



Open Archive TOULOUSE Archive Ouverte (OATAO)

OATAO is an open access repository that collects the work of Toulouse researchers and makes it freely available over the web where possible.

This is an author-deposited version published in : [http://oatao.univ-toulouse.fr/Eprints ID : 8826](http://oatao.univ-toulouse.fr/Eprints/ID/8826)

To cite this version :

Brena, Pierpaolo. *Influence des vents océaniques de surface sur les trajets migratoires du Puffin cendré atlantique (*Calonectris diomedea borealis*)*. Thèse d'exercice, Médecine vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse - ENVT, 2012, 65 p.

Any correspondance concerning this service should be sent to the repository administrator: staff-oatao@inp-toulouse.fr.

INFLUENCE DES VENTS OCÉANIQUES DE SURFACE SUR LES TRAJETS MIGRATOIRES DU PUFFIN CENDRÉ ATLANTIQUE (*Calonectris diomedea borealis*)

THESE
pour obtenir le grade de
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

BRENA Pierpaolo

Né, le 18 Septembre 1987 à La Seyne sur Mer (Var)

Directeur de thèse : M. Jean-Yves JOUGLAR

JURY

PRESIDENT :

M. Gérard CAMPISTRON

Professeur à l'Université Paul-Sabatier de TOULOUSE

ASSESEURS :

M. Jean-Yves JOUGLAR

M. Jacques DUCOS DE LAHITTE

Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

INFLUENCE DES VENTS OCÉANIQUES DE SURFACE SUR LES TRAJETS MIGRATOIRES DU PUFFIN CENDRÉ ATLANTIQUE (*Calonectris diomedea borealis*)

THESE
pour obtenir le grade de
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

BRENA Pierpaolo

Né, le 18 Septembre 1987 à La Seyne sur Mer (Var)

Directeur de thèse : M. Jean-Yves JOUGLAR

JURY

PRESIDENT :

M. Gérard CAMPISTRON

Professeur à l'Université Paul-Sabatier de TOULOUSE

ASSESEURS :

M. Jean-Yves JOUGLAR

M. Jacques DUCOS DE LAHITTE

Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

**Ministère de l'Agriculture et de la Pêche
ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE**

Directeur : **M. A. MILON**

Directeurs honoraires **M. G. VAN HAVERBEKE.
M. P. DESNOYERS**

Professeurs honoraires :

M. L. FALIU	M. J. CHANTAL	M. BODIN ROZAT DE MENDRES NEGRE
M. C. LABIE	M. JF. GUELF	M. DORCHIES
M. C. PAVAU	M. EECKHOUTTE	M. BRAUN (émérite)
M. F. LESCURE	M. D.GRIESS	
M. A. RICO	M. CABANIE	
M. A. CAZIEUX	M. DARRE	
Mme V. BURGAT	M. HENROTEAUX	

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

M. **AUTEFAGE André**, *Pathologie chirurgicale*
M. **CORPET Denis**, *Science de l'Aliment et Technologies dans les Industries agro-alimentaires*
M. **ENJALBERT Francis**, *Alimentation*
M. **EUZEBY Jean**, *Pathologie générale, Microbiologie, Immunologie*
M. **FRANC Michel**, *Parasitologie et Maladies parasitaires*
M. **MARTINEAU Guy**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
M. **PETIT Claude**, *Pharmacie et Toxicologie*
M. **REGNIER Alain**, *Physiopathologie oculaire*
M. **SAUTET Jean**, *Anatomie*
M. **TOUTAIN Pierre-Louis**, *Physiologie et Thérapeutique*

**PROFESSEURS 1°
CLASSE**

M. **BERTHELOT Xavier**, *Pathologie de la Reproduction*
Mme **CLAUW Martine**, *Pharmacie-Toxicologie*
M. **CONCORDET Didier**, *Mathématiques, Statistiques, Modélisation*
M. **DELVERDIER Maxence**, *Anatomie Pathologique*
M. **SCHELCHER François**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*

**PROFESSEURS 2°
CLASSE**

Mme **BENARD Geneviève**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
M. **BOUSQUET-MELOU Alain**, *Physiologie et Thérapeutique*
Mme **CHASTANT-MAILLARD Sylvie**, *Pathologie de la Reproduction*
M. **DUCOS Alain**, *Zootéchnie*
M. **DUCOS DE LAHITTE Jacques**, *Parasitologie et Maladies parasitaires*
M. **FOUCRAS Gilles**, *Pathologie des ruminants*
Mme **GAYRARD-TROY Véronique**, *Physiologie de la Reproduction, Endocrinologie*
M. **GUERRE Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
Mme **HAGEN-PICARD Nicole**, *Pathologie de la Reproduction*
M. **JACQUIET Philippe**, *Parasitologie et Maladies Parasitaires*
M. **LEFEBVRE Hervé**, *Physiologie et Thérapeutique*
M. **LIGNEREUX Yves**, *Anatomie*
M. **PICAVET Dominique**, *Pathologie infectieuse*

