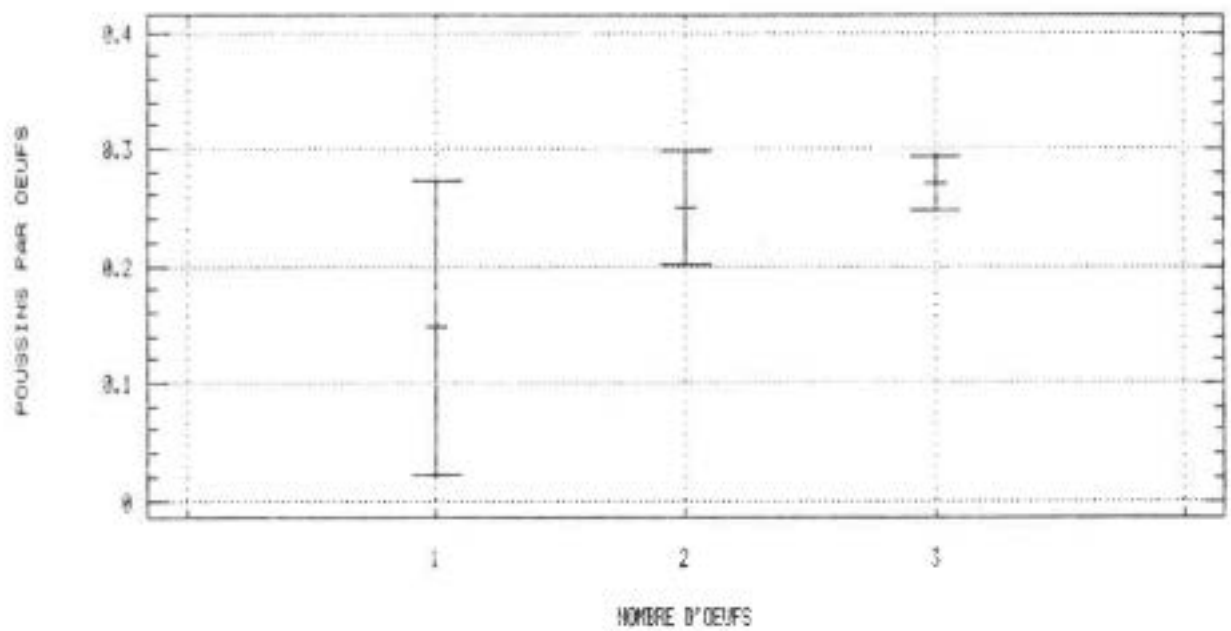


Figure 4.13

potentielle. Cela dit, ils s'écartent peu des résultats antérieurs qu'ils contribuent donc à confirmer et préciser.

### Calendrier de reproduction

Au plan du calendrier de reproduction, ce travail fournit les premiers éléments - très préliminaires - concernant les dates d'arrivée en fonction de l'âge. Quant aux pontes, elles ont lieu pour l'essentiel (plus de 90%) dans le mois qui sépare le 25 avril du 25 mai. A propos de ces dates de ponte, deux éléments peuvent prêter à discussion. C'est tout d'abord le caractère apparemment "tardif" des pontes bretonnes par rapport aux autres localités (date moyenne la plus tardive... avec celle des populations de la mer de Barentz). Cette différence ne reflète sans doute pas la réalité, et il faut plutôt y voir l'effet des méthodes utilisées et de la pression d'observation. Il est clair, entre autres, que la multiplication des années d'observation, combinée au suivi individuel des nids tout au long des saisons de reproduction conduit à prendre en compte des événements tardifs qui auraient davantage de chances d'échapper lors d'études plus ponctuelles. Ce retard apparent serait d'ailleurs d'autant plus surprenant (et c'est là le second élément de discussion) qu'en raison même de sa position géographique dans l'aire de reproduction de l'espèce, la Bretagne devrait, si les règles habituelles en la matière étaient respectées, connaître les dates de ponte les plus précoces d'Europe. Cas unique à notre connaissance, le goéland marin ne paraît pas manifester la traditionnelle corrélation entre latitude et retard dans les dates de reproduction. On ne peut s'empêcher de rapprocher ce fait de l'absence de variation morphométrique claire dans l'ensemble de l'aire de répartition (Cf. chapitre 3).

### Volume de ponte

Les variations du volume moyen de ponte sont généralement mises en relation avec trois types de facteurs :

- \* des facteurs génétiques individuels ;
- \* des facteurs physiologiques eux-mêmes soumis à variations spatio-temporelles (climat, nutrition...) ;
- \* l'âge des oiseaux, le nombre d'oeufs tendant à augmenter avec l'âge.

En intégrant ces différentes sources de variation, la prise en compte d'un grand nombre de pontes réparti sur plusieurs années est susceptible de fournir des résultats représentatifs d'une population moyenne. On ne s'étonnera donc pas de constater que le volume de ponte moyen calculé sur l'ensemble des pontes complètes de Banneg (N = 1099, 2.77 oeufs) ne diffère pas sensiblement de celui obtenu en cumulant tous les résultats publiés antérieurement (N = 594, 2.79 oeufs).



Si les données antérieures sont examinées individuellement (tableau 4.11), des différences apparaissent toutefois (Pays de Galles 1964, Danemark 1978, USA 1982...) qui pourraient être imputées à la faiblesse des effectifs étudiés, à l'effet d'années particulières... sans écarter l'impact éventuel des méthodes utilisées, et notamment de la difficulté à estimer si une ponte est complète ou non lorsque le suivi saisonnier est insuffisant (visites trop espacées, territoires non individualisés).

Tableau 4.11. Volumes moyens de ponte dans diverses localités atlantiques

(1) = effectif ; (2) = nombre de saisons d'étude ; (3) = nombre moyen d'œufs ; (4) = auteur.

LOCALITE	(1)	(2)	(3)	(4)
BANNEG	1099	9	2.77	ce travail
GALLES	14	1	2.90	Harris 1964
MER D'IRLANDE	56	2	2.80	Verbeek 1979
DANEMARK	36	5	2.67	Möller 1978
USA	48	1	2.83	Erwin 1971
USA	24	1	2.75	Butler + 1981
USA	51	1	2.98	Butler + 1982
USA	99	1	2.70	Burger + 1983
USA	266	1	2.80	Mc Gill 1985

### Succès de reproduction

Au contraire de ce qui vient d'être dit à propos du volume moyen de ponte, les résultats concernant la production (tableau 4.12) paraissent dans l'ensemble nettement plus faibles à Banneg ( $N = 1016$ , 0.74 poussin par couple reproducteur) qu'ailleurs ( $N = 445$ , 1.00 poussin par couple). Dans le cas de la production, il est vrai, l'influence des facteurs spatio-temporels est susceptible d'être beaucoup plus marquée, et de nouvelles sources de variation viennent s'ajouter à celles énumérées pour le volume de ponte (par exemple la densité des nicheurs, la prédation, etc...). Même si les sources de variation liées aux méthodes ne peuvent être écartées, il n'est guère possible de douter que, pour la décennie considérée, la production des goélands marins de l'archipel de Banneg se situe parmi les plus basses, n'ayant jamais excédé 1.3 poussin par couple en 8 ans.

L'effet négatif de la densité, évoqué à propos d'un très petit échantillon par Butler & Trivelpiece (1981), doit également être envisagé ici, l'archipel de Banneg étant l'une des premières localités des côtes françaises où l'on ait assisté à la concentration de plusieurs dizaines de couples sur un espace réduit. En 1983, année moyenne à cet égard, la production a pu

être mesurée simultanément à Banneg et Balaneg. Voisine de notre secteur d'étude, Balaneg a été colonisée plus récemment par les goélands marins, et les 16 nids observés en 1983 étaient très dispersés sur l'île : évaluée à 1.50 poussin par couple, leur production était bien supérieure aux 0.95 poussins par couple de Banneg cette année-là ( $t = 2.251$ ,  $P_{(1,42)} = 0.026$ ). Par ailleurs, la plus forte valeur du tableau 4.12 a été obtenue sur un échantillon presque exclusivement constitué de couples nichant isolément (Bergman 1982).

**Tableau 4.12. Productions dans diverses localités atlantiques**

(1) = effectif ; (2) = nombre de saisons d'étude ; (3) = nombre moyen de poussins par couple ;  
(4) = auteur ; (\*\*) = forte densité ; (\*) = faible densité.

LOCALITE	(1)	(2)	(3)	(4)
BANNEG	1016	8	0.74	ce travail
MER D'IRLANDE	56	2	0.64	Verbeek 1979
ECOSSE			1.54	Beaman 1978
FINLANDE	90	6	2.44	Bergman 1982
USA	48	1	1.25	Erwin 1971
USA (**)	15	1	0.47	Butler + 1981
USA (*)	9	1	2.11	Butler + 1981
USA	51	1	1.53	Butler + 1982
USA	266	1	0.92	Mc Gill 1985

#### Variations temporelles de la fécondité

Les deux paramètres de fécondité étudiés ici (volume de ponte et production) sont soumis de manière très significative à de fortes variations temporelles, interannuelles et saisonnières.

A l'échelle interannuelle, ce sont probablement les fluctuations climatiques qui constituent la principale source de variabilité. De façon attendue, les variations du volume de ponte ont beaucoup moins d'ampleur que celles de la production, les coefficients de variation sur la moyenne de ces deux paramètres étant respectivement de 2.3 et de 41.9%.

Relativement stables à l'échelle saisonnière, les deux paramètres montrent une nette diminution en fin de saison de reproduction. A Banneg, pour la décennie 1980, la chute se produit généralement pour les pontes déposées à partir du 20 mai. La baisse de production enregistrée pour les pontes tardives ne se contente pas de repercuter cette baisse du nombre d'oeufs, mais elle intègre un incontestable effet de la période sur le rendement de production. En d'autres termes, quel que soit leur volume, les pontes déposées après le 20 mai ont peu de chances d'aboutir, celles postérieures au 3 juin étant de toute manière vouées à l'échec.



### Cas de l'année 1989

Tout au long de ce chapitre, les résultats concernant l'année 1989 sont apparus comme hors normes à de nombreux égards :

- \* première date, dernière date et date médiane de ponte les plus tardives ;
- \* volume moyen de ponte le plus bas ;
- \* production la plus forte après 1982.

Ces éléments sont liés à d'autres anomalies, notamment en termes de démographie et de cinétique des populations (Cf. chapitre 3).

# DEMOGRAPHIE

---

"Par analogie avec la démographie humaine,; j'appelle *démographie*, l'ensemble des méthodes qui permettent d'obtenir à partir des paramètres - de fécondité, de mortalité,... - d'une population à un instant donné, la valeur du taux de croissance et des informations sur la structure de la population étudiée. La *démographie* considère donc explicitement des paramètres constants, et ne constitue donc qu'un premier pas dans l'analyse des mécanismes qui gouvernent la dynamique des populations.". Cette définition empruntée à Lebreton (1981) nous permet de préciser les limites et la portée du chapitre qui suit.

L'étude du fonctionnement d'une population d'oiseaux de mer passe donc par l'acquisition de données débouchant sur l'estimation d'un certain nombre de paramètres démographiques, estimations dont la précision pourra être évaluée en fonction de divers éléments (taille de l'échantillon, nombre de saisons d'étude...). Comme il est difficile d'appréhender le fonctionnement numérique d'une population sur la base de l'analyse simple des résultats de terrain, il est alors souhaitable d'introduire les valeurs obtenues dans des modèles qui permettent d'accéder à de nouveaux descripteurs démographiques, mais aussi d'évaluer l'influence des différents paramètres sur l'évolution démographique de la population étudiée. Enfin, si les données le permettent, il est intéressant de comparer le taux de croissance issu du modèle aux indices de tendance fournis par l'examen de la cinétique de population observée.

Compte tenu des caractéristiques démographiques générales des oiseaux de mer et du nombre de saisons d'études, là s'arrêtent les possibilités actuelles de traitement pour la population de goélands marins de Banneg. Encore faut-il préciser qu'il est encore bien trop tôt pour essayer d'évaluer certains paramètres et que, pour des raisons de taille de l'échantillon, le niveau de précision souhaitable n'est pas encore atteint pour d'autres résultats. Cela signifie que ce travail se bornera à l'aspect strictement démographique (fonctionnement théorique sur la base de paramètres moyens, c'est-à-dire supposés constants), et ne pourrait en aucun cas aborder la dynamique de population.

## (5) Cinétique

Faute de visites entre 1919 et 1955, il est impossible d'espérer fixer la date d'installation du goéland marin sur l'archipel de Banneg. Sachant que la colonisation de la Bretagne par cette espèce débute au milieu des années 1920 et qu'au cours des trente années suivantes la progression numérique a été extrêmement lente (Monnat, 1968), il n'est pas surprenant que Ferry (1956) n'ait trouvé qu'un seul couple reproducteur à Banneg lors de sa visite de 1955. Il est cependant probable que l'installation ici soit nettement postérieure à celle des Sept-Iles, de Camaret ou des Chausey.

La multiplication des visites à l'archipel permet ensuite de se faire une bonne idée du rythme d'accroissement de la colonie (tableau 5.1).

Tableau 5.1. Evolution des effectifs de goélands marins reproducteurs dans l'archipel de Banneg (1955-1990)

T = archipel de Banneg ; B = Banneg seule ; E = Enez Kreiz ; R = Roc'h Nir. Les indices de tendance n'ont pas été calculés pour Enez Kreiz en raison d'effectifs trop réduits

ANNEE	EFFECTIFS				INDICES DE TENDANCE		
	(T)	(B)	(E)	(R)	(T)	(B)	(R)
1955	1						
1959	2	1	0	1	1.19		
1965		5	1			1.31	
1968	10	3	1	6	1.20	0.84	1.22
1971	16	3	3	10	1.17	1.00	1.19
1973		7				1.53	
1976		10				1.13	
1977	51	16	0	35	1.21	1.60	1.23
1979	65	20	0	45	1.13	1.12	1.13
1981	92	20	1	71	1.19	1.00	1.26
1982	106	31	0	75	1.15	1.55	1.06
1983	126	48	1	77	1.19	1.55	1.03
1984	118	50	1	67	0.94	1.04	0.87
1985	132	57	2	73	1.12	1.14	1.09
1986	145	65	4	76	1.10	1.14	1.04
1987	150	73	3	74	1.03	1.12	0.97
1988	156	79	5	72	1.04	1.08	0.97
1989	129	61	6	62	0.83	0.77	0.86
1990	153	77	5	71	1.19	1.26	1.15

Comme à l'ordinaire, l'examen superficiel des courbes d'évolution est trompeur (figures 5.1 à 5.3) et doit

EVOLUTION DE LA POPULATION DE  
GELANDS MARINS A DANES SL.

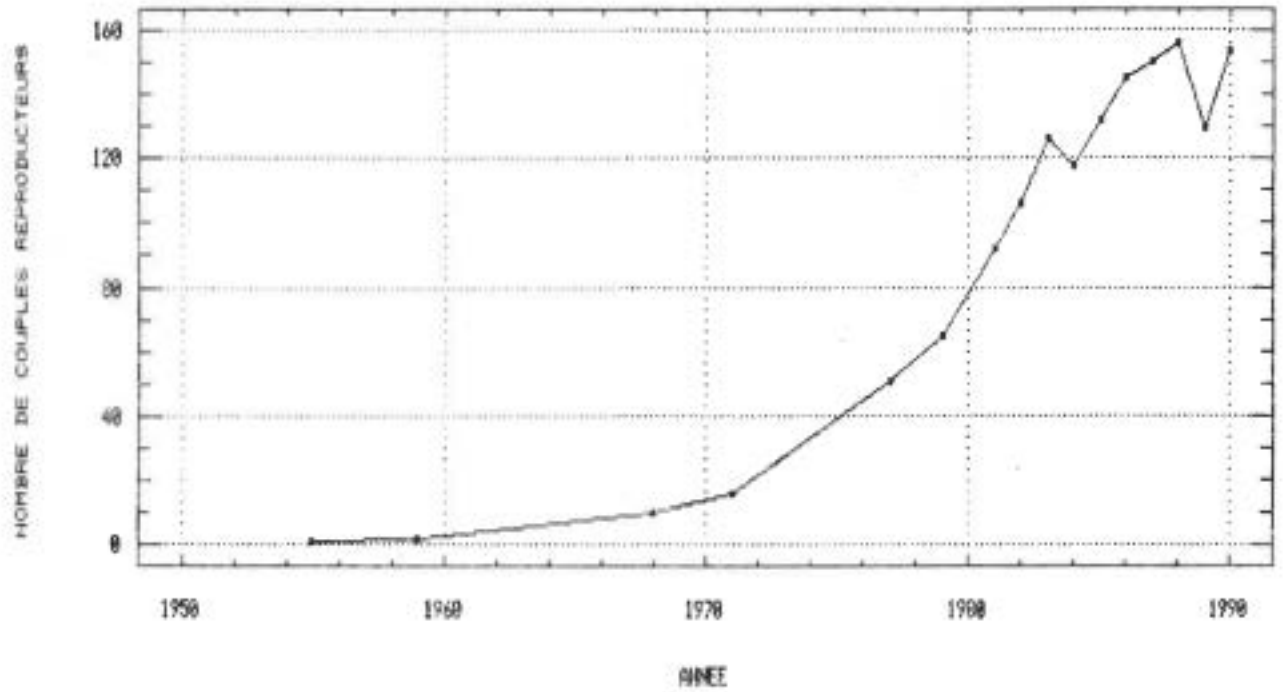


Figure 5.1

EVOLUTION DE LA POPULATION DE  
GELANDS MARINS SUR DANES S.S.

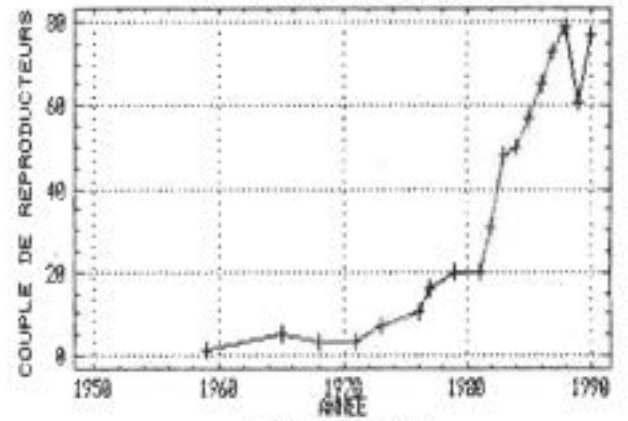


Figure 5.2

EVOLUTION DE LA POPULATION DE  
GELANDS MARINS A NUC A RIN

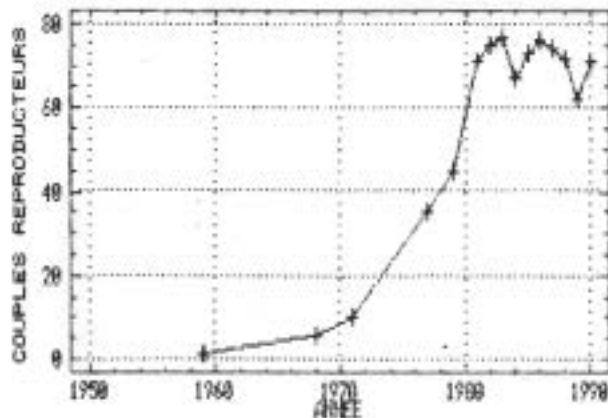


Figure 5.3

nécessairement être complété par l'étude des indices de tendance interannuels (réels) ou moyens (estimés). Des premières visites à 1980, l'irrégularité des recensements ne permet que des estimations moyennes annuelles de ce paramètre ; à partir de 1981 les décomptes sont très précis et, décrivant mieux la cinétique des colonies, ils permettent de mettre en évidence d'éventuels effets particuliers à une année.

### Archipel de Banneg

A l'échelle de l'archipel, deux phases principales peuvent être distinguées (figure 5.4) :

jusqu'en 1983, les indices de tendance sont forts, presque toujours supérieurs à 15% d'augmentation annuelle, ce qui implique selon toute vraisemblance des mouvements immigratoires ;

après cette date, ils décroissent nettement rejoignant, notamment de 1986 à 1988, des valeurs plus compatibles avec un fonctionnement autonome de la colonie.

Deux anomalies principales viennent entacher la relative régularité de ce schéma général : 1984 est marqué par une première diminution, modeste et passagère, des effectifs ; l'anomalie de 1989 est beaucoup plus évidente, et c'est probablement sa gravité même qui est à l'origine de la forte hausse enregistrée l'année suivante (phénomène de réajustement), puisque, calculé sur la période 1988-1990, l'indice de tendance est alors très voisin de la stabilité (0.99).

### Roc'h Hir et Banneg s.s.

Cette évolution générale reflète évidemment celles des deux colonies principales, Banneg s.s. et Roc'h Hir. Cela dit, les cinétiques de chacune montrent des différences de détail suffisamment marquées pour justifier un traitement séparé.

Dès le début, la colonie de Roc'h Hir a connu une croissance nettement plus rapide que celle de l'île principale : en dépit d'une superficie beaucoup plus réduite, elle héberge des effectifs doubles de ceux de Banneg de 1968 à 1982. Il ne faut donc pas s'étonner que la phase de fort accroissement s'y achève plus tôt. Dès 1981, c'est-à-dire dès le début du suivi régulier, on peut considérer que le nombre de couples reproducteurs y est stabilisé : de cette date à 1990, les indices de tendance annuels ne s'écartent pratiquement pas de l'unité (figure 5.5). Les deux exceptions notables concernent les années 1984-1985 et 1989-1990, qui correspondent chaque fois à une année de forte diminution (-13 et -14%) suivie d'une année de "réajustement" ; en fait, les taux moyens de multiplication annuels estimés pour chacune de ces périodes de deux ans sont eux-mêmes très proches de la stabilité (respectivement 0.97 et 0.99).

A Banneg (figure 5.6), la phase de forte croissance se termine un peu plus tard (1984) mais, contrairement à ce qui se passe

TAUX DE MULTIPLICATION

TAUX DE MULTIPLICATION DE 1955 A 1998  
( Archipel de BANNEB )

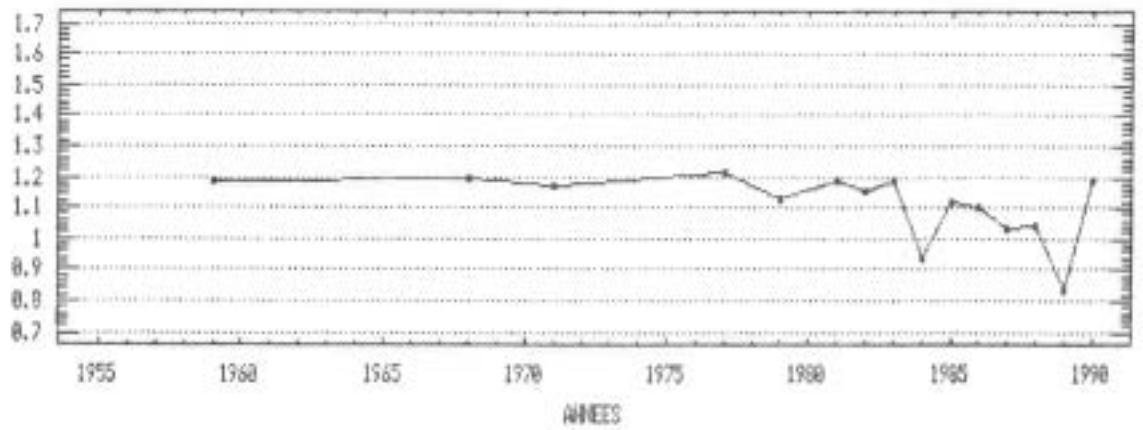


Figure 5.4

TAUX DE MULTIPLICATION

TAUX DE MULTIPLICATION DE 1955 A 1998  
( Ilot de ROC'H HIR )

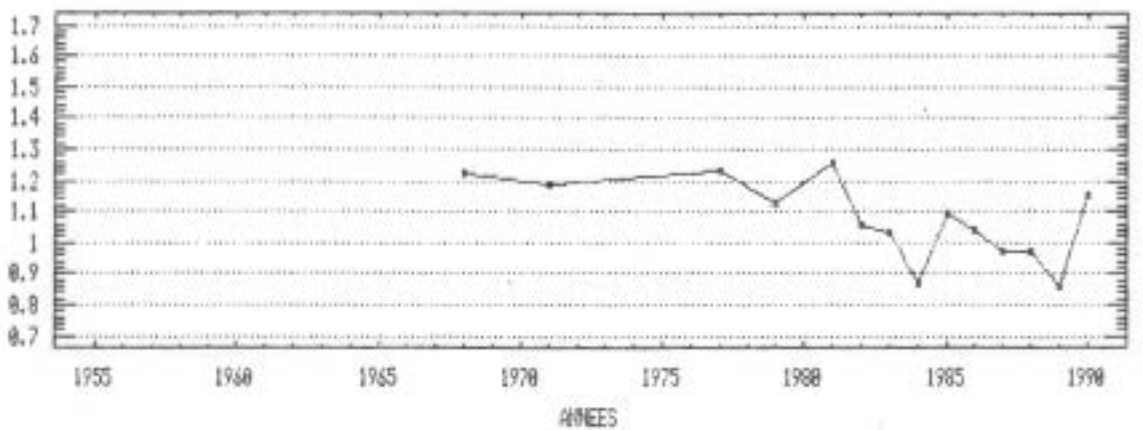


Figure 5.5

TAUX DE MULTIPLICATION

TAUX DE MULTIPLICATION DE 1955 A 1998  
( Ile de BANNEB )

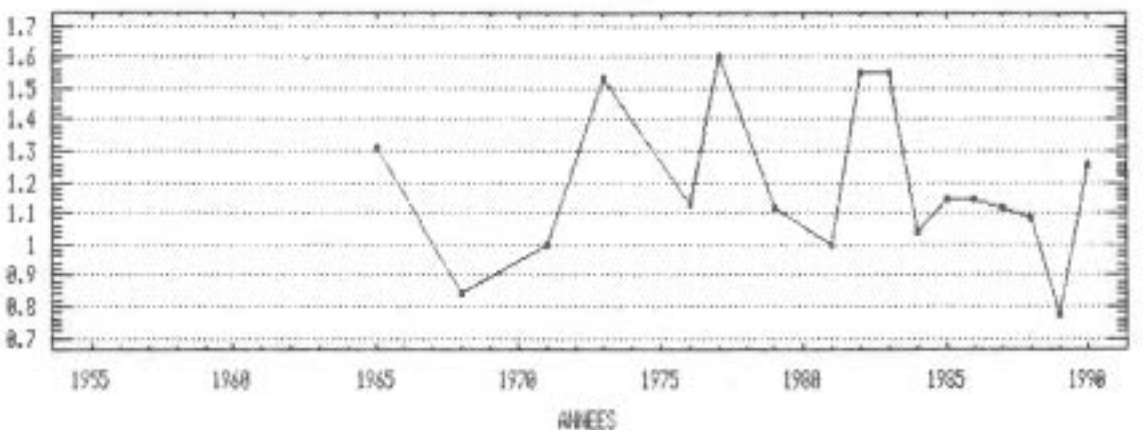


Figure 5.6



sur Roc'h Hir, la colonie augmente toujours de façon significative, les effectifs des deux îles étant aujourd'hui équivalents. Les deux années de diminution exceptionnelle y sont également bien marquées ; comme dans le cas précédent, elles sont suivies d'une année de "réajustement".

L'origine de ces divergences est probablement à rechercher d'une part dans les préférences écologiques traditionnelles de l'espèce, d'autre part dans la différence de taille des deux îles. C'est la propension du goéland marin à occuper en priorité des flots de taille exiguë qui expliquerait la colonisation préférentielle de Roc'h Hir. Après saturation de cet flot, le développement de la population se serait poursuivi sur Banneg dont la superficie offre encore de vastes possibilités d'extension.

Les hypothèses explicatives sur les cinétiques observées seront développées dans les chapitres suivants, en relation notamment avec les problèmes de densité et de proportion de reproducteurs.

#### Rapport à la cinétique générale

En raison de leur lourdeur, les recensements généraux des oiseaux marins reproducteurs de France ne sont entrepris qu'une fois par décennie. Pour le littoral atlantique, nous disposons des résultats de trois opérations (1969-70, 1978-79 et 1987-88) (tableau 5.2).

**Tableau 5.2. Evolution des effectifs reproducteurs de goélands marins en France au cours des trois recensements généraux**

N = effectif de l'année considérée ; X = indice de tendance entre deux recensements successifs. Dans certains cas, l'effectif retenu correspond à la moyenne des limites d'une fourchette : compte tenu du nombre d'années, l'effet sur les indices de tendance est négligeable.

	1970		1979		1988
	N	X	N	X	N
BANNEG	14	1.19	65	1.10	156
NORMANDIE	44	1.19	205	1.09	457
BRETAGNE	274	1.13	794	1.09	1784
SUD LOIRE	0		0		4
FRANCE	318	1.14	999	1.09	2245

Les indices de tendance enregistrés sur la période 1979-1988 sont remarquablement homogènes sur l'ensemble du littoral, et l'évolution constatée dans l'archipel de Banneg s'inscrit parfaitement dans ce cadre. Pour la décennie précédente (1970-1979), des divergences apparaissent entre les régions. L'indice de tendance noté à Banneg, plus élevé que pour l'ensemble des



populations atlantiques, se rapproche alors de celui des colonies normandes. On remarquera toutefois qu'au cours des années précédant immédiatement le premier recensement de 1969-1970, les populations bretonnes de goélands marins (à l'époque, 85 à 90% du total français) venaient de connaître un taux d'accroissement identique (1.19 selon Henry & Monnat 1981).

Enfin, l'archipel de Banneg a été l'un des premiers sites du littoral français à voir le développement d'une colonie monospécifique de goélands marins (tableau 5.3). Dès 1978 il comptait parmi les trois colonies de plus de 50 couples, et en 1988 il figurait parmi les deux seules localités à accueillir plus de 100 couples (Banneg s.s. et ses annexes sont ici regroupées en une unique colonie, de même que Keller et Keller Vihan).

---

**Tableau 5.3. Evolution de la taille des colonies de goélands marins sur le littoral atlantique français au cours des trois recensements généraux**

Les chiffres représentent le nombre de colonies correspondant à une taille donnée pour le recensement correspondant. La ligne "MOYENNE/COLONIE" correspond au nombre moyen de couples par colonie. Ce tableau comporte un certain nombre d'approximations liées à la difficulté de définir la notion de colonie dans quelques cas.

	1970	1978	1988
1 COUPLE	69	112	95
2-4 COUPLES	31	47	82
5-9 COUPLES	11	23	36
10-19 COUPLES	5	13	23
20-49 COUPLES	2	6	19
50-99 COUPLES		3	5
≥ A 100 COUPLES		1	2
<b>MOYENNE/COLONIE</b>	<b>2.7</b>	<b>4.9</b>	<b>8.6</b>

---

## (6) Paramètres démographiques

L'évolution interannuelle d'une population ainsi que sa structure d'âge sont sous la dépendance des paramètres démographiques fondamentaux, c'est-à-dire des flux réglant le nombre d'individus qui entrent et sortent de cette population au cours de chaque cycle annuel. Il est de coutume de classer ces paramètres en trois grandes catégories.

\* Les paramètres de survie quantifient les proportions de survivants d'une année à l'autre. La survie est souvent préférée à sa valeur complémentaire, la mortalité, en raison notamment de sa propriété multiplicative. Elle varie à des degrés divers en fonction de l'âge, du sexe, des facteurs externes...

\* Les paramètres de fécondité fluctuent également selon l'âge et divers facteurs externes. Ils sont essentiellement exprimés par les *productions* et les *proportions de reproducteurs* dans la population.

\* Les paramètres d'échange, généralement très mal maîtrisés, concernent les relations d'*émigration* et d'*immigration* avec les autres populations.

### Survies

L'estimation des survies fait à l'ordinaire appel à deux grands types de techniques :

\* celles qui sont basées sur les reprises, c'est-à-dire sur les informations concernant des oiseaux bagués retrouvés morts ;

\* celles qui sont fondées sur les contrôles, c'est-à-dire sur l'observation, en période de reproduction le plus souvent, d'oiseaux vivants porteurs d'un système de marquage individuel ; dans les paragraphes qui suivent, le terme de *recapture* devra être considéré comme synonyme de *contrôle*.

Les inconvénients des premières et les avantages des secondes ont souvent été mis en évidence et discutés (Lebreton 1981, Pasquet 1985, Migot 1987...). Les résultats présentés ici ont tous été obtenus à partir de l'analyse de contrôles.

## Méthodes

### Marquage

L'obtention de résultats fiables en termes de survie passe par la possibilité d'identification individuelle d'un nombre suffisant d'oiseaux. Le marquage des poussins permet ultérieurement de mesurer la survie en fonction de l'âge. Mais comme ce paramètre tend à se stabiliser plus ou moins rapidement selon les espèces, il est habituel de procéder en outre au marquage de reproducteurs pour obtenir plus rapidement la valeur de cette *survie adulte*.

Le principal problème posé par la capture elle-même est celui des perturbations causées par le passage et le séjour du bagueur dans la colonie. Divers auteurs (Kadlec & Drury 1968, Robert & Ralph 1975...) ont attiré l'attention sur les baisses de production que pouvaient entraîner les visites répétées des colonies de laridés. La capture des adultes a été effectuée au moyen de trappes disposées au dessus des nids, selon le protocole décrit par Mills & Ryder (1979).

Depuis 1981, 986 goélands marins ont été bagués dans l'archipel de Banneg (tableau 6.1). Tous ont été munis d'une bague métallique du CRBPO, parmi lesquels 531 seulement ont pu être munis d'un marquage pour l'identification à distance. C'est ce second système de marquage qui permet les contrôles utilisés dans les calculs de survie. Il consiste en un code de 4 bagues de couleur, 8 couleurs étant disponibles pour cela.

Tableau 6.1. Nombre de goélands marins marqués dans l'archipel de Banneg depuis 1981

ANNEE	ADULTES		POUSSINS	
	COULEUR	METAL	COULEUR	
1981		42		
1982		138		
1983	20	137		
1984	24	36		44
1985	27	12		49
1986	26	2		20
1987	20	28		52
1988	42	11		33
1989	15	24		103
1990	23	25		33
<b>TOTAL</b>	197	455		334

### Contrôles

La très grande majorité des contrôles est effectuée dans l'archipel de Banneg lui-même, au cours des saisons de

reproduction. Une part importante du travail de terrain lors des séjours sur l'île consiste précisément à rechercher à la jumelle les oiseaux porteurs de combinaisons colorées, que ceux-ci soient ou non cantonnés sur des territoires de reproduction. L'identification, c'est-à-dire la lecture du code de couleurs individuel, se fait le plus souvent au moyen d'un télescope, sans dérangement ni pour les oiseaux, ni pour la colonie.

Ont également été intégrés aux jeux de données les quelques contrôles effectués hors de l'archipel, soit par des membres réguliers de l'équipe travaillant sur le goéland marin, soit par des observateurs sûrs.

Les problèmes qui sont susceptibles de se poser au cours de cette étape concernent essentiellement l'identification des codes individuels, soit au moment de leur lecture (distance, lumière, bagues perdues ou masquées, inexpérience de l'observateur...), soit au moment de leur saisie. Ainsi, chaque année, il s'avère nécessaire d'éliminer ou de corriger un certain nombre de données manifestement erronées ou trop entachées d'incertitude.

#### *Traitement des données*

Les observations de terrain sont intégrées dans une base de données informatique qui, pour ce qui concerne les contrôles, utilise essentiellement trois types de fichiers :

- \* des fichiers de contrôle regroupant annuellement toutes les informations de terrain ;
- \* le fichier de baguage permettant de connaître l'âge et l'origine de l'individu contrôlé ;
- \* les fichiers bilans (en partie construits à partir des fichiers de contrôle), qui résument à un enregistrement les performances et le statut annuel de chaque individu, permettant ainsi de reconstituer l'histoire connue des oiseaux depuis la date de leur marquage.

C'est pour l'essentiel à partir des fichiers bilans que sont élaborés les histoires individuelles de capture-recapture nécessaires aux calculs de survie.

Le modèle d'estimation utilisé ici a été mis au point au long d'une série de travaux dont les plus récents sont ceux de Clobert & al. (1987) et de Pradel (1988). Les calculs proprement dits ont été effectués grâce à la dernière version (Pradel 1989) du programme *Surge* originellement élaboré par J.D. Lebreton et J. Clobert. Ce programme propose plusieurs modèles de calcul, en fonction d'hypothèses sur la dépendance ou, au contraire, de la constance des survies vis-à-vis soit de l'âge, soit du temps, soit de variables externes, diverses combinaisons d'hypothèses étant possibles.

## Résultats

Les survies adultes seront envisagées d'abord, pour trois raisons au moins : leur plus grande facilité d'obtention, leur précision supérieure en l'état actuel du travail, et surtout pour les hypothèses qu'elles permettent sur l'âge de stabilisation de ce paramètre chez les oiseaux marqués poussins.

### Survies adultes

Le jeu de données retenu ici (tableau 6.2) rassemble la totalité des contrôles de goélands marins reproducteurs de Banneg. A côté des oiseaux d'âge inconnu bagués alors qu'ils étaient déjà reproducteurs (4 ans au minimum), il intègre, à partir de leur année de première reproduction, les quelques individus d'âge connu s'étant reproduits avant 1990. Cela explique quelques divergences par rapport au tableau 6.1.

Tableau 6.2. Jeu de données utilisé pour l'estimation des survies adultes

$N_{i,j}$  = nombre d'oiseaux de l'année  $i$  contrôlés l'année  $j$  ;

$C_{i,j}$  = nombre d'oiseaux de l'année  $i$  jamais revus à dater de l'année  $j$

NOMBRE D'ANNEES DE RECAPTURE									7
ANNEES DE MARQUAGE (i)		83	84	85	86	87	88	89	
EFFECTIFS MARQUES		20	24	27	26	21	44	17	
ANNEES DE CONTROLE (j)		84	85	86	87	88	89	90	
$S_{1983}$		20	19	18	16	14	14	13	
$S_{1984}$			20	20	20	19	20	17	
$S_{1985}$				27	26	23	22	22	
$S_{1986}$					22	22	20	18	
$S_{1987}$						16	17	14	
$S_{1988}$							39	35	
$S_{1989}$								17	
$C_{1983}$		0	0	2	1	2	0	2	
$C_{1984}$			2	0	0	0	2	3	
$C_{1985}$				0	1	1	0	3	
$C_{1986}$					1	1	3	3	
$C_{1987}$						2	2	3	
$C_{1988}$							3	6	
$C_{1989}$								0	

Les quatre hypothèses classiques ont été testées sur ce jeu :

\* probabilité de survie (notée  $s$ ) et probabilité de recapture (notée  $p$ ) toutes deux variables en fonction du temps (modèle  $S_1 P_1$ ) ;

\* survie variable en fonction du temps, mais probabilité de recapture constante (modèle  $s_t p$ ) ;

\* survie constante, et probabilité de recapture variable en fonction du temps (modèle  $s p_t$ ) ;

\* survie et probabilité de recapture constantes (modèle  $s p$ ).

**Tableau 6.3. Résultats des tests de rapport de vraisemblance entre les différents modèles pris deux à deux**

La comparaison entre  $S$ ,  $P$  et  $S P$ , n'est pas possible (-) ; NS = non significatif

$S_t P$	$S P_t$	$S P$	
$P > 0.10$	$P > 0.50$	$P > 0.50$	$S_t P_t$
NS	NS	NS	
	(-)	$P > 0.50$	$S_t P$
		NS	
		$P > 0.10$	$S P$
		NS	

Les tests de rapport de vraisemblance ne montrent pas de différence significative entre ces différents modèles appliqués à notre jeu de données (tableau 6.3). Le modèle  $s p$  sera donc retenu pour les calculs ultérieurs. En moyenne, sur la période 1984-1990, la survie des goélands marins reproducteurs de Banneg a été de 95.3% (tableau 6.4).

**Tableau 6.4. Probabilités de survie des goélands marins adultes de Banneg : valeurs fournies par les modèles  $s_t p_t$  et  $s p$**

$s$  = probabilité de survie ; min et max = limites inférieure et supérieure de l'intervalle de confiance à 95% ; % = étendue relative de l'intervalle de confiance

*Modèle  $s_t p_t$*

ANNEE	S	MIN	MAX	%
1984	1.000			
1985	0.957	0.843	0.989	15.3%
1986	0.971	0.893	0.992	10.1%
1987	0.971	0.904	0.991	9.0%
1988	0.951	0.881	0.980	10.4%
1989	0.935	0.878	0.966	9.4%

*Modèle  $s p$*

0.953	0.930	0.969	4.0%
-------	-------	-------	------



Pour aucun des modèles testés ne sont apparues de différences significatives entre les survies des mâles et des femelles.

*Survies en fonction de l'âge*

Le jeu de contrôles utilisé ici concerne tous les oiseaux nés à Banneg qui ont reçu une combinaison colorée alors qu'ils étaient poussins (tableau 6.5). A partir de la première cohorte individuellement marquée en 1984, nous disposons donc de 6 années de recapture.

Tableau 6.5. Jeu de données utilisé pour l'estimation des survies en fonction de l'âge

$M_{i,j}$  = nombre d'oiseaux de l'année  $i$  contrôlés l'année  $j$  ;

$C_{i,j}$  = nombre d'oiseaux de l'année  $i$  jamais revus à dater de l'année  $j$

NOMBRE D'ANNÉES DE RECAPTURE		6					
ANNÉES DE MARQUAGE (i)		84	85	86	87	88	89
EFFECTIFS MARQUÉS		44	49	20	52	33	103
ANNÉES DE CONTRÔLE (j)		85	86	87	88	89	90
$B_{1984}$		3	9	7	6	6	5
$B_{1985}$			7	4	12	19	18
$B_{1986}$				1	2	5	7
$B_{1987}$					3	3	10
$B_{1988}$						3	5
$B_{1989}$							11
$C_{1984}$		24	1	3	5	3	3
$C_{1985}$			21	3	1	1	5
$C_{1986}$				12	0	0	1
$C_{1987}$					38	2	2
$C_{1988}$						27	1
$C_{1989}$							92

Dans ce cas, le modèle biologiquement pertinent est le modèle  $sa_{Pa}$ , dans lequel survies et probabilités de recapture varient en fonction de l'âge : la détermination des survies par classe d'âge est l'objet même de l'analyse, et l'expérience montre que le taux de retour aux colonies croît régulièrement au cours des années préreproductrices. Ce modèle permet cependant divers regroupements de paramètres en fonction d'hypothèses sur les âges de stabilisation des probabilités de survie et de recapture. Plusieurs hypothèses ont été testées, mais en raison de la faiblesse des effectifs et du manque de puissance du test des rapports de vraisemblance, aucune différence significative n'a été mise en évidence entre ces différentes tentatives. Ne seront donc présentés (tableau 6.6) que les résultats du fonctionnement de deux modèles :

\* le premier, pleinement dépendant de l'âge, évalue 12 paramètres, 6 de survie et 6 de recapture (en fait, pour la dernière année de recapture, il ne peut évaluer que le produit de la survie et de la recapture, d'où l'égalité parfaite des deux valeurs correspondantes pour la sixième année) ;

\* le second dépend également de l'âge, mais ne prend en compte que 2 paramètres de survie (première année opposée à toutes les autres) et 4 paramètres de recapture (dépendance de l'âge jusqu'à trois ans, constance ensuite).

Tableau 6.6. Probabilités de survie et de recapture des goélands marins de Banneg : valeurs fournies par le modèle  $S_a P_a$   
 $S$  = probabilité de survie ;  $P$  = probabilité de recapture ; min et max = limites inférieure et supérieure de l'intervalle de confiance à 95%

*Modèle pleinement dépendant de l'âge*

AGE	S	SURVIE		P	RECAPTURE	
		MIN	MAX		MIN	MAX
1 AN	.669	.412	.854	.139	.084	.222
2 ANS	.866	.204	.994	.201	.123	.312
3 ANS	.875	.302	.991	.409	.283	.548
4 ANS	.794	.525	.931	.689	.505	.827
5 ANS	.835	.325	.982	.760	.401	.937
6 ANS	.707	.256	.944	.707	.256	.944

*Modèle à 2 paramètres de survie et 4 paramètres de recapture*

Pour les survies, la catégorie de 2 ans correspond en fait à tous les oiseaux de plus d'1 an ; pour les recaptures, la catégorie de 4 ans correspond à tous les oiseaux de 4 ans et plus

1 AN	.698	.491	.847	.133	.086	.201
2 ANS	.834	.735	.902	.200	.130	.294
3 ANS				.424	.307	.550
4 ANS				.703	.547	.822

Au plan des *survies*, le modèle pleinement dépendant de l'âge appelle au moins trois remarques.

1. A première vue, les survies sembleraient se stabiliser dès l'âge de 2 ans.
2. La stabilisation semblerait se produire à un niveau nettement inférieur à la survie adulte.
3. La précision des résultats est extrêmement basse : tous les intervalles de confiance se recoupant très largement, aucune des différences de survie observée n'est significative. C'est au point que l'hypothèse d'une homogénéité totale des survies (modèle  $S_{Pa}$ ) ne serait pas rejetée par le test de rapport de vraisemblance.



La dernière constatation ne signifie pas qu'il faille *de facto* accepter cette hypothèse de l'homogénéité globale des survies : cela serait en contradiction avec toute la littérature antérieure en la matière. C'est surtout à la faiblesse des effectifs étudiés qu'il faut imputer le peu de précision des résultats.

Au plan des *recaptures*, le modèle pleinement dépendant de l'âge conduit à des résultats statistiquement plus fondés.

1. La précision des estimations est nettement meilleure, plusieurs intervalles de confiance ne se chevauchant pas : 1 an # 3-5 ans, 2 ans # 4-5 ans.
2. En première approximation, la probabilité de recapture se comporte de manière attendue : elle augmente en fonction de l'âge.
3. Ce paramètre ne semble se stabiliser qu'à 4 ans d'âge.

C'est l'ensemble de ces constatations qui a conduit au choix d'un modèle à deux paramètres de survie (1 an / 2ans et plus) et à quatre paramètres de recapture (1 an / 2ans / 3ans / 4 ans et plus). Ce modèle n'améliore guère la précision de l'estimation des survies. En revanche, il diminue nettement les chevauchements des quatre estimations de recapture (tableau 6.6, modèle à deux paramètres).

## **Fécondités**

Pour pouvoir estimer la fécondité globale d'une population, il faut au minimum être en mesure de chiffrer la fraction reproductrice de ladite population, et en connaître la production. Ces deux paramètres sont, à l'évidence, susceptibles de varier en fonction de l'âge, entre autres.