M. **SANS Pierre**, *Productions animales*
Mme **TRUMEL Catherine**, *Pathologie médicale des Equidés et Carnivores*

**PROFESSEURS CERTIFIES DE L'ENSEIGNEMENT
AGRICOLE**

Mme **MICHAUD Françoise**, *Professeur d'Anglais*
M **SEVERAC Benoît**, *Professeur d'Anglais*

MAITRES DE CONFERENCES HORS CLASSE

M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la Reproduction*
Mlle **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, Anatomie pathologique*
M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
Mlle **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
M. **JOUGLAR Jean-Yves**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
M **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants.*
Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*

MAITRES DE CONFERENCES (classe normale)

M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **BENNIS-BRET Lydie**, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
Mlle **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
Mme **BOUCLAINVILLE-CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
Mlle **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie*
M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*
M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
M. **CUEVAS RAMOS Gabriel**, *Chirurgie Equine*
M. **DOSSIN Olivier**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
Mlle **FERRAN Aude**, *Physiologie*
M. **GUERIN Jean-Luc**, *Elevage et Santé avicoles et cunicoles*
M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
Mlle **LACROUX Caroline**, *Anatomie Pathologique des animaux de rente*
M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et Mathématiques*
M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des Ruminants*
M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie Chirurgicale*
M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, Imagerie médicale*
M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction*
Mlle **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
Mlle **PAUL Mathilde**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles et porcins*
Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*
M. **RABOISSON Didier**, *Productions animales (ruminants)*
Mme **TROEGELER-MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation*
M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et Infectiologie (disponibilité à cpt du 01/09/10)*
M. **VERWAERDE Patrick**, *Anesthésie, Réanimation*

MAITRES DE CONFERENCES et AGENTS CONTRACTUELS

M. **BOURRET Vincent**, *Microbiologie et infectiologie*

ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE CONTRACTUELS

Mlle **DEVIERS Alexandra**, *Anatomie-Imagerie*
M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophtalmologie*
Mlle **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*
Mlle **PASTOR Mélanie**, *Médecine Interne*
M **VERSET Michaël**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
Mme **WARET-SZKUTA Agnès**, *Production et pathologie porcine*

A Monsieur le Professeur Gérard CAMPISTRON

Professeur des Universités

Praticien hospitalier

Physiologie-Hématologie

Qui nous a fait l'honneur d'accepter la présidence de notre jury de thèse.

Hommages respectueux.

A Monsieur le Docteur Jean-Yves JOUGLAR

Maître de Conférences de l'école Nationale Vétérinaire de Toulouse

Pathologie du bétail et des animaux de basse-cour

Qui nous a aidé et dirigé dans notre travail.

Qu'il trouve ici l'expression de notre reconnaissance et de notre profond respect.

A Monsieur le Professeur Jacques DUCOS DE LAHITTE

Professeur de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Parasitologie et Maladies parasitaires

Qui nous a fait l'honneur de participer à notre jury de thèse.

Qu'il trouve ici l'expression de toute notre gratitude.

A Monsieur le Docteur Francesco BONADONNA

Directeur de recherche au CNRS

Ecologie Comportementale

Qui nous a accueilli et encadré au sein de son équipe.

Hommages respectueux.

Aux miens, pour tous leurs sacrifices, leur soutien, leur accompagnement vers l'accomplissement de mes projets et l'amour qu'il m'ont porté, dont je ne finirai jamais de reconnaître toutes les formes.

A **Danilo**, mon papa, pour tout ce qu'il m'a appris, pour la curiosité qu'il m'a inculqué depuis le début, pour m'avoir emmené si souvent "aux poulpes" et partout où il nous a semblé bon d'aller fouiner, du Gros Cerveau à la Patagonie.

A **Lison**, ma maman, pour tous ses conseils prodigués avec bienveillance, pour s'être fait tant de fois un sang d'encre, pour sa sensibilité et sa tendresse sans limites, pour m'avoir poussé là où je n'aurais pas pu arriver seul.

A **Mia**, pour m'avoir offert le privilège d'être un grand frère autrefois gentiment poussé à bout, désormais fier de pouvoir profiter pleinement de l'épanouissement du talent de sa petite soeur et de l'accompagner vers son accomplissement.

A **Nonna**, pour sa présence rassurante, pour avoir tant donné, pour avoir fait de mes stages ruraux à Scanzo une parenthèse de bonheur suspendu, et pour tout l'amour dont elle submerge ses petits-enfants à grands renforts de Polenta et Osèi.

A toute la clique du Var: **Pierre**, "Norbert", le coeur sur la main cachée dans la caisse à outils; **Vincent**, "le Patron", l'intelligence rurale et le timide du Cas; **Charles**, "Hahihor", l'insouciance rêveuse et la bonne étoile dopée à l'improvisation; **Fabien**, "Ripeur", le discours véhément et la palangrotte aiguisée; **Julien**, les liens avec la terre et les échelles vers les nuées; **Camille**, la placidité attentionnée et enfin **Margaux**, pour l'énergie qu'elle communique si généreusement autour d'elle.