### **Proportions de reproducteurs**

#### *Accession à la reproduction*

Ce paragraphe constitue incontestablement le maillon le plus faible de cette étude. Les raisons en sont purement matérielles. Elles tiennent :

- \* au petit nombre de poussins individuellement marqués, spécialement au cours des premières années (1984 à 1986) ;
- \* à l'âge relativement tardif de première reproduction potentielle chez le goéland marin (4 ans).

Ainsi, c'est en 1988 que les premiers survivants de la cohorte de 1984 étaient susceptibles d'accéder pour la première fois à la reproduction. Sur les 44 oiseaux marqués cette année-là, 9

individus ont été revus de 1988 à 1990 : sur les 5 survivants de 1990, 3 ne se sont encore jamais reproduits (tableau 6.7).

**Tableau 6.7. Accession à la reproduction des oiseaux marqués  
poussins de 1984 à 1986**

(1) = nombre total d'individus en âge de se reproduire ( $\geq 4$  ans) observés de 1988 à 1990 ;

(2) = nombre de survivants en 1990 ; (3) = survivants de 1990 ne s'étant jamais reproduits

COHORTE	(1)	(2)	(3)
1984	9	5	3
1985	24	17	9
1986	7	7	7

Au total, sur les trois années où cela était possible (1988-1990), ce sont seulement 10 oiseaux d'âge connu qui se sont reproduits (tableau 6.8).

**Tableau 6.8. Age de première reproduction des oiseaux marqués  
poussins de 1984 à 1986**

COHORTE	4 ANS	5 ANS	6 ANS
1984	2	0	0
1985	2	6	
1986	0		

Il est facile de concevoir qu'il ne soit pas possible de se faire une idée précise des proportions de reproducteurs par classe d'âge à partir d'effectifs aussi faibles. Nous ne disposons en effet, en tout et pour tout, que de 16 cas de reproduction pour ces 10 oiseaux d'âge connu (tableau 6.9).

**Tableau 6.9. Cas de reproduction à Banneg d'oiseaux d'âge connu**  
Nombre d'individus reproducteurs/nombre d'individus observés

COHORTE	4 ANS	5 ANS	6 ANS
1984	2/ 6	2/ 6	2/5
1985	2/19	8/16	
1986	0/ 7		
<b>TOTAL</b>	4/32	10/22	2/5
<b>%</b>	13%	46%	

### Adultes

Il est courant de constater que, parmi les oiseaux ayant déjà acquis le statut de reproducteurs, certains ne se reproduisent pas tous les ans. On parle dans ce cas d'oiseaux *en année sabbatique*. Concernant la totalité des oiseaux marqués adultes ainsi que les oiseaux d'âge connu ayant acquis le statut de reproducteurs au cours de la période d'étude (179 individus), l'analyse portant sur les adultes était justiciable d'un traitement plus élaboré. Pour cela, un jeu de données destiné à une analyse de capture-recapture a été construit selon le principe suivant :

un oiseau bagué l'année  $i$  à Banneg fait l'objet d'une recapture l'année  $j$  s'il est contrôlé reproducteur l'année correspondante sur Banneg (tableau 6.10).

**Tableau 6.10. Jeu de données utilisé pour l'estimation des proportions de reproducteurs chez les adultes**

$N_{i,j}$  : nombre d'oiseaux de l'année  $i$  contrôlés reproducteurs l'année  $j$  ;

$C_{i,j}$  : nombre d'oiseaux de l'année  $i$  jamais revus reproducteurs à dater de l'année  $j$

NOMBRE D'ANNEES DE RECAPTURE									7
ANNEES DE MARQUAGE (i)		83	84	85	86	87	88	89	
EFFECTIFS MARQUES		20	24	27	26	21	44	17	
ANNEES DE CONTROLE (j)		84	85	86	87	88	89	90	
B1983		18	17	18	16	13	12	10	
B1984			19	20	20	18	15	12	
B1985				26	25	22	18	17	
B1986					22	17	14	13	
B1987						13	12	14	
B1988							25	29	
B1989								15	
C1983		0	0	2	2	2	2	2	
C1984			2	1	0	3	1	5	
C1985				1	1	3	1	4	
C1986					2	4	3	4	
C1987						4	2	1	
C1988							13	2	
C1989								2	

Dans ces conditions, la probabilité de recapture constitue une bonne approximation de la proportion de reproducteurs. Les estimations de la survie ne nous intéressant pas dans le cas présent, ce paramètre sera supposé constant. A partir de là, deux modèles ont été testés (tableau 6.11).

**Tableau 6.11. Proportions de reproducteurs chez adultes de Banneg : valeurs fournies par les modèles  $s_{R1}$  et  $s_{R2}$**

$P$  = proportion de reproducteurs ;  $min$  et  $max$  = limites inférieure et supérieure de l'intervalle de confiance à 95% ; % = étendue relative de l'intervalle de confiance

*Modèle  $s_{R1}$*

ANNEE	P	MIN	MAX
1984	.900	.560	.985
1985	.852	.709	.932
1986	.984	.894	.998
1987	.963	.892	.988
1988	.893	.803	.945
1989	.801	.708	.871
1990	.884	.755	.950

*Modèle  $s_{R2}$*

<b>TOTAL</b>	<b>.900</b>	<b>.866</b>	<b>.926</b>
--------------	-------------	-------------	-------------

Dans l'ensemble, les variations interannuelles de la proportion de reproducteurs sont peu significatives (modèle  $s_{R1}$ ). On remarquera cependant la faiblesse de ce paramètre en 1989, avec un intervalle de confiance ne recoupant pas ceux des années 1986 et 1987 dont les taux de reproducteurs paraissent spécialement élevés. En moyenne, environ 10% des goélands marins adultes de Banneg connaissent des années sabbatiques (modèle  $s_{R2}$ ).

### Productions

Ce paramètre a déjà été largement évoqué au chapitre 4. Une source de variation n'a toutefois pas été envisagée, à savoir l'influence de l'âge. La rareté, déjà soulignée, des cas de reproduction d'oiseaux d'âge connu n'a pas permis une analyse poussée de ce phénomène. Il a notamment fallu regrouper plusieurs classes d'âge de manière à obtenir des effectifs plus utilisables (tableau 6.12). Ont aussi été analysées dans ce sens les productions des goélands marins marqués adultes (tableau 6.13). L'âge précis de ces oiseaux n'est certes pas connu, mais il est possible de leur affecter un âge relatif selon le principe suivant :

\* au moment du marquage, un goéland marin reproducteur a, au minimum, l'âge potentiel de première reproduction, c'est-à-dire 4 ans ; il est donc affecté de l'âge 4+, cet âge relatif étant incrémenté d'un an chaque année.

Il va de soi que l'âge réel d'une cohorte ainsi définie est nécessairement supérieur à son âge relatif. Il y a néanmoins de bonnes raisons de penser que les oiseaux d'une cohorte adulte sont en moyenne plus âgés que ceux de la cohorte suivante :

\* en raison du vieillissement régulier de la fraction marquée :

\* et, de manière non moins évidente, parce que le renouvellement, c'est-à-dire le rajeunissement de la population, se fait obligatoirement par la fraction non marquée (et ce d'autant plus que, chaque année, la stratégie de marquage favorise *a priori* les occupants de sites nouveaux).

---

Tableau 6.12. Production des oiseaux d'âge connu

AGE	N	PROD	MIN	MAX
4 à 6 ans	29	.345	.060	.630
7 à 9 ans	17	.471	.098	.843

---

La différence de production observée entre les deux groupes d'oiseaux d'âge connu (tableau 6.12) irait dans le sens attendu ; elle n'est cependant pas significative au seuil de 5%.

---

Tableau 6.13. Production des oiseaux marqués adultes

AGE	N	PROD	MIN	MAX
4+ ans	67	.373	.183	.564
5+ ans	43	.674	.437	.912
6+ ans	49	.592	.369	.815
7+ ans	48	.791	.567	1.017
8+ ans	49	.755	.532	.978
9+ ans	46	.783	.553	1.012
10+ ans	33	.758	.486	1.029

---

Les résultats d'une analyse de variance effectuée sur les productions en fonction de l'âge relatif (tableau 6.13, figure 6.1) sont à peine significatifs ( $F = 2.130$ ,  $P_{(6, 325)} = .0496$ ). Cependant, de façon attendue, c'est la production de la classe d'âge la plus jeune (4+ ans) qui est la plus basse, significativement plus faible que celle d'au moins une classe d'âge supérieure (7+ ans). On notera que, la production moyenne se stabilise à partir de 7+ ans à une valeur (0.79) voisine de celle calculée pour l'ensemble de la population (0.74) au chapitre 4.

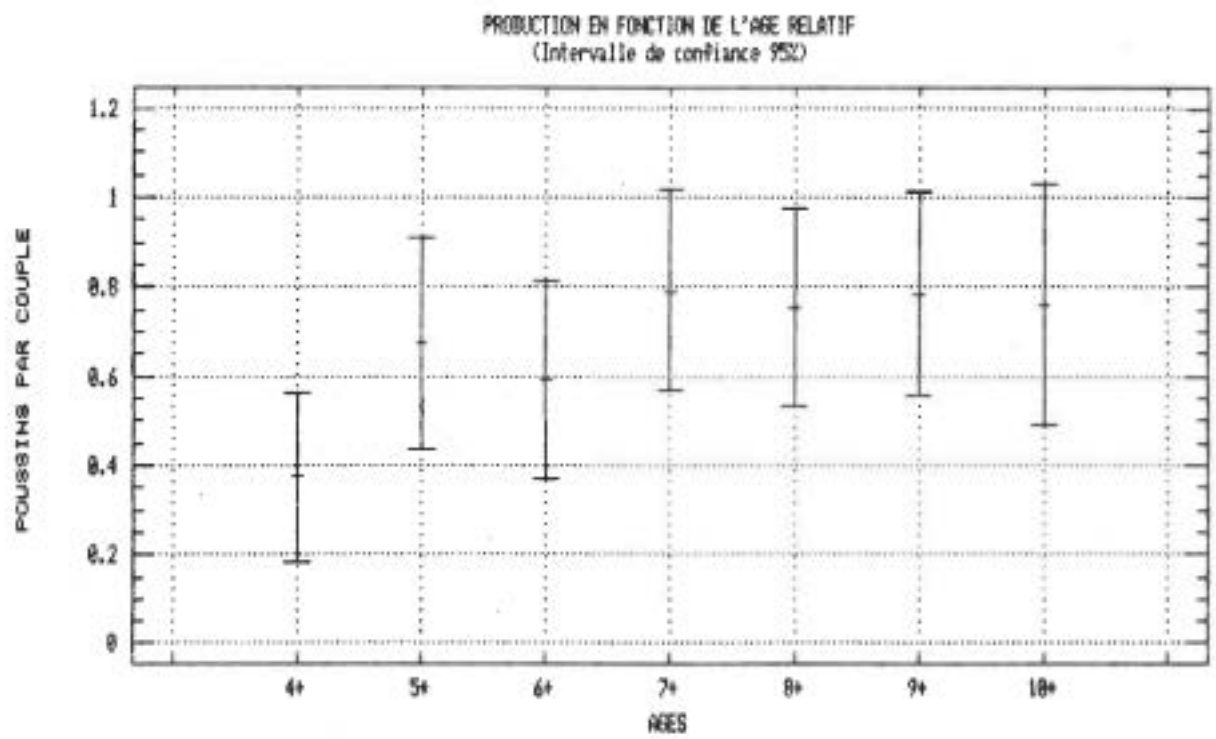


Figure 6.1

## Echanges

Les paramètres d'échanges ne sont qu'exceptionnellement pris en compte dans les travaux de démographie animale. La raison essentielle en est probablement à rechercher dans les difficultés pratiques quasi insurmontables auxquelles se confrontent les expérimentateurs dès qu'ils se proposent de les mesurer directement.

En termes d'émigration, cela supposerait en effet un effort particulier - et probablement considérable - de contrôle à différentes échelles géographiques. On sait que, même dans une colonie bien suivie, une forte pression d'observation n'aboutit pratiquement jamais à une probabilité de recapture de 100%. On imagine donc la lourdeur des protocoles à mettre en oeuvre pour espérer parvenir à des résultats comparables dans l'ensemble des localités voisines, et *a fortiori* plus lointaines, où les oiseaux marqués originaires de la population étudiée sont susceptibles de se disperser.

Quant à la mesure de l'émigration, elle se heurte à des difficultés plus grandes encore : impliquant l'identification du statut allochtone des oiseaux concernés, elle suppose soit un marquage total de la population étudiée - ce qui n'est qu'exceptionnellement possible -, soit un marquage plus ou moins massif de toutes les colonies, voisines ou non, susceptibles de nourrir le processus immigratoire.

L'évaluation des flux d'échange reste donc aujourd'hui un champ de recherche très largement ouvert. En l'absence de techniques faciles à mettre en oeuvre, les études démographiques se contentent généralement de répertorier les indications de la réalité des échanges. Ces indications sont de deux ordres :

- \* les oiseaux contrôlés de façon plus ou moins aléatoire hors de leur population d'origine ;
- \* les divergences constatées entre certains faits d'observation et les résultats attendus du jeu des paramètres démographiques mesurés.

### *Déplacements d'oiseaux marqués à Banneg*

Ces mouvements concernent deux catégories de phénomènes.

1. Le changement de site de reproduction, à diverses échelles géographiques, de la part d'oiseaux préalablement installés comme reproducteurs (défaut de fidélité au site de reproduction).

Outre les nombreux exemples de déplacements de faible ampleur au sein des colonies étudiées, 7 cas de ce type ont été enregistrés dans le cadre de ce travail, dont 3 concernent des échanges entre îlots de l'archipel de Banneg et 4 des mouvements plus lointains, jusqu'à la rade de Brest (40 kilomètres). De manière



classique, ces échanges émigratoires suivent généralement un échec de reproduction.

2. L'installation ailleurs, dès leur première reproduction, d'oiseaux nés à Banneg (défaut de philopatrie).

Jusqu'à ce jour, nous n'avons eu connaissance que d'un cas certain d'oiseau marqué poussin à Banneg qui se soit installé ailleurs dès sa première tentative de nidification ; encore faut-il préciser que la localité d'émigration est Balaneg, l'île la plus voisine dans l'archipel de Molène (3 kilomètres). Cela dit, l'installation d'oiseaux natifs de Banneg dans des localités plus éloignées est hautement probable au vu de contrôles ponctuels effectués dans des populations peu ou pas suivies. Cette hypothèse fait référence au cas de trois oiseaux de cinq ans, jamais revus dans l'archipel, mais observés au printemps 1990 dans des localités où leur reproduction, quoique possible, n'a pas été établie : en baie de Morlaix (85 kilomètres au nord-est, 2 oiseaux) et à la pointe d'Arçay (300 kilomètres au sud-est, 1 oiseau).

#### *Installation à Banneg d'oiseaux étrangers*

Une femelle baguée dans les îles britanniques se reproduit à Roc'h Hir depuis 1986 au moins.

#### *Autres indications*

A titre d'exemple, la stabilisation apparente des survies d'oiseaux d'âge connu à une valeur très inférieure aux survies adultes (83% contre 95%) suggère l'existence d'un flux émigratoire de la part des jeunes oiseaux. Ces éléments seront discutés plus avant dans le chapitre suivant.

## **Conclusion**

Le jeu de paramètres démographiques réuni dans le cadre de cet étude est certainement le plus complet actuellement disponible pour l'espèce. Seul Beaman (1978) s'était essayé à dégager un bilan du fonctionnement d'une population écossaise de goélands marins. Ses résultats n'étant malheureusement publiés que sous la forme d'un court résumé de conférence, il n'est pas possible d'en apprécier la robustesse statistique (taille de l'échantillon, type de traitement, variabilité, nombre d'années d'étude...).

En sept années de recapture (1984-1990), un total de 570 contrôles annuels concernant 179 individus reproducteurs a permis d'estimer la survie moyenne adulte à 95.3%, avec un intervalle de confiance situé dans une fourchette d'environ 4%. On retiendra que la précision des résultats reste insuffisante, ne permettant en tout cas pas de dégager de variations



interannuelles ni de différences liées au sexe. Un tel résultat est sans surprise eu égard à la faiblesse relative de l'échantillon et à l'ordre de grandeur élevé de la survie (Pasquet, 1985). Si imprécise soit-elle, cette estimation n'en est pas moins la seule utilisable actuellement ; elle ne diffère sans doute pas significativement de l'unique survie publiée à ce jour pour le goéland marin : 96-97% selon Beaman (1978), dans des circonstances expérimentales non précisées. Elle est enfin légèrement supérieure aux survies moyennes des goélands argentés de la région, calculées par les mêmes méthodes : 89% (85-93%) pour la période 1983-1986 (Migot, 1987).

En six années de recapture (1985-1990), n'ont pour l'instant pu être rassemblés que 146 contrôles annuels sur un total de 301 goélands marins individuellement marqués alors qu'ils étaient poussins. La précision des estimations de survies obtenues à partir de ces données est donc encore plus médiocre que pour les survies adultes. N'ont pour l'instant été retenues que deux valeurs : 69.8% en première année, et 83.4% au delà. Une fois de plus, la comparaison n'est possible qu'avec des résultats obtenus au moyen de techniques semblables sur une espèce voisine : chez les goélands argentés bretons, la survie en première année est de 71% en moyenne (Migot, 1987) ce qui, compte tenu de l'imprécision des résultats, n'est guère différent. A partir de l'âge de 2 ans, les survies des goélands marins d'âge connu paraissent se stabiliser à 83% environ, c'est-à-dire à une valeur très inférieure à celle des survies adultes. L'explication de cette anomalie ne tient probablement pas exclusivement à la faible précision des estimations, mais pourrait faire intervenir, entre autres, des phénomènes d'émigration. Cette hypothèse trouverait un élément de confirmation dans le contrôle à longue distance de trois oiseaux de cinq ans jamais revus dans l'archipel depuis leur marquage.

Le trop petit nombre de cas de reproduction d'oiseaux d'âge connu n'autorise pas l'estimation des proportions de reproducteurs par classe d'âge. En revanche, l'utilisation de méthodes de capture-recapture sur l'échantillon des reproducteurs a pour la première fois permis d'estimer les proportions d'oiseaux en année sabbatique. En règle générale, les études démographiques postulent que la stabilisation de ce paramètre s'effectue à 100% de reproducteurs. Ce n'est probablement jamais le cas, et cette étude montre que la proportion annuelle de reproducteurs n'est, en moyenne, que de 90% chez les oiseaux s'étant déjà reproduits au moins une fois. Ce paramètre subit en outre des variations interannuelles : au cours de la période 1984-1990, l'année 1989, notamment, se caractérise par la forte proportion d'individus en année sabbatique.

Quant aux productions, elles sont aussi fonction de l'âge, ne se stabilisant à une performance voisine de la moyenne générale (0.74 poussin par couple) que pour des oiseaux âgés de 7 ans au moins.

## (7) Fonctionnement de la population

A partir du jeu de paramètres obtenu au paragraphe précédent, il est possible de se faire une idée plus globale du fonctionnement de la population étudiée au moyen de modèles simulant ce fonctionnement selon différents scénarios. Le modèle utilisé ici est le *modèle matriciel de Leslie*, décrit dès 1945, et régulièrement appliqué depuis une décennie environ à diverses populations d'oiseaux, notamment d'alcidés (Pasquet, 1985) et de laridés (Lebreton & Isenmann, 1976 ; Lebreton, 1981 ; Migot, 1987 ; Danchin, 1988).

Le modèle de Leslie présuppose :

- \* la constance des paramètres démographiques au cours du temps (utilisation de paramètres moyens) ;
- \* une répartition équilibrée des sexes (permettant de ne prendre en compte que la population femelle) ;
- \* l'équilibre des flux d'immigration et d'émigration (leur somme est nulle, la population peut être considérée comme fermée).

Les entrées du modèle sont, pour chaque classe d'âge :

- \* la proportion de reproducteurs ;
- \* la production moyenne ;
- \* la probabilité de survie annuelle.

A partir de là, le fonctionnement du modèle matriciel aboutit au calcul de plusieurs paramètres caractéristiques de la population considérée (c'est-à-dire définie par les divers paramètres d'entrée) :

- \* le taux de multiplication annuel asymptotique ;
- \* la durée de génération, correspondant à l'âge moyen des femelles reproductrices ;
- \* la structure d'âge stable asymptotique de la population.

## Résultats

### Choix des paramètres

Outre les paramètres d'entrée énumérés ci-dessus, le programme de calcul utilisé (Lebreton, 1981) demande de fixer l'âge de première reproduction et l'âge de stabilisation des paramètres démographiques.

#### *Age de première reproduction*

La littérature est pratiquement muette sur l'âge potentiel de première reproduction chez le goéland marin, puisque Cramp (1983) est le seul à fournir une indication - au demeurant très vague - à ce sujet : "*First breeding usually at 4-5 years*". Par ailleurs, aucun des dix oiseaux d'âge connu qui se sont reproduits à Banneg au cours de la période d'étude ne l'a fait avant l'âge de 4 ans. Notons toutefois que des oiseaux de 3 ans auraient été capturés sur des nids en URSS (Dementiev & Gladkov, 1951). Faute de renseignements plus détaillés, l'âge potentiel de première reproduction du goéland marin sera donc fixé à 4 ans. D'ailleurs, pour le goéland argenté dont on sait que quelques individus sont également susceptibles de se reproduire dès 3 ans, les publications qui s'attardent sur ce sujet ne prennent effectivement en compte que les classes d'âge supérieures ou égales à 4 ans (Chabrzyk & Coulson, 1976 ; Migot, 1987).

#### *Proportions de reproducteurs*

L'âge de stabilisation des paramètres démographiques est, à l'évidence, encore plus délicat à évaluer. Nous avons en effet vu au paragraphe précédent que chacun des trois paramètres d'entrée du modèle était susceptible de varier avec l'âge. Il faudra donc choisir celui d'entre eux qui est limitant à cet égard, c'est-à-dire celui qui met le plus de temps à atteindre une valeur stable. On peut d'emblée écarter la production puisqu'il est facile de démontrer que l'introduction dans la matrice d'une valeur moyenne pour l'ensemble de la population, toutes classes d'âge confondues, aboutit aux mêmes résultats que l'utilisation des productions propres de chaque classe (Pasquet, 1985). Restent les proportions de reproducteurs et les survies. Malheureusement, il s'agit là des deux éléments les plus mal maîtrisés de la série.

Pour les proportions de reproducteurs, nous ne pouvons raisonnablement disposer que d'estimations grossières pour les classes de 4 et 5 ans, respectivement calculées sur des effectifs de 32 et 22 individus (tableau 6.9). Pour le reste, il nous faut nécessairement extrapoler à partir de données de la littérature. Il n'en existe pas concernant le goéland marin, mais des indications peuvent être tirées de séries concernant le goéland argenté (Migot, 1987) et la mouette tridactyle (Monnat, inédit) (tableau 7.1). Ce tableau appelle deux remarques :

\* la stabilisation des proportions de reproducteurs se produit à 6 ans chez la mouette tridactyle et à 7 ans chez le goéland argenté ;

\* à la différence de ce qui est supposé chez le goéland argenté, le niveau de stabilisation est nettement inférieur à l'unité chez la mouette tridactyle.

Tableau 7.1. Proportions de reproducteurs par classe d'âge chez le goéland argenté et la mouette tridactyle  
d'après Migot (1987) et Monnat (inédit)

AGES	3	4	5	6	7+
GOELAND ARGENTE	0	0.14	0.69	0.92	1.00
MOUETTE TRIDACTYLE	0.18	0.51	0.74	0.84	0.84

Compte tenu de ces éléments et de ce que nous savons par ailleurs sur l'espèce, il est raisonnable de penser que la proportion de reproducteurs ne se stabilise pas avant 7 ans chez le goéland marin. Pour prendre en compte l'incertitude à ce sujet, deux hypothèses de stabilisation ont été testées, à 7 et 8 ans. Quant au niveau de stabilisation, il ne peut être que la valeur du taux moyen annuel de reproducteurs chez les adultes. Nous avons montré qu'il était nettement inférieur à l'unité (0.90), situation semblable à celle de la mouette tridactyle. Il est d'ailleurs hautement probable que cette dernière constatation soit la règle, et qu'il faille désormais abandonner l'hypothèse classique de proportions maximales de reproducteurs atteignant l'unité. Des indices dans ce sens existent également chez les alcidés (Pasquet, 1985).

A partir des valeurs extrêmes calculées pour la population de Banneg il est donc possible, par interpolation, d'aboutir à des jeux plausibles de paramètres (tableau 7.2).

Tableau 7.2. Proportions de reproducteurs par classes d'âge utilisées pour les bilans démographiques chez le goéland marin  
(les valeurs suivies d'un \* sont interpolées)

AGES	4	5	6	7	8+
stabilisation 7 ans	.13	.45	.75*	.90	.90
stabilisation 8 ans	.13	.45	.70*	.80*	.90

### Productions

Comme indiqué ci-dessus, l'introduction dans le modèle d'une valeur unique de production se justifie pour au moins deux raisons :

\* calculée de manière globale sur plusieurs années et sur l'ensemble de la population, elle intègre au mieux le poids réel des différentes classes d'âge pour la période considérée ;

\* on peut montrer que les résultats ainsi obtenus sont identiques à ceux qui résulteraient d'une différenciation des productions en fonction de l'âge.

Pour les calculs courants, la production sera donc systématiquement fixée à 0.74 poussin par couple, valeur obtenue rappelons-le sur un échantillon de plus de 1000 couples et sur 8 saisons d'étude.

### Survies

Chez les oiseaux, il est classique de considérer que les survies se stabilisent dès l'âge de 2 ou de 3 ans. Et il n'y a pas de raison d'imaginer qu'à l'échelle de l'espèce ou de la métapopulation, le goéland marin fasse exception à cette règle simple. On pourrait donc a priori penser que, chez cet oiseau, les survies ne constituent pas le paramètre limitant en matière de stabilisation des paramètres démographiques, puisque la proportion maximale de reproducteurs ne serait pas atteinte avant 8 ans. En réalité divers indices exposés au chapitre précédent permettent d'avancer que l'archipel de Banneg ne fonctionne pas comme une métapopulation, en particulier en termes de survie.

Le principal problème à cet égard réside dans la forte divergence constatée entre le niveau de stabilisation des survies chez les oiseaux d'âge connu, et la survie moyenne adulte calculée par le modèle  $s_r$ . Il semble bien que l'explication la plus immédiate de cette anomalie soit à rechercher non pas dans une réelle différence de survie entre "adultes" et "immatures", mais dans une différence de survie-retour entre les deux catégories. Cela signifierait l'existence d'un flux émigratoire non négligeable de la part des oiseaux nés à Banneg pendant la période d'étude. Tout semble donc se passer comme si, en schématisant, la vie des goélands marins natifs de l'archipel comportait deux phases vis-à-vis des survies, ou plus exactement des survies-retours :

\* une phase d'immaturité au cours de laquelle, en dépit de la classique tendance à la philopatrie, un certain nombre de jeunes oiseaux, qu'ils aient ou non été revus dans leurs colonies d'origine, finissent par émigrer, ce qui provoque une baisse sensible des taux de retour, c'est-à-dire des survies apparentes ;





\* soit respecter le schéma général probable de survie de l'espèce, et n'utiliser que 2 paramètres de survie, avec stabilisation à 2 ans au niveau adulte (95.3%) ;

\* soit tenir compte du schéma local de fonctionnement dans le domaine des survies, et retenir 3 valeurs (un paramètre pour la première année, un autre pour la phase d'immaturité et un troisième pour les reproducteurs).

Dans le second cas, la période d'immaturité peut en théorie durer au moins tant que le pourcentage de reproducteurs n'est pas lui-même stabilisé, c'est-à-dire jusqu'à 7 ou 8 ans. Cette solution a toutefois l'inconvénient de ne pas respecter l'un des postulats préliminaires à l'utilisation du modèle de Leslie, en prenant en compte un (et un seul !) paramètre d'échange probable.

### Simulations

Dans un premier temps, le modèle de Leslie a été utilisé pour tester l'influence de l'âge de stabilisation des proportions de reproducteurs sur le fonctionnement de la population. Entre 7 et 8 ans les différences observées paraissent suffisamment faibles pour que, par la suite, l'influence de ce facteur soit considérée comme négligeable (tableau 7.5, figure 7.1).

Tableau 7.5. Taux de multiplication et durées de génération en fonction de l'âge de stabilisation des proportions de reproducteurs

diff. = différence entre les deux valeurs du même paramètre

AGE DE STABILISATION	7 ANS	8 ANS	DIFF.
TAUX DE MULTIPLICATION	1.0529	1.0520	0.09%
DUREE DE GENERATION	14.9701	15.1852	1.4%

Ce point étant considéré comme acquis et la valeur de la production présentant de bonnes garanties de robustesse, les trois hypothèses testées pour aborder le problème de l'âge de stabilisation des survies (tableau 7.4) ont pour paramètres communs :

\* des proportions de reproducteurs stabilisées à 8 ans (tableau 7.2),

\* une production moyenne de 0.74.

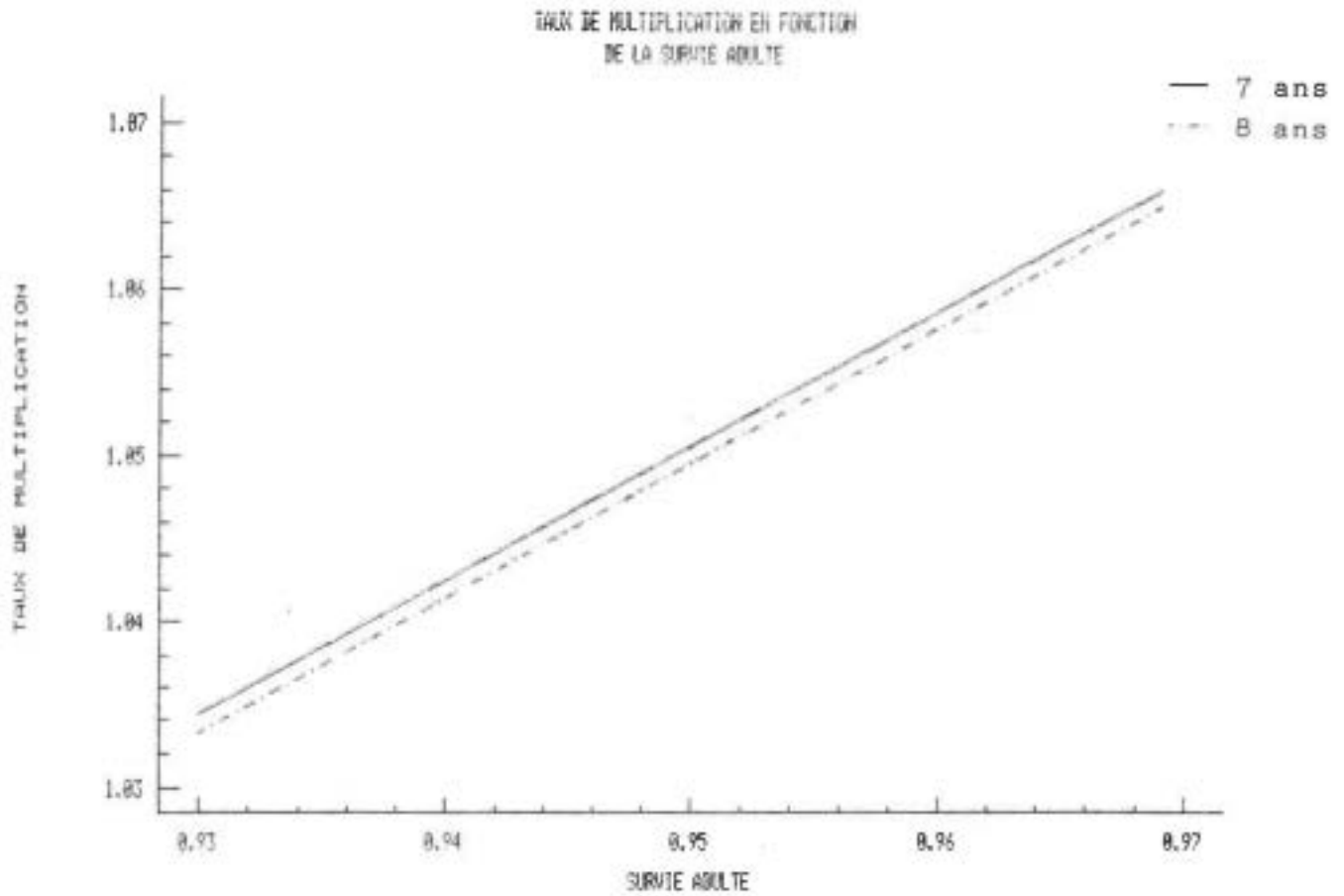


Figure 7.1

**HISTOGRAMME DE LA POPULATION A BANNEG**  
(Hypothese moyenne)

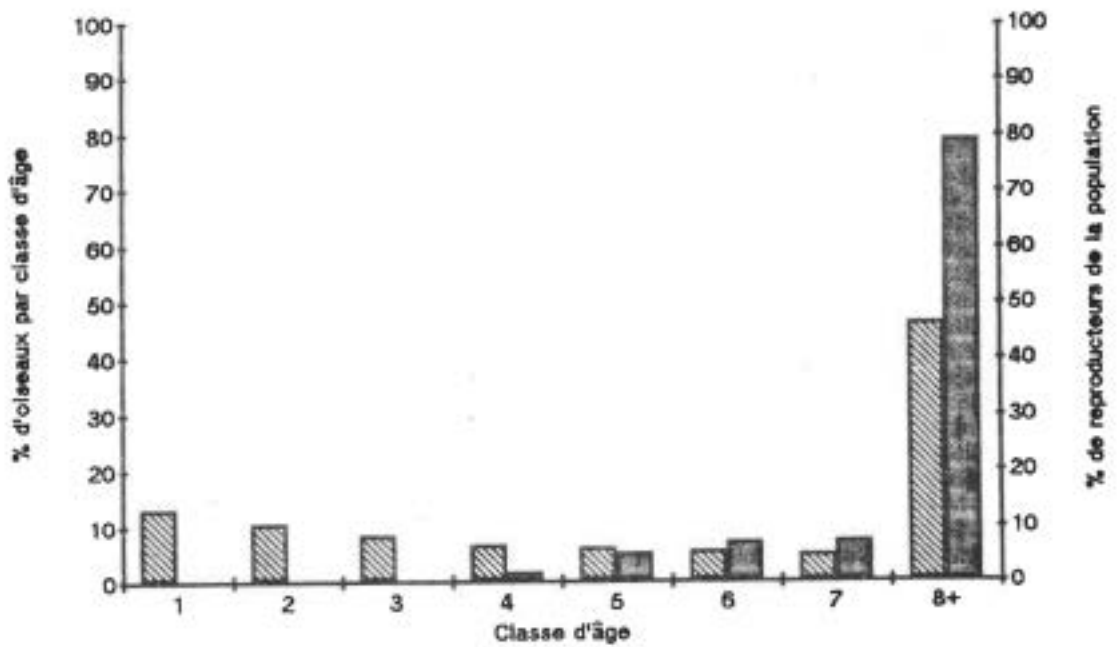


Figure 7.2



Les trois hypothèses concernant les survies sont les suivantes :

- \* 1 = hypothèse basse : stabilisation à 8 ans et phase d'immaturité longue, s'étendant de 2 à 7 ans ;
- \* 2 = hypothèse intermédiaire : stabilisation à 5 ans et phase d'immaturité moyenne, s'étendant de 2 à 4 ans ;
- \* 3 = hypothèse haute : stabilisation à 2 ans, pas de phase d'immaturité.

Tableau 7.6. Taux de multiplication et durées de génération en fonction de l'âge de stabilisation des survies

1 = hypothèse basse ; 2 = hypothèse intermédiaire ; 3 = hypothèse haute

HYPOTHESE	1	2	3
TAUX DE MULTIPLICATION	1.0284	1.0520	1.0826
DUREE DE GENERATION	17.8920	15.1852	12.8706

Parmi les paramètres issus du modèle (tableau 7.6, figure 7.2), ni les structures d'âge ni les durées de génération ne sont simplement calculables à partir des données de terrain. En revanche, les taux de multiplication annuels peuvent être confrontés aux indices annuels de tendance facilement obtenus à partir des recensements successifs.

On notera tout d'abord que les taux de multiplication du tableau 7.6 s'inscrivent tous trois dans la fourchette des indices de tendance de la période correspondante (de 0.99 à 1.19 pour l'archipel de Banneg entre 1983 et 1990) (tableau 5.1). En fait, comme les taux de multiplication correspondent à des moyennes pour la période 1983-1990 (l'estimation des survies n'est possible qu'à partir de 1984), il serait plus judicieux de les comparer à l'indice de tendance moyen calculé sur le même intervalle de temps : celui-ci est de 1.0281. En se gardant d'accorder trop de crédit à la parfaite concordance entre cette valeur observée et le taux de multiplication issu de l'hypothèse basse (1.0284), force est de constater que cette dernière paraît actuellement la mieux adaptée pour rendre compte du fonctionnement de la population de goélands marins de Banneg au cours des années 1980.

#### Analyse de sensibilité

La précision du taux de multiplication issu du modèle est fonction de la précision des paramètres qui y sont entrés. La sensibilité du modèle aux variations de ces entrées n'est toutefois pas homogène : elle dépend d'un *taux de transmission* (ou *sensibilité relative* notée  $s_{ij}$ ) propre à chaque paramètre. Il se trouve que ces sensibilités relatives sont facilement

accessibles dès lors que l'on connaît la durée de génération, puisqu'elles lui sont liées par des relations simples (Lebreton 1981).

Ainsi, la sensibilité relative du taux de multiplication aux paramètres de fécondité ( $f$ ) est-elle calculable par la formule :

$$SR(f) = \frac{1}{T}$$

De même, la sensibilité relative du taux de multiplication au taux de survie adulte ( $sa$ ) est fournie par la relation :

$$SR(sa) = 1 - \frac{k}{T}$$

(où  $T$  représente la durée de génération et  $k$  l'âge de première reproduction).

La connaissance de ces taux de transmission n'est pas gratuite. Dans le travail de terrain ultérieur, elle permet de doser l'effort de précision sur les différents paramètres en fonction de leur sensibilité relative. Ainsi, le tableau 7.7 montre-t-il que la variation du taux de multiplication est de 9 à 14 fois plus sensible à la survie adulte qu'aux divers paramètres de fécondité, selon l'hypothèse choisie.

Tableau 7.7. Sensibilité relative du taux de multiplication aux paramètres de fécondité et à la survie adulte en fonction de l'âge de stabilisation des survies

1 = hypothèse basse ; 2 = hypothèse intermédiaire ; 3 = hypothèse haute ; SR = sensibilité relative du taux de multiplication

HYPOTHESE	1	2	3
SR(fécondité)	.056	.066	.078
SR(survie adulte)	.776	.737	.689
SR(sa) / SR(f)	13.9	11.2	8.8

### Conclusion

L'utilisation du modèle de Leslie pour simuler le fonctionnement de la population de goélands marins de Banneg à partir de jeux de paramètres obtenus de 1983 à 1990 a permis, d'une part de confronter les taux de multiplication issus du modèle à l'évolution réelle de la population pendant la même période, d'autre part de porter des jugements sur la validité de ces jeux de paramètres et de certaines hypothèses émises à leur propos.

Dans un premier temps, la concordance générale entre les taux de multiplication issus du modèle et les indices de tendance correspondants indique une bonne cohérence des jeux de paramètres calculés ou interpolés. En réalité un certain nombre de paramètres pouvaient d'emblée être considérés comme robustes, ou du moins très acceptables en l'état actuel du travail : il s'agit de la production moyenne, de la proportion de reproducteurs à l'âge de stabilisation de ce paramètre, et de la survie adulte. Les principales incertitudes concernaient donc les proportions de reproducteurs et, surtout, l'âge de stabilisation des survies. Une simulation a montré le faible impact des premières sur les sorties du modèle, et notamment sur le taux de multiplication asymptotique, cette conclusion étant d'ailleurs confirmée par l'analyse de sensibilité (les proportions de reproducteurs sont un paramètre de fécondité).

Trois hypothèses ont donc été testées pour approcher ce problème de la stabilisation des survies. Les résultats semblent montrer que l'hypothèse prenant en compte une longue période d'immaturité vis-à-vis de ce paramètre décrit mieux l'évolution réelle de la population qu'un jeu de paramètres plus classique, et d'ailleurs plus conforme aux exigences habituelles de fonctionnement du modèle. Tenir compte d'une survie-retour locale inférieure de 13% à la survie adulte reviendrait pratiquement à valider l'hypothèse d'une émigration immature significative. Et si la bonne concordance observée entre le taux de multiplication issu de ce jeu de données et l'indice de tendance correspondant se confirmait, cela signifierait que cette émigration n'est compensée par aucune immigration substantielle. Ce qui amènerait au bout du compte à se poser des questions sur l'attractivité de cette colonie.

Plus généralement, on peut s'interroger sur la place du goéland marin, en termes de stratégie démographique, par rapport à d'autres oiseaux de mer. Les résultats présentés dans le tableau 7.8 montrent qu'avec un niveau faible de production et de fortes valeurs pour la survie, la durée de génération et le rapport  $SR(t_2) / SR(t_1)$ , son profil démographique se situe, pour ce qui concerne les laridés, au sommet d'un gradient dont la base serait ici occupée par la mouette rieuse, constat attendu en raison de sa masse corporelle (Lebreton, 1981). Il se rapproche à cet égard des performances des alcidés.

Tableau 7.8. Performances démographiques de quelques laridés et alcidés

1 = production ; 2 = survie adulte ; 3 = durée de génération ; rapport des sensibilités relatives ( $SR(t_2)/SR(t_1)$ )

ESPECE	1	2	3	4	AUTEUR
MOUETTE RIEUSE	1.73	.80	6.0	2.9	Lebreton 1981
MOUETTE TRIBACTYLE	1.04	.85	8.3	5.3	Danchin 1988
GOELAND ARGENTE	1.30	.91	9.8	4.9	Migot 1987
GOELAND MARIN	0.74	.95	15.2	11.2	ce travail
GUILLEMOT DE TROIL	0.70	.92	17.5	11.7	Pasquet 1985
MACAREUX NOIR	0.80	.98	16.0	9.1	Pasquet 1985

**RELATIONS  
INTERSPECIFIQUES**

## (8) Relations interspécifiques

Sous nos latitudes, le goéland marin domine incontestablement les communautés reproductrices d'oiseaux marins. La compétition qu'il exerce va de la concurrence pour l'espace à la prédation d'adultes, en passant par la piraterie alimentaire et la consommation d'oeufs et de poussins. Il n'est pratiquement pas d'espèce qui soit épargnée, et la littérature fournit de nombreux cas de prédation avérée, certains spectaculaires : par exemple, on a pu estimer que 5 à 10 000 puffins des Anglais adultes avaient été tués en une saison sur l'île de Skomer par environ 250 couples de goélands marins (Mylne 1960).

Sur Banneg, des interférences ont été constatées avec diverses espèces : puffin des Anglais, pétrel tempête, goélands brun et argenté... Ne seront toutefois envisagées ici que les interactions avec les deux autres grandes espèces de goélands formant des colonies dans l'archipel.

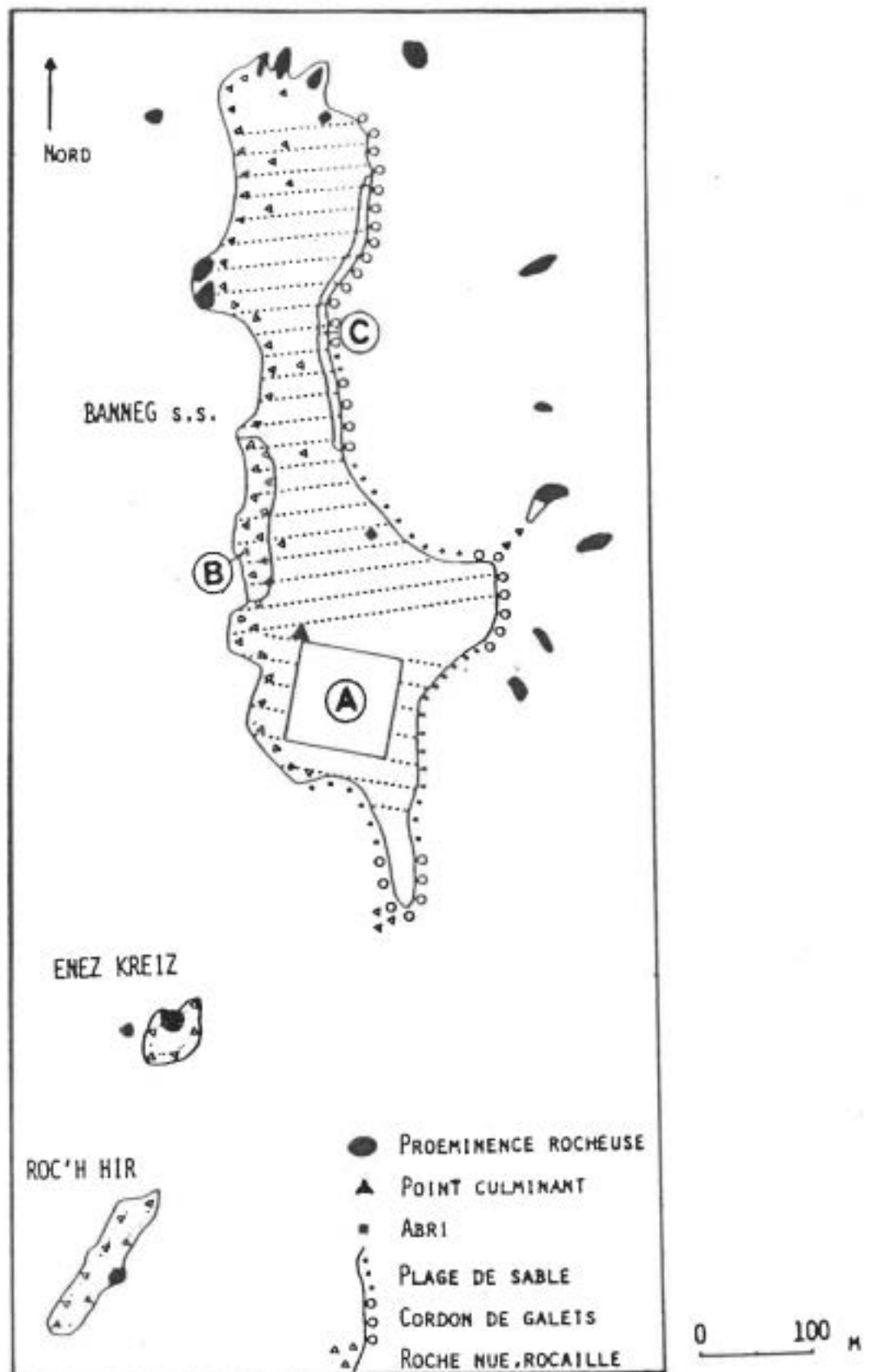
### Cinétiques comparées

La date d'implantation des goélands bruns et argentés à Banneg n'est pas plus précisément connue que celle du goéland marin. Comme pour cette espèce, elle se situe entre les années 1920, époque à laquelle aucun goéland ne se reproduisait dans ce secteur de l'Iroise, et la première visite de Ferry en 1955 : Banneg héberge alors une trentaine de couples de goélands bruns et autant d'argentés, presque tous installés sur l'îlot de Roc'h Hir, à un moment où le goéland marin n'y est représenté que par un unique couple (Ferry 1956). Il est par conséquent très probable que les goélands marins de l'archipel se soient trouvés confrontés à de petites populations de goélands bruns et argentés dès leur installation.

### Evolution des effectifs

Quelle que soit l'espèce, le recensement d'une colonie d'oiseaux de mer n'est jamais aussi évident qu'il peut y paraître de prime abord, *a fortiori* si l'objectif est d'aboutir à un décompte exhaustif des couples reproducteurs. Divers problèmes se posent en effet dans ce cas, essentiellement liés à la définition même de l'unité de dénombrement, ainsi qu'à l'étalement des dates de reproduction selon les couples. Dans le meilleur des cas, la solution passe par l'établissement d'une cartographie évolutive des sites de nidification, et par des relevés régulièrement répétés au cours de la saison. Il est facile de comprendre qu'une telle technique ne peut guère être mise en oeuvre que dans le cas d'effectifs limités. La population des goélands marins de Banneg s'y prêtait toutefois assez bien.

En revanche, dès que les effectifs atteignent plusieurs centaines de couples, des méthodes moins systématiques doivent être employées, ne serait-ce que pour limiter l'impact,



(Les lignes de points correspondent aux limites de transects)  
 Localisation des secteurs témoins  
 et des transects de recensements

Figure 8.1



nécessairement croissant, de l'observateur sur la population étudiée. La colonie de goélands bruns et argentés de Banneg s.s. étant probablement passée par un maximum de 3000 couples vers le milieu des années 1970, il est devenu de plus en plus long et difficile de la recenser, sa mixité et la quasi impossibilité de distinguer les nids des deux espèces rendant en outre illusoire toute tentative de dénombrement séparé. De la fin des années 1960 à 1982, les décomptes ont au mieux été effectués "au ticket" : une équipe d'observateurs sillonne systématiquement la colonie, déposant une marque dans chaque nid afin d'éviter les doubles décomptes ; secteur par secteur, les proportions relatives des deux espèces sont évaluées à l'oeil. Les sources d'erreur d'une telle manière de faire sont évidentes :

- \* elle manque un pourcentage non négligeable de nids ;
- \* comme il s'agit d'une opération limitée dans le temps, elle ne prend en compte ni les couples ayant échoué avant le passage, ni les nids construits plus tard ;
- \* l'évaluation des proportions respectives de goélands bruns et argentés est très subjective.

En 1983, afin de remédier aux sources de sous-estimation évoquées ci-dessus, une nouvelle méthode a été mise au point (Migot & Linard 1984) selon les principes suivants :

- \* un recensement général (au ticket) est effectué en mai sur l'ensemble de l'île préalablement divisée en 30 sections larges d'une vingtaine de mètres (figure 8.1) ;
- \* les chiffres ainsi obtenus sont affectés, en fin de saison, de coefficients de correction tenant compte des augmentations ultérieures d'effectifs dans des carrés-témoin où la reproduction est suivie par une technique exhaustive (cartographie des nids, passages réguliers).

Cette méthode a cependant l'inconvénient d'une certaine lourdeur : le recensement général nécessite à lui seul une dizaine d'heures de travail pour quatre opérateurs. Pour des raisons matérielles, elle n'a donc pu être mise en oeuvre qu'en 1983, 1984, 1985 et 1988 (tableau 8.1).

Tableau 8.1. Chiffres bruts et corrigés des quatre recensements exhaustifs des goélands bruns et argentés de Banneg s.s.

(1) = chiffres bruts ; (2) = chiffres corrigés ; (3) = différence

ANNEE	(1)	(2)	(3)
1983	2250	2595	+15%
1984	1890	2227	+18%
1985	1991	2208	+11%
1988	1809	1934	+7%



Le tableau 8.2 regroupe l'ensemble des données disponibles sur la cinétique des goélands bruns et argentés de Banneg depuis la première visite de Ferry. Pour des raisons évidentes d'homogénéité, ce sont les chiffres bruts des recensements de 1983, 84, 85 et 88 qui y figurent : ils sont en effet plus comparables aux résultats des dénombrements antérieurs, simplement effectués au ticket, que les chiffres corrigés correspondants. De la même manière, les effectifs des deux espèces de goélands ont été regroupés afin d'éliminer les biais liés à la trop grande subjectivité de certaines estimations de proportions relatives.

**Tableau 8.2. Evolution des effectifs de goélands bruns et argentés reproducteurs dans l'archipel de Banneg (1955-1990)**

T = archipel de Banneg ; B = Banneg seule ; E = Enez Kreiz ; R = Roc'h Mir (l'absence de renseignements est indiquée par un blanc ; un zéro indique une absence effective de goélands)

ANNEE	EFFECTIFS				INDICES DE TENDANCE			
	(T)	(B)	(E)	(R)	(T)	(B)	(E)	(R)
1955	60	0	10	50				
1959	130			100	1.21			1.19
1960	150				1.15			
1965		200	20				1.07	
1966	790	550	100	140	1.32	2.75	5.00	1.05
1968	1200	1000	100	100	1.23	1.35	1.00	0.85
1969	1765	1550	125	90	1.47	1.55	1.25	0.90
1971	1864	1600	154	110	1.03	1.02	1.11	1.11
1976	3450	3300			1.13	1.16		
1977				25				0.78
1978	3000				0.93			
1979	2530	2400	106	24	0.84	0.90	0.95	0.98
1981	2373	2280	66	27	0.97	0.97	0.79	1.06
1983	2345	2250	79	16	0.99	0.99	1.09	0.77
1984	1943	1890	43	10	0.83	0.84	0.54	0.62
1985	2040	1991	39	10	1.05	1.05	0.91	1.00
1988	1850	1809	28	13	0.97	0.97	0.90	1.09
1989	1390	1375	7	8	0.75	0.76	0.25	0.62
1990	938	930	4	4	0.67	0.68	0.57	0.50

L'histoire des populations de goélands bruns et argentés dans l'archipel de Banneg est marquée par la forte opposition entre deux phases :

\* une longue période de forte croissance jusqu'au milieu des années 1970 (calculé sur la période 1955-1976, l'indice de tendance annuel est de 1.21 en moyenne) ;

\* un déclin continu de la fin des années 1970 jusqu'à présent (de 1976 à 1990 l'indice de tendance moyen est de 0.91).

Ce schéma se retrouve à l'échelle de chacun des trois îlots, le maximum - et donc le début de la phase de déclin - étant plus ou

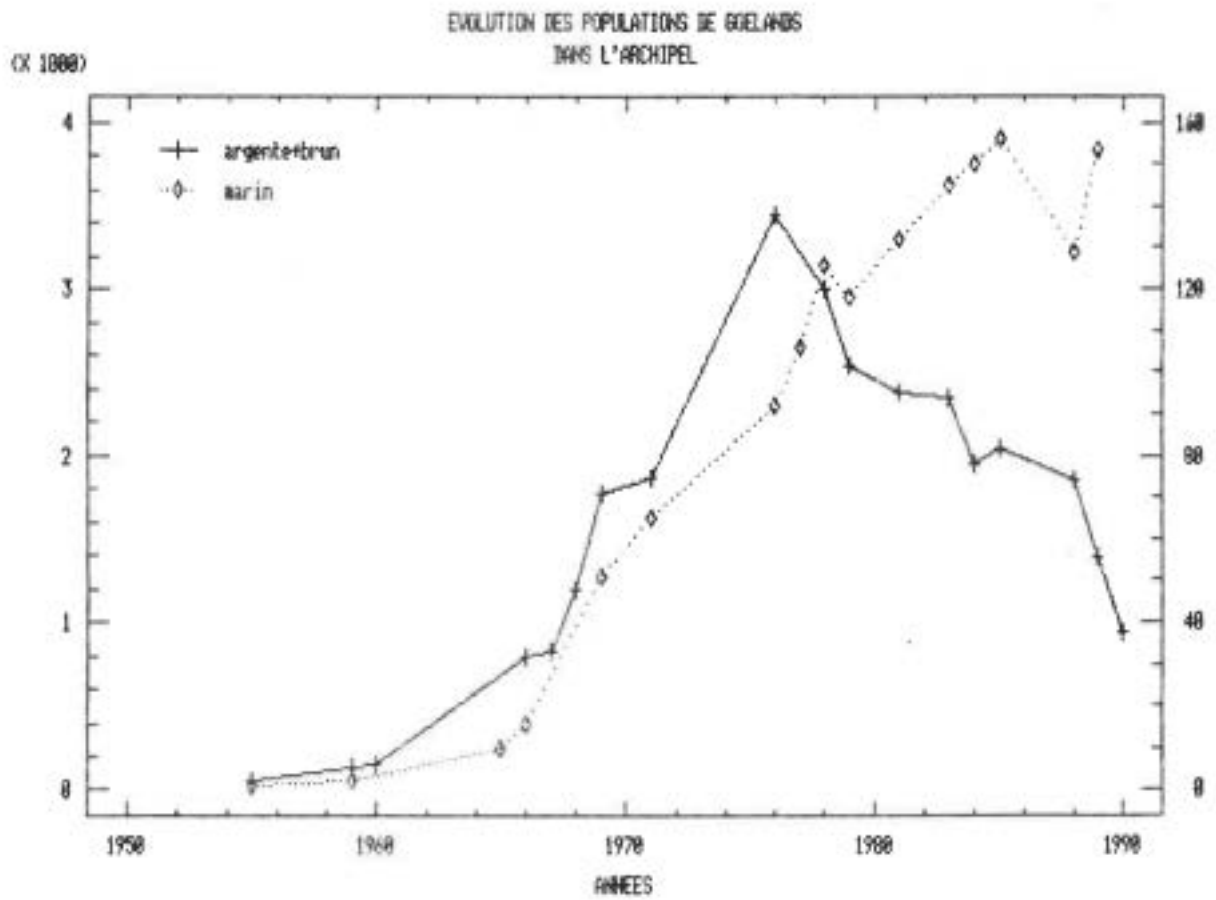


Figure 8.2

moins décalé dans le temps selon le cas : autour de 1966 pour Roc'h Hir, vers 1971 pour Enez Kreiz, entre 1976 et 1978 pour Banneg s.s..

Une telle évolution se démarque donc nettement de la croissance quasi continue manifestée au même moment par la population de goélands marins de l'archipel (tableau 5.1, figure 8.2), et l'on ne peut qu'être tenté par l'hypothèse d'une relation plus ou moins directe de cause à effet entre ces deux évolutions : au delà d'un certain effectif, ou plus probablement au delà d'une certaine densité, les populations de goélands marins nuiraient au développement, voire au simple maintien des colonies des autres espèces de goélands. Il faut vraisemblablement porter au crédit de cette hypothèse la relation entre la date de colonisation des divers îlots par le goéland marin et le début du déclin des populations correspondantes des autres espèces.

#### Densité des goélands marins

Pour indispensable qu'elle soit, l'évolution comparée des effectifs de goélands ne permet pas de rendre complètement compte des problèmes de cohabitation des trois espèces. La surface relative occupée par les goélands marins sur chacun des îlots constitue certainement un meilleur descripteur des contraintes que cette espèce est susceptible de faire peser sur ses congénères.

Les superficies concernées sont extrêmement hétérogènes, variant de 3900 m<sup>2</sup> environ pour Enez Kreiz, à 8550 m<sup>2</sup> pour Roc'h Hir et 94 225 m<sup>2</sup> pour Banneg s.s. (B. Fichaut, inédit). Ainsi, selon l'époque et l'îlot, la surface moyenne disponible pour un territoire de goéland marin varie de plusieurs milliers (Banneg, jusqu'au début des années 1980) à quelques dizaines de m<sup>2</sup> (Roc'h Hir, depuis la fin des années 1960) (tableau 8.3).

Tableau 8.3. Evolution des densités des goélands marins dans l'archipel de Banneg

BA = Banneg s.s. ; EK = Enez Kreiz ; HH = Roc'h Hir ; les chiffres représentent la surface moyenne (en m<sup>2</sup>) disponible par couple de goéland marin et la densité correspondante (en nombre de couples par hectare)

	SUPERFICIE			DENSITE		
	BA	EK	HH	BA	EK	HH
1959	94225		8550	0.1	0.0	1.2
1965	18845	3900		0.5	2.6	
1968	31408	3900	1425	0.3	2.6	7.0
1971	31408	1300	855	0.3	7.7	11.7
1977	5889		244	1.7	0.0	40.9
1979	4711		190	2.1	0.0	52.6
1981	4711	3900	120	2.1	2.6	83.0
1985	1653	1950	117	6.0	5.1	85.4
1990	1224	780	120	8.2	12.8	83.0

(X 1000)  
 EFFECTIFS DE GOELANDS ARGENTES ET BRUNS  
 ET DENSITES DE G. INVERNS SUR BANNES S.S.

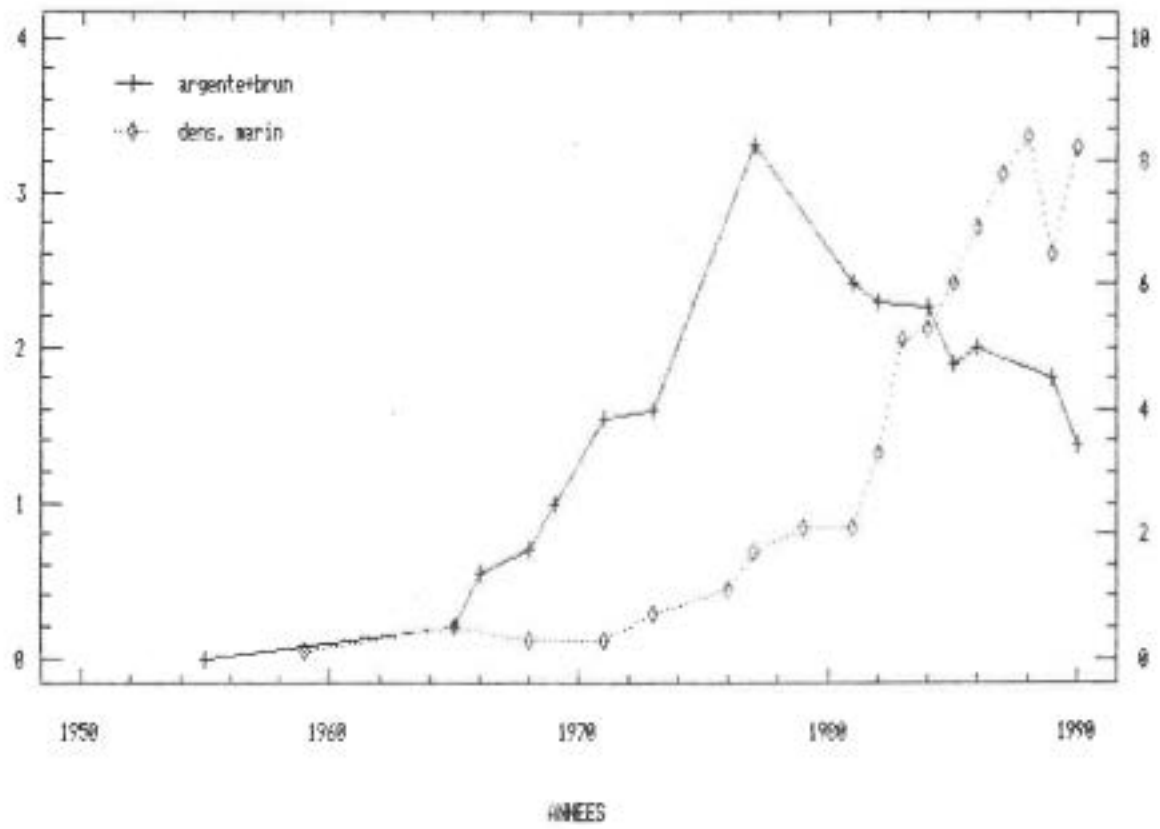


Figure 8.3

EFFECTIFS DE GOELANDS ARGENTES ET BRUNS  
 ET DENSITES DE G. MARIN SUR ROC'N NIR

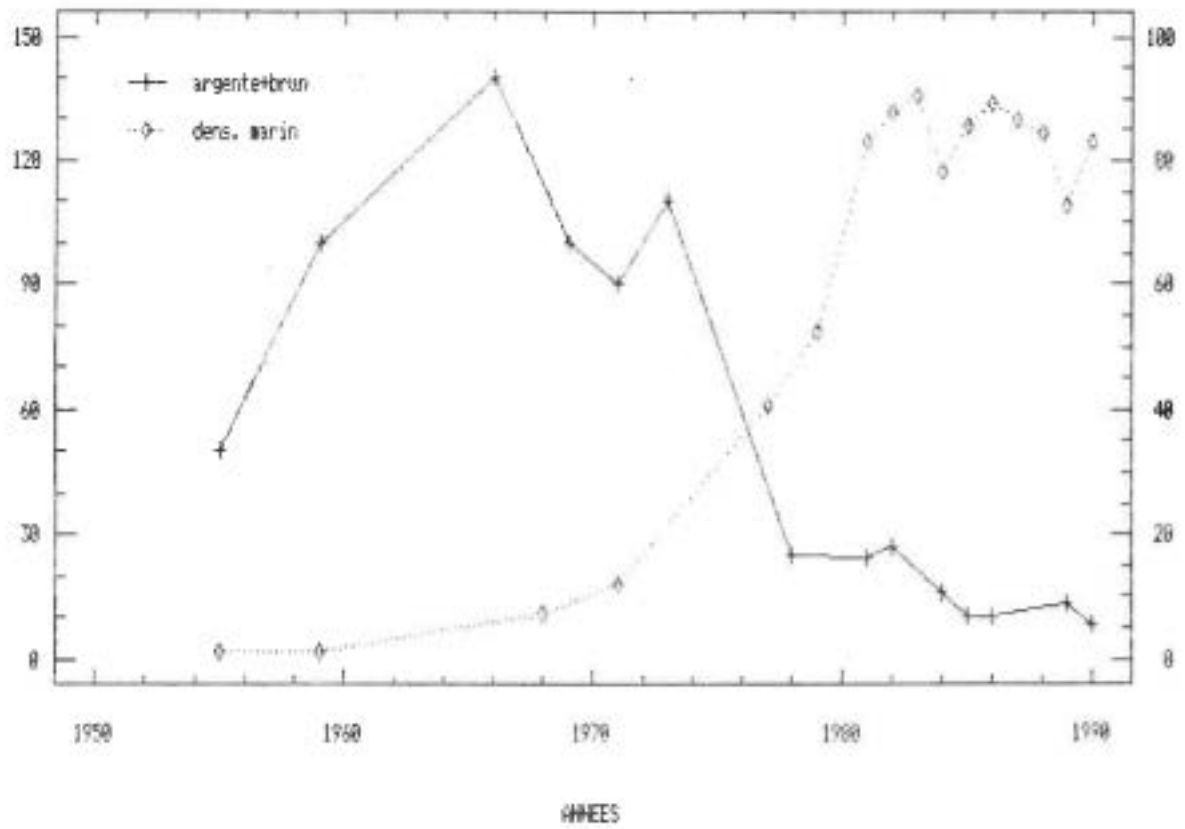


Figure 8.4

Dans le cas de Banneg et de Roc'h Hir, il semblerait que le déclin des goélands bruns et argentés ait débuté pour des densités de goélands marins assez comparables, supérieures à 2 couples par hectare (figures 8.3 et 8.4). Ces chiffres ne sauraient cependant être acceptés qu'à titre indicatif, et probablement minimum, puisque, sur Banneg, le peuplement de goélands marins est très inégalement réparti, des zones très denses côtoyant de vastes secteurs presque inhabités. Quant à Enez Kreiz, son cas est nettement à part : d'abord parce qu'avec une superficie totale légèrement inférieure à 4000 m<sup>2</sup>, un seul couple de goéland marin pourrait déjà y constituer un facteur limitant pour les autres espèces, ensuite parce que la reproduction de ce dernier y a été irrégulière jusqu'en 1982.

### Distribution des trois espèces

Des cartes de répartition des trois espèces de goélands ont été dressées lors de plusieurs recensements, ou reconstituées à partir des notes de certains observateurs (figure 8.5). L'examen de ces documents est très parlant, les zones occupées par le goéland marin apparaissant presque toujours comme strictement complémentaires de celles habitées par les deux autres espèces.

#### *Roc'h Hir*

L'évolution sur Roc'h Hir, premier îlot colonisé par les trois espèces est on ne peut plus simple. Dès la fin des années 1960, les goélands marins y atteignent déjà une densité voisine de 10 couples à l'hectare, occupant tout le plateau : les deux autres espèces ont été repoussées aux rochers du pourtour de l'île. Dix ans plus tard, la colonie de goélands marins a manifestement atteint le seuil de saturation avec une densité stabilisée autour de 85 couples à l'hectare. Au cours des années 1980, on assiste à la poursuite de la lente érosion des effectifs résiduels de goélands bruns et argentés, désormais cantonnés à trois pointes rocheuses périphériques.

#### *Enez Kreiz*

De 1966 à 1971, Enez Kreiz a très probablement profité, par immigration, de l'érosion rapide de la colonie de Roc'h Hir, distante d'une centaine de mètres à peine. Cette situation a sans doute été possible, malgré la très petite superficie de cet îlot, du fait qu'à l'époque, la reproduction du goéland marin y était encore intermittente. Depuis 1983, date du début de l'installation permanente du goéland marin, l'évolution réciproque des populations de goélands d'Enez Kreiz est tout à fait comparable à celle de Roc'h Hir.

#### *Banneg s.s.*

L'évolution sur l'île principale, plus complexe en raison de ses dimensions, peut être divisée en plusieurs phases.

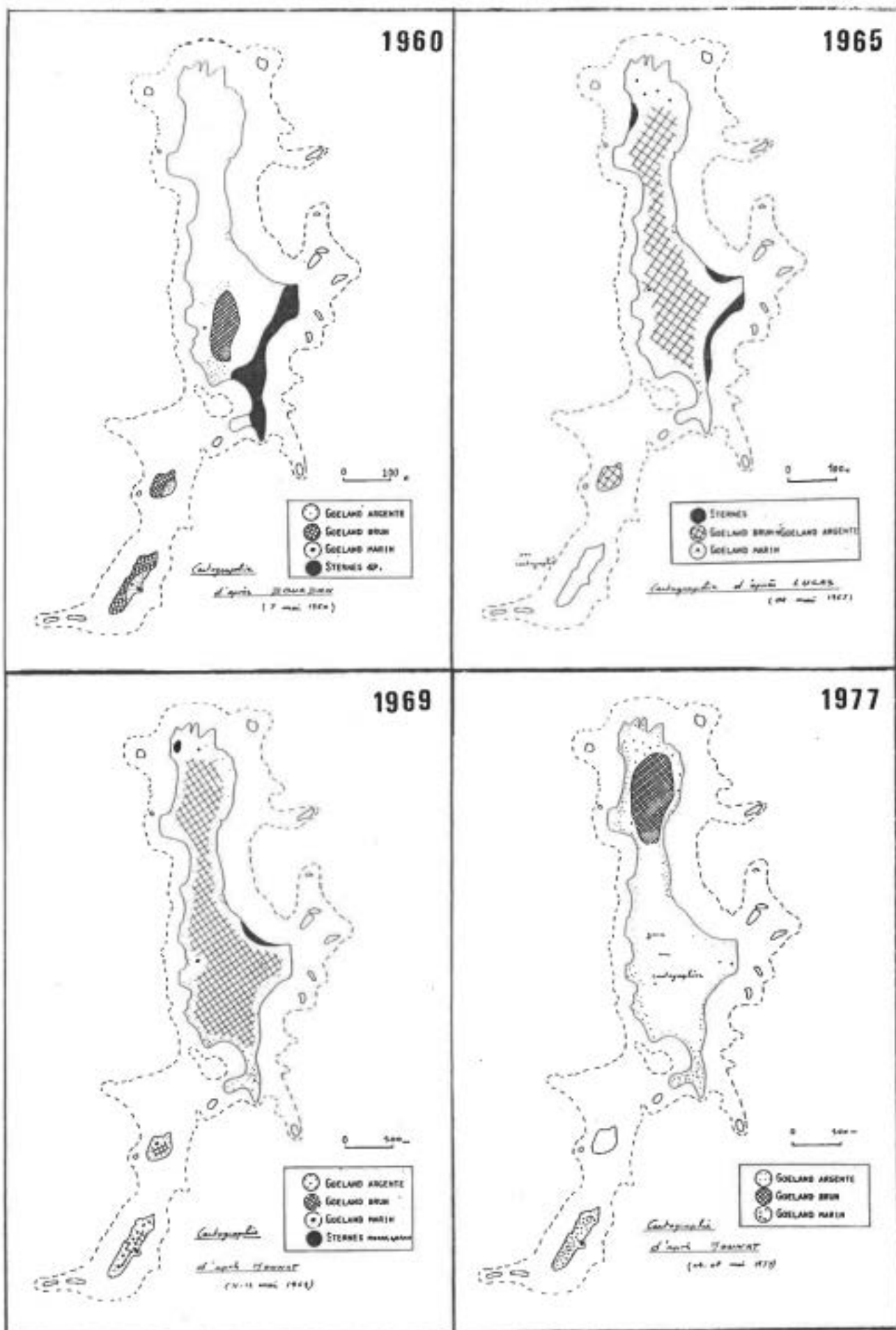


Figure 8.5 : Cartes de répartition des trois espèces de goélands en 1960, 1965, 1969, 1977



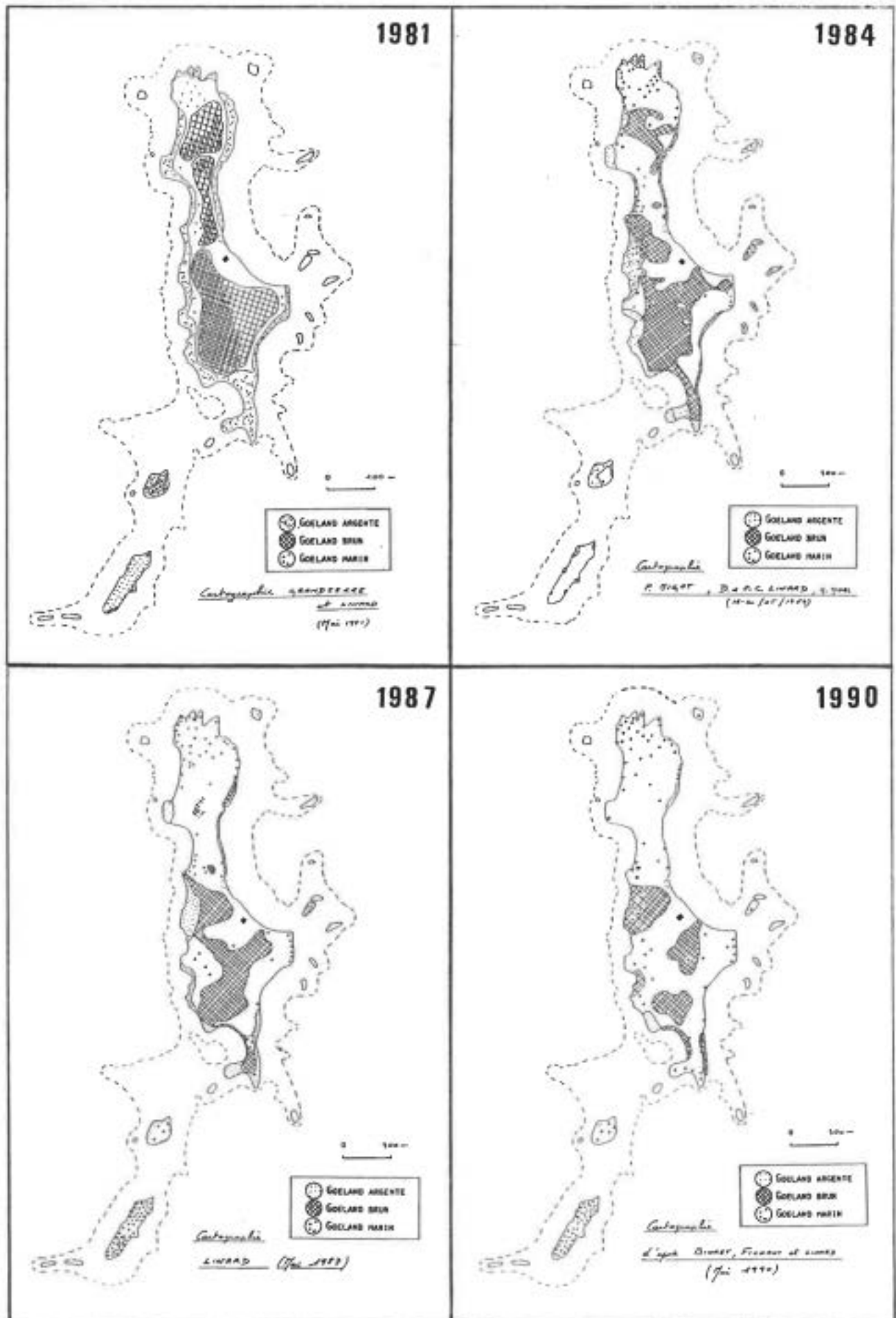


Figure 8.5 : Cartes de répartition des trois espèces de goélands en 1981, 1984, 1987, 1990

**Phase 1 (1955-1976).** C'est vers la fin des années 1950 que l'on peut probablement situer les débuts véritables de la colonisation par les goélands bruns et argentés. De cette époque au milieu des années 1970, leur progression numérique est régulière et spectaculaire (+ 29% par an en moyenne de 1965 à 1976). A partir de la pointe sud qu'ils occupent en 1959, ils s'étendent à la quasi-totalité de l'île dès la seconde moitié des années 1960. Cette situation géographique perdurera dans ses grandes lignes jusqu'à la fin des années 1970 ; le principal remaniement tout au long de cette phase d'expansion sera la ségrégation progressive des populations des deux espèces, les goélands bruns occupant surtout les pelouses du plateau, alors que les argentés sont peu à peu cantonnés aux zones périphériques, essentiellement minérales.

L'implantation du goéland marin sur Banneg *s.s.* a dû se produire au même moment que celle des autres goélands. Mais, pendant cette première phase, il ne semble pas avoir été une entrave à l'expansion de ses congénères : en 1976, ses effectifs sur l'île principale ne sont encore que de 10 couples ce qui reste modeste eu égard à la superficie disponible.

**Phase 2 (1977-1981).** Vers le milieu des années 1970, on voit se développer sur la pointe nord de l'île un noyau de peuplement qui va rapidement constituer une véritable colonie de goélands marins : de 1977 à 1981 la moitié de l'effectif de Banneg est regroupée sur cette partie représentant environ 12% de la surface de l'île, c'est-à-dire un peu plus d'un hectare, ce qui correspond à une densité de 9 couples à l'hectare en 1981 (contre 2 couples à l'hectare pour l'ensemble de l'île à la même date). D'autres noyaux de peuplement, moins denses, sont en cours de constitution ailleurs, notamment vers le milieu de Banneg à la base de l'isthme reliant les moitiés nord et sud.

Au cours de cette période, l'évolution des colonies de goélands argentés et bruns est surtout marquée au plan numérique. En cinq ans, ils perdent près du tiers des 3300 couples de 1976. Au plan de la répartition, la situation de 1981 ne montre pas de modification radicale par rapport à celle décrite plus tôt : seules la pointe nord (représentant quand-même, rappelons-le, 12% de la surface totale) et de petites franges autour des noyaux de peuplement de goélands marins sont réellement dépourvues de goélands bruns et argentés.

**Phase 3 (1982-1990).** Entre 1981 et 1990, la densité générale du goéland marin sur l'île principale croît très rapidement (figure 8.3), passant de 2 à 8 couples par hectare, alors que plusieurs noyaux de forte densité se constituent.

Au plan numérique, cette période se caractérise par une accentuation du déclin des populations de goélands bruns et argentés, puisqu'ils perdent 60% de leurs effectifs en neuf ans. Mais c'est au plan géographique que l'évolution est le plus spectaculaire. Dès 1983, on assiste à un véritable morcellement de leurs colonies à partir des noyaux de peuplement des goélands marins. Comme prise en sandwich entre les deux principales sous-colonies de goélands marins, la moitié nord de Banneg se

dépeuple presque totalement des autres espèces : en 1990 il y reste une trentaine de couples de goélands argentés et bruns dans un secteur qui en comptait encore 660 en 1983.

### Evolution dans un carré témoin

Dès 1981, un carré-témoin de 90 mètres de côté a été délimité dans la partie sud de Banneg. D'abord destiné au suivi de la reproduction des goélands bruns, il a délibérément été placé dans un secteur de l'île où cette espèce était bien représentée. En fait, le peuplement de ce secteur d'étude n'est pas resté longtemps monospécifique puisque, dès 1982, des goélands argentés commençaient à s'y implanter, et que des goélands marins y ont ensuite niché de manière intermittente. Des visites aussi régulières que possible ont permis un certain nombre d'observations susceptibles d'éclairer le problème des relations interspécifiques.

#### Evolution globale des effectifs

Les faits marquants dans ce domaine sont (tableau 8.4) :

\* l'installation de goélands argentés et marins dans cette zone à l'origine uniquement occupée par le goéland brun ;

\* une augmentation globale des effectifs jusqu'en 1985, suivie d'un déclin marqué jusqu'à la fin de l'étude.

Tableau 8.4. Evolution des effectifs de goélands dans le carré-témoin

b = goélands bruns ; a = goélands argentés ; m = goélands marins ; b+a = goélands bruns+argentés

ANNEE	B	A	M	B+A
1981	154	0	0	154
1982	289	2	0	291
1983	354	18	1	372
1984	347	24	0	371
1985	389	17	1	406
1988	335	20	1	355
1989	225	8	1	233
1990	83	4	0	87

La nette augmentation des goélands bruns et argentés constatée de 1981 à 1985 dans le carré témoin contraste fortement avec l'évolution enregistrée au même moment sur l'ensemble de l'île (figure 8.6). L'explication la plus plausible d'un tel décalage est la suivante :

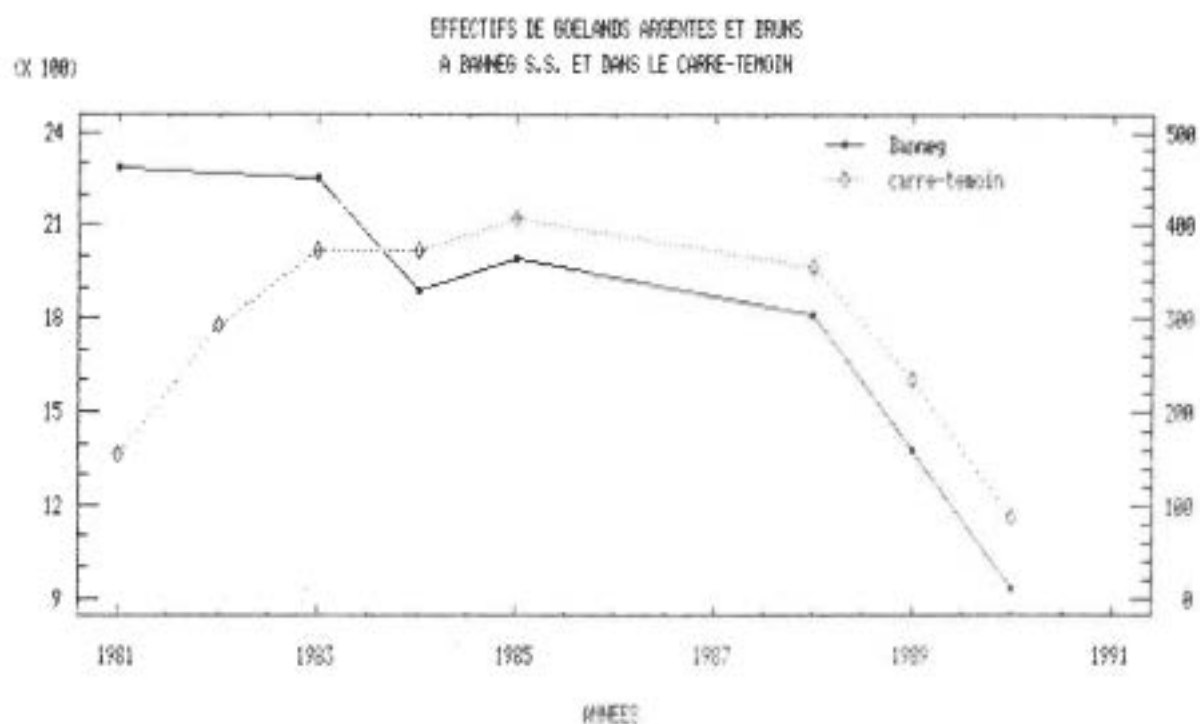


Figure 8.6

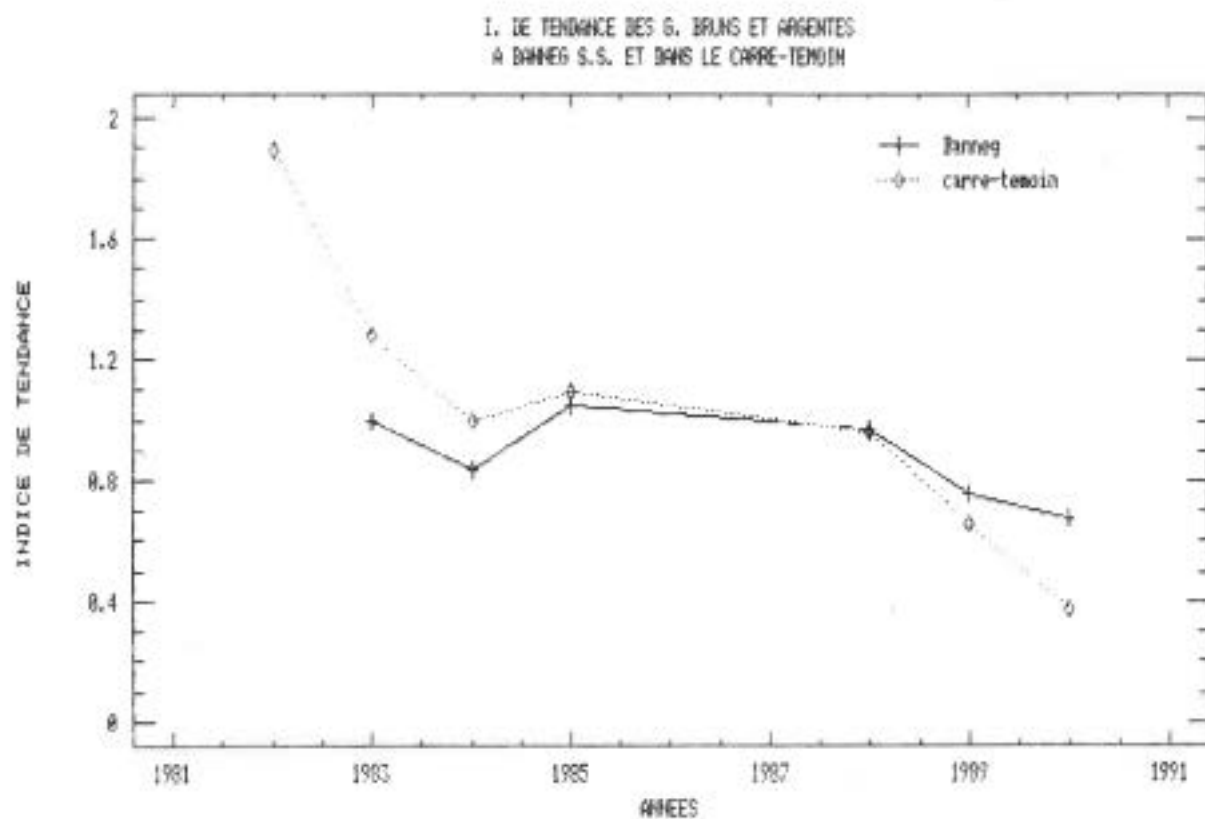


Figure 8.7

\* jusqu'aux toutes dernières années, la moitié nord de l'île a connu un développement des colonies de goélands marins sans commune mesure avec celui du sud ;

\* cette expansion s'est traduite par une disparition presque totale des goélands bruns et argentés dans le nord ;

\* l'ampleur et la rapidité de cette diminution implique une part probablement très forte d'émigration ;

\* selon toute vraisemblance, la partie sud de l'île, où se trouve le carré-témoin, a accueilli une proportion substantielle de ces émigrants.

En réalité, ce n'est que de 1981 à 1984 que les cinétiques divergent entre le secteur témoin et l'ensemble de Banneg. De 1984 à 1990, les deux évolutions paraissent au contraire remarquablement parallèles. Cependant, cette fois encore, ce type de comparaison directe peut être trompeur, et l'examen des indices de tendance indique que l'évolution dans les deux zones n'est comparable que pendant la courte période 1985-1988 : au delà, les populations de goélands argentés et bruns du carré-témoin semblent décroître plus vite que celles de Banneg (figure 8.7).

A une plus grande échelle, les recensements précis effectués depuis 1981 permettent de différencier l'histoire des moitiés nord et sud de l'île principale : ils confirment l'hypothèse d'un dépeuplement rapide du nord au profit du sud au cours des années 1980 (tableau 8.5). Et l'on notera au passage que l'arrêt de la phase de croissance, tant dans la zone sud que dans le carré témoin, coïncide ici aussi avec des densités de goélands marins dépassant 2 couples à l'hectare.

Tableau 8.5. Evolution des populations de goélands dans les moitiés nord et sud de Banneg s.s.

A+B = effectifs de goélands argentés et bruns ; N = effectifs de goélands marins ;  
D = densité des goélands marins

ANNEE	A+B	NORD		A+B	SUD	
		N	D		N	D
1981		15	4.0		5	0.9
1982		24	6.4		7	1.2
1983	660	41	10.9	1592	8	1.4
1984	626	43	11.4	1264	7	1.2
1985	396	44	11.7	1595	13	2.3
1986		50	13.3		15	2.7
1987		56	14.9		17	3.0
1988	195	57	15.1	1613	23	4.1
1989		44	11.7		18	3.2
1990	29	50	13.3	909	27	4.8

### Succès de reproduction

La production n'a pu être précisément mesurée dans le carré-témoin, essentiellement du fait de la densité : de 190 couples à l'hectare en 1981 à 107 couples/ha en 1990, en passant par 501 couples/ha en 1985, cette dernière valeur correspondant à une distance moyenne de 5 mètres environ entre les nids. Il est clair que dans de telles conditions, la multiplication des passages, surtout en période d'élevage, est susceptible d'occasionner de gros dégâts et donc de biaiser fortement les résultats. Le suivi à cette période a donc été réduit à l'indispensable, et le succès de reproduction a été sommairement mesuré selon le principe suivant :

quand, au cours de deux visites successives (à 8 jours d'intervalle en moyenne), aucun poussin n'a pu être observé sur le territoire autour d'un nid ayant contenu des oeufs, le couple correspondant a été noté en échec.

Pour sommaire qu'elle soit, cette manière de faire, imposée par les conditions de terrain, fournit probablement un reflet acceptable de la réalité. D'abord parce que les deux principales sources d'erreur sont susceptibles de se compenser : des poussins sont inévitablement manqués du fait de la brièveté des passages... mais certains disparaissent ultérieurement. Enfin parce que, le même protocole ayant été suivi tout au long de la période d'étude, les résultats sont tout à fait comparables d'une année à l'autre.

Tableau 8.6. Evolution du taux d'échec dans le carré-témoin

ANNÉES	N	ECHEC
1981	154	0.36
1982	291	0.60
1983	372	0.61
1984	371	0.57
1985	406	0.49
1988	355	0.83
1989	233	0.88
1990	87	0.92

Sur l'ensemble de la période, le taux d'échec ainsi mesuré varie de 36 à 92% (tableau 8.6). De telles valeurs pourraient paraître exagérément élevées, mais notre sentiment est qu'elles sont très réalistes, sinon sous-évaluées. Les dernières années en particulier, le nombre de poussins observés en fin de période dans le carré-témoin était dérisoire : par exemple, moins de 30 poussins pour 355 couples en 1988, ce qui représenterait déjà un taux d'échec final de 92% dans l'hypothèse optimiste où chacun de ces trente poussins aurait été élevé par un couple différent. Cela dit, la situation dans le carré-témoin n'est pas nécessairement représentative de l'ensemble de l'île : il semble



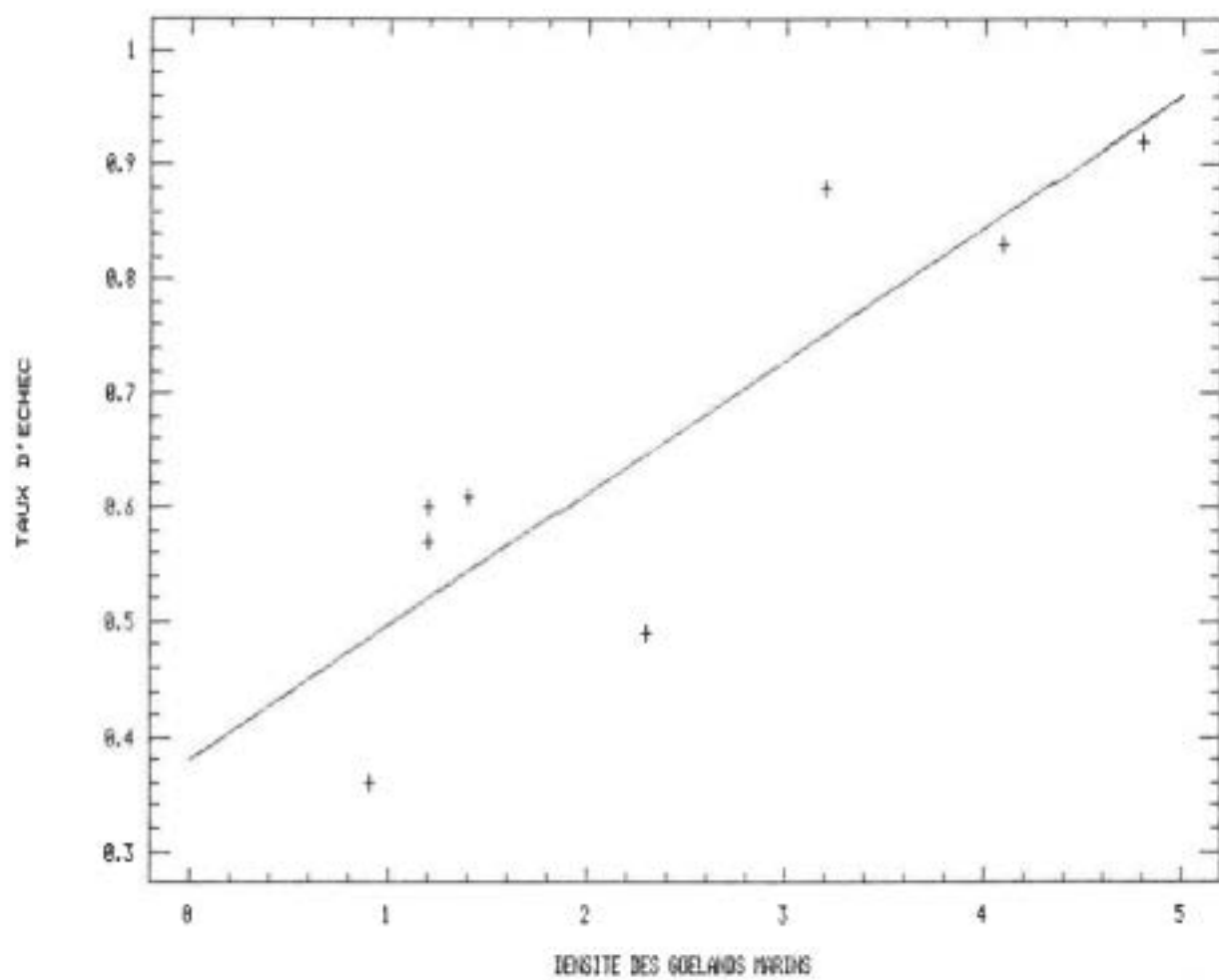
DENSITE DES GOELARDS MARINS AU SUD  
ET TAUX D'ECHEC DANS LE CARRE TEMOIN

Figure 8.8



que dans certaines zones, et en particulier là où la végétation est plus haute, la production des goélands bruns soit légèrement meilleure.

L'augmentation des taux d'échec dans la population de goélands bruns et argentés du carré-témoin apparaît nettement liée au renforcement des densités de goélands marins dans le secteur sud (figure 8.8) (coefficient de corrélation  $r^2 = .7436$ ).

### Conclusion

Les résultats exposés dans ce chapitre vont tous dans le sens attendu d'une influence déterminante des populations de goélands marins sur la santé et l'évolution numérique des colonies de goélands bruns et argentés. Mais les éléments les plus probants à cet égard sont d'une part les profondes divergences de cinétiques entre ces deux groupes d'oiseaux, d'autre part et surtout la coïncidence systématique, quels que soient l'échantillon et l'échelle géographique choisis, entre un certain niveau de développement des effectifs de goélands marins, et l'amorce d'un déclin chez des populations antérieurement florissantes des deux autres espèces.

L'hypothèse de causes extérieures responsables de ces déclins ne résiste guère à l'examen. On voit mal quel facteur pourrait simultanément expliquer l'évolution parfaitement parallèle des goélands bruns et des argentés et le destin inverse des goélands marins : tous ces oiseaux ont globalement des modes de vie et des répartitions semblables en période de reproduction, la plus forte divergence concernant la distribution internuptiale des goélands bruns par rapport aux argentés. Cette hypothèse saurait encore moins rendre compte des décalages temporels des cinétiques entre les divers îlots.

On pourrait certes invoquer des causes internes aux diverses colonies de goélands bruns et argentés, et en particulier un effet de la densité. Mais là encore, on voit mal pourquoi les fortes densités provoqueraient la mise en route d'un processus aboutissant à l'extinction, au lieu de la mise en place de mécanismes régulateurs plus fins.

### Cinétique globale

L'historique des trois espèces dans l'archipel constitue sans doute le meilleur témoignage de la forte domination du goéland marin sur les deux autres. Le scénario le plus probable peut être résumé de la manière suivante (figure 8.9).

On peut considérer comme vraisemblable une installation presque simultanée des trois espèces à la charnière des années 1940 et 1950, 1948 étant la dernière année où Banneg ait été occupée par les goémoniers tout au long du printemps et de l'été. Cette installation s'est d'abord produite sur les îlots du sud,

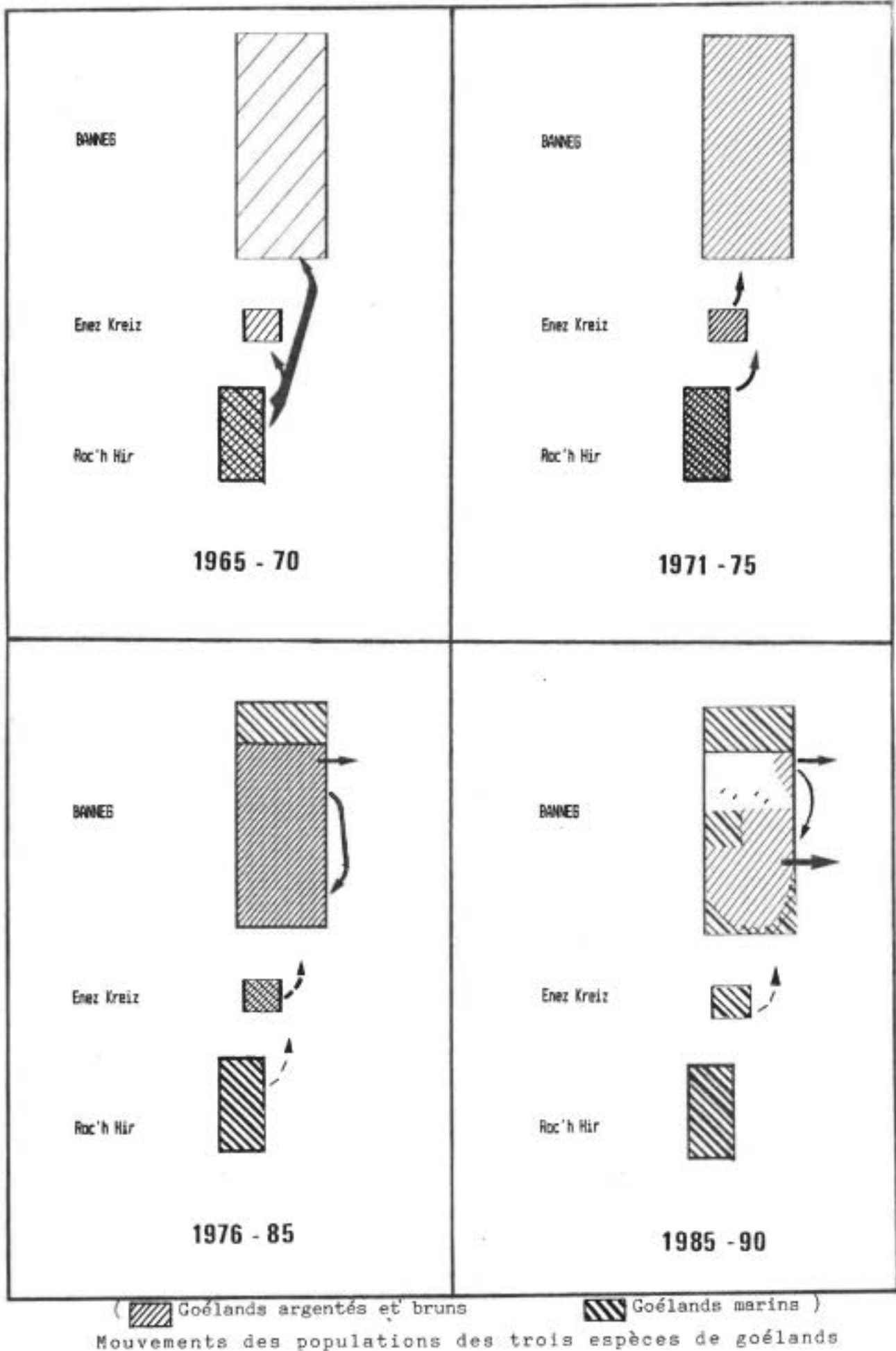


Figure 8.9

gagnant l'île principale avant 1960. Vers 1965, le développement de la colonie de goélands marins de Roc'h Hir a atteint pour la première fois le seuil (plus de 2 couples à l'hectare) au delà duquel leur domination est susceptible de provoquer l'émigration des espèces plus fragiles. Cette émigration a certainement alimenté le développement des colonies de goélands de l'île principale et d'Enez kreiz. Sur cette dernière, minuscule flot où la présence d'un seul couple de goéland marin est susceptible de perturber les autres espèces, l'augmentation a été à la fois forte et éphémère, une situation identique à celle de Roc'h Hir étant atteinte au début des années 1970. Jusqu'en 1976, la population de goélands bruns et argentés de Banneg s.s. a fortement progressé, s'étendant à la totalité de la surface de l'île, les quelques couples de goélands marins de cette époque ne constituant pas une gêne significative. A partir de cette date, c'est le développement d'un, puis de plusieurs noyaux denses de peuplement de goélands marins, qui marque le début du déclin des autres goélands sur l'île principale. Dans un premier temps, c'est la moitié nord qui est concernée par ce processus : elle est le siège d'une émigration de plus en plus intense de goélands bruns et argentés vers d'autres colonies plus ou moins voisines (des contrôles à Balaneg de goélands argentés marqués à Banneg en témoignent), mais surtout vers la moitié sud de Banneg où l'on assiste en fait à un phénomène de concentration, particulièrement perceptible dans le carré témoin. A partir de 1985, la partie nord s'étant presque entièrement vidée de ses goélands bruns et argentés, les densités de marins dans le sud atteignent à leur tour le seuil critique, et le processus émigratoire débute dans ce dernier bastion des goélands bruns et argentés de l'archipel de Banneg.

#### Mécanismes mis en jeu

Divers mécanismes relevant de la concurrence inter et intraspécifique peuvent aboutir à cette domination du goéland marin. L'agressivité, la compétition territoriale et les diverses formes de prédation manifestées par cette espèce lui sont, bien entendu, directement favorables. Mais il ne faut pas oublier que certaines formes de concurrence entre goélands argentés et bruns sont susceptibles de concourir au même résultat.

#### *Compétition territoriale*

Chez la plupart des espèces d'oiseaux, la constitution et la défense de territoires est généralement considérée comme participant de la compétition intraspécifique. Il n'en va pas de même chez les espèces coloniales pour lesquelles l'espace constitue le plus souvent une ressource limitée, les territoires étant alors défendus contre tout intrus, qu'il soit ou non conspécifique. Cette règle s'applique d'autant mieux aux goélands que ces oiseaux sont phylogénétiquement très proches et que, l'isolement spécifique n'étant pas complet pour divers représentants du groupe, ils ont en commun de nombreux schémas comportementaux. Toute l'expérience de terrain et diverses

publications montrent effectivement que, dans une colonie mixte hébergeant au moins deux des trois espèces étudiées ici, l'espacement territorial est rigoureux et ne tient pas compte des différences interspécifiques. Par ailleurs, la défense agressive du territoire est souvent âpre, que le voisin appartienne ou non à la même espèce (Burger 1983, McGill 1985).

Dans l'ensemble de la famille des laridés, le goéland marin se caractérise par les plus grandes surfaces territoriales ; cela se manifeste dans sa moindre tendance à former des colonies, et dans le plus grand espacement de ses nids (Götmark 1982, Bergman 1982). Au cours de cette étude, la densité maximum atteinte par cette espèce à Roc'h Hir (90 couples/ha) est sans commune mesure avec celle observée chez les goélands bruns et argentés (501 couples/ha dans le carré-témoin en 1985, 1343 couples/ha dans la zone 3 du même carré-témoin en 1985 également).

Du fait de sa taille très nettement supérieure à celle des deux autres, le goéland marin sort presque toujours vainqueur des agressions territoriales individuelles, même si à certaines phases de leur cycle de reproduction, certains goélands argentés au moins parviennent à lui résister du fait d'un niveau d'agressivité accru (Burger 1982, McGill 1985). En moyenne, les masses corporelles des goélands bruns (892 g) et des goélands argentés (925 g) de l'archipel de Molène ne représentent respectivement que 49 et 50% de celle des goélands marins (1837 g) (Linard 1990).

#### *Prédation par le goéland marin*

Comme indiqué dans l'introduction de ce chapitre, le goéland marin est unanimement considéré comme un redoutable prédateur des communautés d'oiseaux de mer. Ce trait se manifeste surtout vis-à-vis des pontes et des poussins, mais également des adultes d'espèces variées.

La prédation d'adultes d'autres espèces de goélands n'est que rarement signalée et, en 10 années d'études nous n'avons assisté qu'à un cas de ce type : un goéland brun capturé, tué et éviscéré par un goéland marin mâle. Cela peut donc être considéré comme marginal.

En revanche, la consommation d'oeufs et de poussins est très régulière. Aucun protocole n'a été mis en oeuvre pour quantifier ce point, pour des raisons de temps et de difficultés pratiques. Au vu du caractère quotidien de ce type de comportement et du nombre de restes trouvés d'une visite à l'autre sur les territoires de certains goélands marins, il est seulement possible d'affirmer que l'influence de ce comportement est loin d'être négligeable. Il semble cependant que ce soit pour l'essentiel l'affaire d'oiseaux spécialisés opérant au voisinage immédiat de leur canton, trait déjà signalé par plusieurs auteurs (notamment Taylor 1985).



### *Prédation par les goélands bruns et argentés*

La consommation d'oeufs et de poussins d'autres espèces de goélands ou même de leur propre espèce est un caractère régulier de l'alimentation des goélands bruns et argentés en période de reproduction. Il est par conséquent souvent difficile d'estimer ce qui constitue la situation "normale" en la matière. Il convient cependant de signaler l'exceptionnelle intensité de prédation sur les couvées enregistrée dans la partie sud de l'île, et en particulier dans le carré-témoin, de 1985 à 1990. Ce phénomène, concernant surtout les jeunes poussins au début de leur période nidifuge (vers 3 ou 4 jours), relève essentiellement du cannibalisme.

Il semble bien que l'ampleur de ce phénomène soit un effet direct de la densité. Il est clair que des densités dépassant le millier de couples à l'hectare ne peuvent que multiplier les occasions d'agressivité territoriale inter et intraspécifiques. D'autre part, la probabilité pour un jeune poussin de franchir les limites du territoire parental, et donc de se mettre en situation de risque, augmente avec la diminution des distances entre les nids. Parsons (1971) signale également la densité comme une cause d'aggravation de l'intensité du cannibalisme. Sans doute faut-il voir là l'une des principales causes directes des forts taux d'échec enregistrés dans la zone sud pendant la phase fortement immigratoire.

### *Déstabilisation des colonies*

Si l'accroissement de la densité des goélands bruns et argentés est un facteur d'aggravation des taux d'échec par élévation du niveau de prédation intraspécifique, il ne faut pas perdre de vue que la cause première d'une telle évolution est le déplacement plus ou moins massif de reproducteurs sous la poussée des colonies de goélands marins. A la lumière de ce constat, le mécanisme d'ensemble pourrait être résumé de la manière suivante.

1. La forte domination territoriale exercée par les goélands marins couplée à la prédation diffuse de quelques spécialistes provoque l'émigration d'un nombre croissant de goélands bruns et argentés par le jeu de deux mécanismes indépendants :

- \* la réduction arithmétique des surfaces disponibles ;

- \* la tendance à l'émigration, individuelle lorsque le succès de reproduction diminue, et surtout sociale lorsque le taux d'échec affecte une proportion significative de l'effectif.

2. L'immigration des oiseaux ainsi déplacés dans des colonies préexistantes déstabilise d'autant plus ces dernières que la densité devient forte. Aux perturbations induites par la domination territoriale et par les tendances prédatrices des goélands marins, se superpose l'effet d'une intense compétition intraspécifique avec un taux de cannibalisme élevé. Les

pourcentages d'échec augmentant dans de fortes proportions, il s'ensuit une émigration accélérée.

A l'heure actuelle, l'augmentation des taux d'échec dans le carré-témoin, alors que les densités de goélands bruns et argentés y sont revenues à un niveau moyen de 107 couples par hectare (de 0 à 355 couples/ha selon les sections), pourrait s'expliquer d'une part par le maintien d'un contexte social déstabilisé, d'autre part par la forte augmentation de la pression des goélands marins dans ce secteur. Ainsi, l'évolution des populations de goélands bruns et argentés serait surtout tributaire de la compétition interspécifique (exercée par le goéland marin) dans les zones de faible densité, la prédation intraspécifique prenant le relai dans les zones les plus denses. Cette remarque serait en accord avec les considérations théoriques sur l'évolution de la colonialité chez les goélands : les populations disposant de petits territoires, autrement dit vivant à de fortes densités, seraient pénalisées par la prédation des voisins sur les poussins, alors que celles disposant de vastes territoires seraient défavorisées dans la défense contre la prédation interspécifique (Hunt & Hunt 1976, Götmark 1982).

**CONCLUSION**

**GENERALE**



## Conclusion générale

L'objectif déclaré de cette étude était l'acquisition des bases nécessaires à la compréhension du fonctionnement d'une population de goélands marins, à la fois en tant que telle, et dans ses relations avec deux autres espèces sympatriques de goélands. Étale sur dix saisons consécutives, le travail de terrain a permis l'acquisition et le traitement d'une série de données d'une ampleur sans précédent pour cette espèce.

Au chapitre de la biologie de reproduction, la robustesse des résultats statistiques ainsi garantie ne doit pas masquer le fait que divers paramètres sont susceptibles de fluctuations significatives. Dans ce domaine, les moyennes intègrent bien entendu des variations interannuelles, par exemple d'origine climatique ou trophique, mais aussi d'autres liées à la structure d'âge de la population, à sa densité, à son contexte cinétique... Les valeurs acquises lors de l'étude d'une population à un moment donné n'ont donc, a priori, pas vocation à être transposées. Cela dit, il va de soi que certains paramètres se prêtent plus que d'autres à la généralisation. C'est en particulier le cas des éléments de biologie les plus liés aux caractéristiques propres, génétiques, de l'espèce : ainsi, les valeurs obtenues ici pour le volume de ponte et la durée d'incubation sont probablement très voisines de celles d'une "population moyenne" de goélands marins, d'autant, rappelons-le, qu'elles intègrent les fluctuations d'une dizaine de saisons de reproduction. Il conviendrait en revanche de se garder d'une utilisation aveugle des chiffres concernant les dates et le succès de reproduction : ces deux paramètres, bien plus dépendants que les précédents de l'environnement social et démographique local, ne pourraient guère être appliqués avec pertinence qu'à des populations ayant des caractéristiques analogues à cet égard.

Au plan démographique, c'est sans réelle surprise que l'on constate la sensibilité du fonctionnement de notre population à la survie adulte et, à l'inverse, sa relative inertie vis-à-vis des paramètres de fécondité. La masse corporelle de cet oiseau et ses caractéristiques écologiques laissaient prévoir des résultats de cette nature (Lebreton 1981). Comme attendu également, la survie adulte du goéland marin semble dépasser celle du goéland argenté. La prudence de cette dernière affirmation tient au fait que nos résultats démographiques doivent, pour l'essentiel, être considérés comme préliminaires : des progrès doivent être réalisés en matière de précision des estimations. Cela vise surtout les survies adultes, puisque l'analyse de sensibilité a montré l'importance centrale de ce paramètre-clé. Mais, en dépit de leur moindre taux de transmission, cela concerne aussi les survies des classes d'âge les plus jeunes ainsi que les proportions de reproducteurs, ne serait-ce qu'en raison de l'insuffisance des résultats acquis.

L'un des résultats les plus stimulants de ce travail est sans doute l'excellente concordance entre les prévisions théoriques du modèle de Leslie, et l'évolution réelle des effectifs observée au cours de la période d'étude. Deux leçons essentielles peuvent en être tirées. Dans un premier temps, cela indique une cohérence satisfaisante du jeu de paramètres fournis en entrée du modèle, ce qui n'était pas évident au regard du grave manque de précision sur les survies des jeunes et sur les proportions de reproducteurs dans les premières classes d'âge. Par ailleurs, c'est sous l'hypothèse d'une faible philopatrie des jeunes nés à Banneg que les prévisions du modèle se rapprochent le plus de l'indice de tendance moyen calculé dans la dernière décennie.

Le second point, tout à fait plausible au vu de divers calculs et observations, invite à la réflexion sur la santé de la population étudiée. Il est en effet généralement tenu pour acquis qu'une population prospère d'oiseaux marins recrute (c'est-à-dire attire et retient comme reproducteurs) une part importante des jeunes qu'elle a produits. Or, en première approximation et en admettant de manière classique que les survies se stabilisent pratiquement dès l'âge de deux ans, ce seraient plus de 10% des oiseaux originaires de Banneg qui disparaîtraient annuellement de la zone d'étude pendant leur phase pré-reproductrice. Nous ne disposons malheureusement d'aucun élément pour juger du niveau de normalité d'une telle proportion.

Un second paramètre pourrait indiquer que la colonie de goélands marins de Banneg n'est pas aussi prospère que le laisserait supposer sa forte progression numérique récente. Il s'agit de la production, très basse au vu des valeurs fournies par la littérature. Cette mauvaise performance est d'autant plus impressionnante qu'elle fait la moyenne d'une dizaine de saisons de reproduction. Il semble bien que, dans ce cas, ce soit la densité qui soit en cause. Plus enclin que les autres goélands à nicher isolément ou à former des colonies lâches (Bergman 1982, Götmark 1982), le goéland marin connaît ses meilleurs succès de reproduction lorsque les couples sont clairsemés (Butler & al. 1981, Bergman 1982, Hudson 1982). Comme pour les autres espèces de goélands, les fortes densités induisent un accroissement de l'agressivité intraspécifique et du cannibalisme vis-à-vis des poussins (Hudson 1982, Götmark 1982, McGill 1985). Dans l'archipel de Banneg, ce seuil était probablement déjà atteint au début de l'étude.

Cela dit, en dépit de ces deux indices négatifs, la population des goélands marins de Banneg continue aujourd'hui de s'accroître, au rythme annuel de + 2.8%. Depuis une vingtaine d'années, cette expansion s'est manifestement effectuée au détriment de populations préalablement prospères de goélands bruns et argentés, l'ampleur et la rapidité des déclinés qu'elles subissent impliquant à l'évidence des phénomènes d'émigration, parfois massive. Dans un premier temps, il semble que les déplacements de reproducteurs se fassent au plus proche, alimentant une forte concentration dans les colonies adjacentes. Dans le cas de Banneg, les mécanismes à l'origine de ce

processus feraient plus appel aux exigences d'espacement et à l'agressivité territoriale des goélands marins qu'à la prédation qu'ils exercent sur leur voisinage. Notons au passage que ce schéma, probablement transposable aux situations où le goéland marin atteint de fortes densités, ne constitue certainement pas une règle : sur le Milinou Braz, gros îlot rocheux du Cap Sizun (Finistère) où nichent moins de dix couples de goélands marins, certains de ceux-ci se sont spécialisés dans la prédation des poussins et des oeufs de goélands argentés, au point de réduire pratiquement à néant la production annuelle de cette espèce. Le résultat revient évidemment au même puisque, en quelques années, la population de goélands argentés du Milinou a été littéralement décimée. Ces observations concordent donc avec ce que l'on sait des relations intra et interspécifiques du goéland marin sous diverses situations de densité : contrairement à ceux qui adoptent un mode de reproduction résolument coloniale, les couples solitaires et ceux vivant en peuplements lâches s'alimentent à proximité immédiate de leur territoire, exerçant une forte pression de prédation sur les oiseaux nichant alentour (Hudson 1982, Bergman 1982).

A Banneg, les phénomènes de concentration des goélands bruns et argentés provoqués par les déplacements de reproducteurs induisent à leur tour une véritable déstabilisation de la structure et du contexte social des colonies concernées : la compétition intraspécifique et l'intensité du cannibalisme qui s'ensuivent aggravent la déstabilisation et conduisent à une émigration définitive de l'archipel. A terme, il semble donc que les populations de goélands bruns et argentés de Banneg soient condamnées à disparaître, à l'exception peut-être de quelques couples résiduels, en périphérie de colonies de goélands marins occupant peu à peu tout l'espace disponible, à l'instar de ce qui s'est produit voici déjà une quinzaine d'années sur Roc'h Hir. Si la densité de goélands marins telle qu'elle paraît aujourd'hui stabilisée sur Roc'h Hir, constitue le maximum possible, ce sont 800 couples de cette espèce qui, dans un avenir prévisible, pourraient se partager la superficie de l'archipel. Au rythme actuel, il faudrait cependant une soixantaine d'années pour y parvenir, et bien des choses peuvent changer d'ici là.

Nous voici donc au point où nous pouvons aborder les problèmes de gestion. Pour dissiper toute ambiguïté, précisons d'emblée que ce terme ne saurait en aucun cas être considéré comme synonyme d'*intervention*. L'objectif primaire d'une réserve étant par définition la protection, tout le reste y est subordonné. Assurer matériellement cette protection, bien connaître le patrimoine de la réserve et son éventuelle évolution, comprendre les mécanismes mis en jeu dans le fonctionnement du système qu'elle constitue, sont déjà des objectifs de gestion... et dans certains cas, les seuls qui se justifient. Au delà, on entre dans le domaine de l'intervention qui implique nécessairement des choix, et par conséquent des jugements de valeur : valeur relative de tel ou tel élément du patrimoine, conséquences, jugées plus ou moins indésirables, de telle évolution...



A Banneg, espace officiellement protégé depuis une quinzaine d'années, les objectifs de gestion se sont jusqu'à ce jour arrêtés au seuil de l'interventionnisme. En revanche, de gros efforts ont été consentis pour la compréhension du fonctionnement de cet écosystème micro-insulaire, cette étude représentant certainement une étape importante en la matière. Il serait pourtant bien difficile de ne pas porter de jugements de valeur à son propos, au nom de l'évolution passée et de l'état actuel de l'île. Les naturalistes qui s'y sont succédés ne s'en sont d'ailleurs pas privés, inquiets que de la dégradation du tapis végétal, que de la prédation constatée sur telle espèce, de la disparition de telle autre, de la domination sans partage des goélands, ou de tout cela ensemble...

Si, par exemple, on examine la situation actuelle et son évolution prévisible, on peut tenter de peser le pour et le contre de la domination presque totale du goéland marin. A son crédit, on pourrait porter la régulation qu'il exerce sur les populations de goélands argentés. Au niveau local, cela est susceptible de se traduire entre autres par une réduction de la pression de dégradation (piétinement, fientes) sur le couvert végétal, puisque les densités maximales supportées par le goéland marin sont au moins quatre fois inférieures à celles des goélands bruns et argentés. Mais les goélands évincés de l'archipel de Banneg ne disparaissent pas pour autant : ils reportent probablement vers d'autres colonies les problèmes observés dans le sud de Banneg au cours des dernières années de cette étude. Il est d'ailleurs plausible qu'à l'échelle de la Bretagne, la stagnation, voire la diminution globale des goélands argentés constatée en de nombreuses localités des côtes nord et ouest lors du dernier recensement général (1987-88), soit au moins pour partie imputable à de tels processus ; à la même échelle, les localités d'immigration seraient constituées par les colonies des côtes sud où la forte progression des goélands marins n'en est encore qu'à ses débuts. Pour en revenir à Banneg et au goéland marin, on pourrait à l'opposé s'inquiéter de l'éventuelle évolution de ses relations vis-à-vis d'espèces bien plus rares en France, et plus fragiles que les goélands bruns et argentés : certains exemples outre-Manche (Parslow 1965) autoriseraient de sérieuses craintes quant à l'avenir de la principale colonie française de pétrels tempête ou même de celle, à peine renaissante, de puffins des Anglais. Les goélands marins de Banneg consomment effectivement des pétrels, mais il serait bien difficile de mesurer, dans l'état actuel des connaissances, l'impact de leur prélèvement. D'un autre côté, en évincant goélands bruns et argentés, ils ont éliminé d'autres prédateurs avérés, et probablement non moins redoutables, du pétrel tempête...

Ces quelques réflexions ne sont qu'une illustration de la complexité des interactions liant entre eux les quelques protagonistes d'un écosystème au demeurant fort simple. En fait, quand on prend en compte la totalité de l'histoire connue de Banneg, on ne peut qu'être frappé de l'ampleur des bouleversements (le mot n'est pas trop fort) qui, en moins d'un siècle, ont affecté son peuplement avien. Implantation du grand gravelot et des trois espèces de goélands dans les années 50,

domination progressive des goélands bruns et argentés jusqu'au milieu des années 70, extinction progressive des sternes et quasi-disparition du puffin des Anglais à la même époque, extinction du macareux et hégémonie du goéland marin au début des années 80, renaissance de la colonie de puffins dans le courant des années 80... pour ne retenir que les faits les plus marquants et les plus récents. Et que nous réserve l'avenir ?

Dans les années 1970, il aurait évidemment été possible d'intervenir, c'est-à-dire d'éradiquer les goélands argentés, en se basant sur l'hypothèse plausible des menaces qu'aurait fait peser leur phénoménale expansion sur la santé des colonies de sternes, de pétrels et de puffins. A n'en pas douter, la tentation aurait ensuite été grande de mettre sur le compte de cette intervention, l'incontestable renouveau de la petite population de puffins quelques années plus tard. L'éradication n'a pas eu lieu, et pourtant les puffins sont revenus pendant que les effectifs de goélands s'effondraient sous la pression de compétition des goélands marins. Il y a bien peu de chances pour que ce soit l'évolution réciproque des effectifs des laridés qui soit à l'origine de ce retour du puffin des Anglais ; c'est plutôt là un de ces innombrables faits de nature qui échappent totalement aux problématiques de gestion. Il est par ailleurs avéré que le goéland marin est pour cette espèce un prédateur bien plus redoutable que ses congénères de plus petite taille.

C'est donc à présent le goéland marin qui se trouve sur le devant de la scène. Faudrait-il envisager de le limiter à son tour, sous prétexte des éventuelles menaces que ses extraordinaires talents de prédateur font peser sur toutes les autres populations d'oiseaux marins de l'archipel. L'exemple des goélands argentés de diverses localités écossaises porte à la prudence en la matière. Cette espèce, autrefois si abondante qu'elle a provoqué des mesures de régulation, est aujourd'hui devenue si rare (et pas seulement pour cause d'éradications) qu'il est désormais envisagé de la protéger.

Qu'on ne se méprenne pas, ces quelques considérations ne sont pas un plaidoyer pour un non-interventionnisme systématique. Elles tentent simplement d'indiquer que la mise en oeuvre d'une expérience de régulation dans un espace protégé n'est justifiable que dans des conditions précises :

- \* il convient en premier lieu de mesurer l'ampleur du déséquilibre et d'en évaluer l'impact sur les différents éléments du patrimoine de la réserve, compte tenu des objectifs de celle-ci ;

- \* en cas de décision d'intervention, celle-ci doit être contenue dans les limites du strict minimum nécessaire pour l'effet recherché ;

- \* toutes les garanties doivent être prises pour que les divers effets potentiels de l'intervention puissent être mesurés.

A Banneg, en dehors du cas des goélands étudiés ici, le seul exemple probant d'une compétition conduisant à la réduction puis à l'extinction d'une espèce est celui des sternes, éliminées de l'archipel par l'extension des goélands argentés et bruns au début des années 1970. Le cas du pétrel tempête est plus délicat. Les faits de prédation de la part des trois espèces de goélands sur cet oiseau sont non seulement indéniables, mais ils sont probablement nombreux. En revanche, l'impact réel de cette prédation n'a pu pour l'instant être évalué, même si plusieurs indices vont dans le sens d'un déclin de la population de pétrels. S'il s'avérait que les goélands, et les goélands marins en particulier, sont responsables d'un déclin significatif de cette colonie, une solution rationnelle pourrait consister en l'élimination sélective des spécialistes (mais le goéland marin est une espèce protégée).

En tout état de cause, l'archipel de Banneg compte certainement parmi les plus beaux espaces de nature sauvage du littoral atlantique français. En l'état - et la présente étude en témoigne - grâce à la somme de connaissances précises accumulées depuis des années, il est aussi un incomparable laboratoire naturel pour l'observation des peuplements d'oiseaux de mer et des écosystèmes micro-insulaires dans notre pays. Si des interventions devaient un jour s'imposer, il serait indispensable qu'elles soient aussi discrètes que possible.

# BIBLIOGRAPHIE



## Bibliographie

- Barth E.K., 1966. Egg dimensions and laying dates of *Larus marinus*, *Larus argentatus*, *L. fuscus*, and *L. casus*. *Zoological Museum of Oslo, Contribution n° 81*
- Barth E.K., 1967. Standard body measurements in *Larus argentatus*, *Larus fuscus*, *Larus casus* and *Larus marinus*. *Nyrb. Mag. Zool.* 15 : 5-34
- Beamish M.A.S., 1975. The feeding and population ecology of the great black-backed gull in Northern Scotland. *Ibis* 120 : 126-127
- Belopol'ski L.O., 1957. Ecology of sea colony birds of the Barents Sea. *Moscow*, 338 p.
- Bergman G., 1962. Population dynamics, colony formation and competition in *Larus argentatus*, *fuscus* and *marinus* in the archipelago of Finland. *Ann. Zool Fennici* 19 : 143-164
- Biolet F., Bouzillé J.B. & Godeau M., 1967. Exemples de transformation de la végétation de quelques îlots de deux archipels armoricains. Influence de zoopopulations. *15e Colloque international de Phytosociologie, Strasbourg*, 22 p.
- Buckley P.A. & Buckley F.G., 1962. Seabirds of the north and middle atlantic coast of the United States : their status and conservation. *ICBP Technical publ. n° 2* : 101-133
- Burger J., 1963. Competition between two species of nesting gulls : on the importance of timing. *Behavioral Neuroscience* 97 : 492-501
- Burger J. & Gochfeld M., 1983. Behavioural responses to human intruders of herring gulls (*Larus argentatus*) and great black-backed gulls (*L. marinus*) with varying exposure to human disturbance. *Behavioural Processes* 8 : 327-344
- Butler R.G. & James-Butler S., 1962. Territoriality and behavioral correlates of reproductive success of great black-backed gulls. *The Auk* 99 : 58-66
- Butler R.G. & James-Butler S., 1963. Sexual differences in the behavior of adult great black-backed gulls (*Larus marinus*) during the pre- and post-hatch periods. *The Auk* 100 : 63-75
- Butler R.G. & Trivelpiece W., 1961. Nest spacing, reproductive success and behavior of the great black-backed gull (*Larus marinus*). *The Auk* 98 : 99-107
- Chabrzyk G. & Coulson J.C., 1976. Survival and recruitment in the herring gull. *Journal of Animal Ecology* 45 : 187-203
- Clobert J., Lebreton J.D., & Allaine D., 1987. A general approach to survival rate estimation for recaptures or resightings of marked birds. *Ardea* 75 : 133-142
- Cramp S. & Simmons K.E.L., 1983. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and the North Africa : the birds of the Western Palearctic. Vol. 3. *Oxford University Press*
- Cuillaudre J.P., 1966. Bilan écologique de la Bretagne. *Rapport de contrat SEPNS/BRAE Bretagne*
- Danchin E., 1968. Rôle des facteurs comportementaux dans les mécanismes de régulation des populations d'oiseaux coloniaux. Cas de la mouette tridactyle. *Thèse, Paris*, 290 p.
- Degland C.D. & Gerbe Z., 1967. Ornithologie européenne. *Baillière, Paris*

- Dementiev G.P. & Gladkov N.A., 1951. The birds of the Soviet Union. *Fol. 3, Moscow*
- Dobson R., 1952. The Birds of the Channel Islands. *Staples Press, London, 252 p.*
- Drury W.H., 1973. Population changes in New England seabirds. *Bird Banding 44 : 267-313*
- Erwin R.M., 1971. The breeding success of two sympatric gulls, the herring gull and the great black-backed gull. *Wilson Bulletin 83 : 152-158*
- Evans P.G.H., 1986. Monitoring seabirds in the North Atlantic. *Mediterranean Marine Avifauna, 179-206*
- Ferry C., 1956. Observations ornithologiques sur l'archipel de Molène (Finistère). *Alauda 24 : 250-265*
- Götmark F., 1982. Coloniality in five *Larus* gulls : a comparative study. *Ornis Scandinavica 13 : 211-224*
- Harris M.P., 1964. Aspects of the breeding biology of the gulls, *Larus argentatus*, *L. fuscus*, *L. marinus*. *Ibis 106 : 432-455*
- Harrisson T.H. & Hurrell H.G., 1933. Numerical fluctuations of the great black-backed gull (*Larus marinus*) in England and Wales. *Proc. Zool. Soc. London 103 : 191-209*
- Henry J. & Monnat J.Y., 1981. Oiseaux marins nicheurs de la façade atlantique française. *Rapport de contrat SEPNS/MER, Paris, 338 p.*
- Hunt G.L. & Hunt M.W., 1976. Gull chick growth : significance of growth rates, timing of breeding and territory size. *Ecology 57 : 62-75*
- Kadlec J.A. & Drury W.H., 1969. Structure of the New England herring gull population. *Ecology 49 : 644-676*
- Lebourier E., 1925. Excursion à l'archipel des Sept-Iles (Côtes-du-Nord). *Revue Française d'Ornithologie 9 : 263-272*
- Lebreton J.D., 1981. Contribution à la dynamique des populations d'oiseaux. Modèles mathématiques en temps discret. *Thèse, Lyon, 211 p.*
- Lebreton J.D. & Isenmann P., 1976. Dynamique de la population camarguaise de mouette rieuse (*Larus ridibundus* L.) : modèle mathématique. *Terre et Vie 30 : 529-549*
- Linard J.C., 1990. Notes sur la reproduction des trois espèces de goélands (*Larus argentatus*, *Larus fuscus*, *Larus marinus*) à Banneg en 1989. *Ar Fran N. S. 1 : 3-13*
- Lockley R.M., 1932. Incubation periods of lesser and great black-backed and herring gulls. *British Birds 25 : 310-313*
- McGill P.A. & Richmond M.E., 1979. Hatching success of great black-backed gull eggs treated with oil. *Bird Banding 50 : 108-113*
- McGill P.A., 1985. Mechanisms and consequences of interspecific interactions among gulls. *Ph. D Thesis, University of Cornell, 113 p.*
- Migot P., 1987. Eléments de biologie des populations de goélands argentés *Larus argentatus* Pont. en Bretagne. Approche démographique. *Thèse, Paris 6, 214 p.*

- Mifot P. & Linard J.C., 1984. Recensement et distribution des nids dans une colonie pluri-spécifique de goélands (*Larus argentatus*, *L. fuscus*, *L. marinus*). *Alauda* 52 : 248-255
- Mills J.A. & Ryder J.P., 1979. Trap for capturing shore and seabirds. *Bird Banding* 50 : 121-123
- Møller A.P., 1975. Breeding schedule colony size, clutch size and nestling production in some *Charadriiformes* species on Løso, North Jutland. *Dansk. Orn. Foren. Tidsskr.* 72 : 41-50
- Monnat J.Y., 1966. Statut actuel des oiseaux marins nicheurs en Bretagne. 1. Iroise. *Ar Fran* 1 : 1-30
- Hylne C.K., 1960. Predation of Manx shearwaters by great black-backed gulls on Skomer. *Bird Notes* 29 : 73-76.
- Parslow J.L.F., 1965. Great black-backed gulls preying on storm petrels. *British Bird* 58 : 522-523.
- Parsons J., 1971. Cannibalism in herring gulls. *British Birds* 64 : 528-537
- Pasquet E., 1985. Démographie des alcidés : analyse critique et application aux populations françaises. *Thèse, Brest, 193 p.*
- Pradel R., 1989. User's manual for program. *CEPE/CNRS, Montpellier*
- Robert W.C. & Ralph C.J., 1975. Effects of human disturbance on the breeding success of gulls. *Condor* 77 : 495-499
- Taylor K., 1985. Great black-backed gull *Larus marinus* predation of seabird chicks on three scottish islands. *Seabird* 8 : 45-52
- Tristan, 1927. Expédition ornithologique aux îles du Toulinguet (Finistère) (25-27 mai 1927). *Revue Française d'Ornithologie* 11 : 311-314
- Verbeek H.A.M., 1979. Some aspects of the breeding biology and behavior of the great black-backed gull. *Wilson Bulletin* 91 : 575-582

\*

Plusieurs notes de terrain et rapports ornithologiques inédits, déposés à la SEPNE par Bioret et Fichaut (1990), Brien (1971, 1976), Brosselin (1959), Bourdon (1960), Corre (1981, 1982), Gager (1981, 1982), Grandjean (1981, 1982, 1983), Lucas (1965), Monnat (1967, 1968, 1969, 1977, 1979), Frieur (1972, 1979), ont été consultés pour rédiger le paragraphe concernant les cinétiques des trois espèces.

# REMERCIEMENTS

## Remerciements

L'ensemble de ce travail a été réalisé sur des terrains appartenant au Conseil général du Finistère.

Au cours de la période d'étude, deux conservateurs, D. Prieur (1981-1983) et C. Hily (1984-1990), se sont succédés pour organiser la vie de cette réserve gérée par la SEPNEB : cet indispensable travail bénévole a, à n'en pas douter, contribué au bon déroulement de notre recherche.

L'archipel de Banneg, notre site d'étude, est certainement l'une des localités les plus difficiles d'accès du littoral atlantique français. Deux excellents marins molénais, R. Masson de 1981 à 1983, puis J. Callac de 1984 à 1990, nous ont régulièrement permis d'y passer depuis Molène, et d'y séjourner dans les meilleures conditions de sécurité. Nous remercions également le Service maritime départemental du Finistère qui nous a accordé des facilités de passage sur l'île Molène en 1990.

Abaléa P. (87, 88), Allain E. (86, 90), Allain F. (86), Allain G. (86, 90), Ballot J.N. (88, 89, 90), Berton P. (89), Bioret F. (85, 87), Bossard J. (81, 82, 83, 84, 85, 86, 90), Bouche S. (89, 90), Bouchet P. (88, 89), Bretagnolle V. (89), Cadiou M.H. (85, 87, 88, 89, 90), Carry F. (88, 89), Chopin T. (82), Colin C. (90), Corre H. (81, 82, 84, 86), Crenn H. (87, 88), Cuillandre J.P. (85, 86), Danchin E. (83), Dartiguelongue J. (82), De Kergariou G. (88), Delestrade A. (89), Dieudonné E. (86, 88), Dieudonné J.P. (86, 88), Gager L. (81, 82, 83, 85), Gaudeau L. (81, 82), Gaudeau S. (81), Gestin G. (82), Grandserre E. (81, 82, 83, 84, 85), Grysan M. (90), Hamon J. (85, 86), Jacob Y. (90), Jollé P. (86), Jollé S. (86), Keroas J.M. (87, 88), Lamy D. (89), Le Guen P. (85, 86), Le Nozerh Y. (85), Le Toquin A. (83, 85, 87), Le Tournel P. (86), Leduc C. (82), Leneveu P. (90), Levacher T. (88), Linard A. (85), Linard D. (81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90), Linard G. (88, 89), Losson A. (85), Losson M. (85, 88, 89), Maubian A. (87), Maubian G. (87), Maubian H. (87), Mevel A. (84), Mignon D. (89, 90), Migot P. (83, 84, 85), Moal G. (84), Morillon S. (82), Omnes M. (81), Pichon P. (82, 85), Pons J.M. (87, 89), Prigent J. (89), Prigent S. (89), Rabot F. (89, 90), Rabot S. (89, 90), Renambot P. (90), Roignan J.M. (90), Vichard E. (88, 89), Vichard J. (88, 89) ont, lors des sorties effectuées à Banneg, participé aux différents travaux de relevés, de baguage et d'observations. Qu'ils en soient ici remerciés.

Annezo J.P., Bioret F., Carry F., Claessens O. (ONC Chanteloup), Cuillandre J.P., Desmots D. (ONC Chanteloup), Doumeret A., Fichaut B., Floté D., Fouquet M. (ONC Chanteloup), Gager L., Gautier J.P., Gentric A., Girard O. (ONC Chanteloup), Gremillet X., Grisser P. (ONC Chanteloup), Guilcher R., Hindemeyer X., Le Toquin A., Leroux A., Maout J., Nore T., Péron J.J., South, Thomas A., Thoumelin E., Trollet B. (ONC Chanteloup) et Yesou P. (ONC Chanteloup) nous ont communiqué des informations concernant leurs observations d'oiseaux munis de bagues couleurs. Une mention particulière doit être faite à cet égard pour la constance avec laquelle, depuis 1984, Pierre Yésou suit les oiseaux séjournant dans la région d'Olonne.

Dès 1983, un programme personnel de marquage sur les goélands marins de Banneg a été demandé, et obtenu, auprès du CRBPO (Muséum national d'histoire naturelle). Nous avons toujours trouvé auprès des membres de ce laboratoire écoute et conseils pour la poursuite de notre recherche.

F. Bioret et B. Fichaut nous ont communiqué diverses informations concernant les superficies des îlots et la répartition des goélands en 1990.

P. MacGill (Brookfield Zoo, Illinois, USA) a très gentiment répondu à notre demande en acceptant de nous faire parvenir un exemplaire de sa thèse non publiée.

S. Bamière nous a aimablement communiqué les résultats concernant le goéland marin dans la base de données constituée à l'issue des recensements généraux des oiseaux marins nicheurs des côtes de France. Il a également effectué quelques traitements permettant de décrire l'évolution de la tendance à la reproduction coloniale chez cette espèce.

Nous remercions vivement E. Pasquet (CRBPO, Muséum national d'histoire naturelle) et J. Clobert (Laboratoire d'écologie, Ecole Normale Supérieure) pour l'aide précieuse qu'ils nous ont apportée lors des calculs de survie.

Avec P. Migot, nous avons cheminé de conserve pendant trois années dans l'étude passionnante des populations de goélands du bout du monde. Ce travail doit beaucoup à nos discussions passionnées, à sa compétence scientifique, à son expérience sur les goélands argentés, à son bon sens de campagnard nullement dépaycé parmi les marins.

Il est impossible de ne pas citer ici Eric Grandserre, collaborateur à part entière de cette recherche dès sa conception, et qui nous a quittés trop tôt. Il débordait d'idées sur la manière de conduire le travail de terrain, et si les bons rails ont été pris très tôt dans le courant de l'étude, c'est beaucoup grâce à lui.

Un grand merci enfin aux membres du laboratoire de biologie marine de la faculté des sciences de Brest qui ont toléré, tout au long de la rédaction de ce rapport, l'empiètement de nos goélands marins sur le domaine de leurs coquilles St-Jacques.