A **Mathieu**, l'ami d'enfance et de projets musicaux passés et futurs; **Romain**, les instants simples et le souvenir nostalgique, et à tous les autres qui ont fait de mes retours passagers en bonne terre de Provence des moments de choix, perpétuant au travers de leur franche amitié mon attachement à ce petit coin de paradis méditerranéen.

Au **Phacomochère**, pour être plus gros que le Phacochère et faire peut-être 200 kilos de plus.

Aux protagonistes de l'époque bénie du **56 Rue Thubaneau**, à Marseille: **Mathieu, Alex, Rémi, Laure, Luc, Jeanne, Aspla, Péro, Julien, Guigui, Mark T** et les autres. En souvenir des apéros d'anthologie au 56, des matches de Fùtchbol, de la fondue de Noël, des longues heures à couvrir les tables de dessins, des pâtes au pesto du mercredi midi, et des crises d'adrénaline en colle de Physi que.

A **Charlène** pour tous ces bons et heureux moments entre Marseille, Paris, Toulouse et Saint-Rémy-de-Provence.

A tous ceux qui ont contribué à faire de cet épisode Toulousain une période très spéciale de ma vie d'étudiant, dont les anecdotes sont trop nombreuses et farfelues pour que ce paragraphe soit facile à écrire:

Aux **Reniflors**, groupe né d'un errement de boum en salle musique et qui captiva la majorité de mes nombreuses heures perdues pendant ces longues années. Merci à **Nico, Arthur** et **Raph** pour avoir enduré les innombrables répètes et tout explosé lors des concerts. Mes meilleurs souvenirs resteront les instants que nous avons vécu sur scène, côte à côte, de Toulouse à Lyon, en se faisant plaisir dans une liberté musicale et scénique totale.

Aux **Châtelains**, qui m'ont accepté parmi leur groupe de jazz'n'roll bien que je ne sois jamais vraiment "entré dans le château". Merci à **Tim, Chaton, Julien**, puis **Taquet** et **Raph** pour avoir supporté les digressions dénonciatrices qui balisaient chaque morceau, de l'intro au pont et du pont à l'outtro.

Aux **Uzbeks Gone Nuts and the Topless Burger**, nés des cendres des **Jafoma Jungle Sausages**, pour avoir mêlé la folie des uns au sérieux des autres lors des longues nuits de répètes, pour avoir partagé ces petits coups de pif bien mérités jusqu'au fin fond de l'Aveyron.

Aux compagnons de flânerie entre les étagères de la **BD-thèque**, lors des longues sessions de lecture assidue à n'importe quelle heure de la journée et de la nuit: à **Mattias** pour son calme tranquilisant et son humour des plus fins, **Maxi Max** pour sa grande amitié relaxée, **Willy Pete** pour son tempérament, **Alex** pour sa "spontanéité", **Mini Wesh**, pour les bonnes sessions basques sous la neige, **Yohann**, pour le rire incomparable, **Simon**, pour l'anecdote de la clavicule, **Denis** et **Laureline**, pour apporter partout la bonne humeur.

Au noyau dur de ce cercle d'amis précieux, avec qui j'ai partagé tant de choses (même s'ils me disent pince), avec qui tout est sujet à la blague, tout le temps, partout et avec tout le monde.

A **Arthur**, mon voleur de poules préféré, imitateur de James Dean à mi-temps qui se casse toujours un truc en boum;

A **Nico**, le grand belge à l'humour belge et aux danses hasardeuses (probablement belges aussi);

A **Eddy**, le coloc au foyer, roi du Tajine au quatre heures (du matin), Cannois dans tous les sens du terme;

A **Gwinette**, la globe-trotteuse infatigable qui appréhende très bien son monde malgré ses yeux toujours mi-clos;

A **Timothée**, le pianiste-chanteur-arrangeur-marathonien-ascète-animal-de-boum;

A **La Durb**, compagnon d'errance sud-américaine qui fait pourtant très sérieux en temps normal;

A **Chaton**, le saxophoniste mono-tympané qui fait pourtant encore plus sérieux en temps normal;

A **Julo**, le génie incompris de la batterie électrique qui ne fait rien pour rattraper les deux précédents;

A **Du**, le surdoué de la mise en situation périlleuse et ses soudaines urgences de "quitter la ville";

A **Leo**, El Niño, à l'énervante légèreté, qui trouve tout marrant, tout le temps;

A **Max**, le partenaire des petits casse-bras et éternel optimiste selon qui "ça va bien s'passer";

A **Julia**, pour cette crémaillère culte de la rue Sainte Anne dont on se souviendra toujours. C'était comment déjà?

A **Steph** et **Lucie** pour tempérer un peu toute cette bande d'excités (quand elles ne s'y mettent pas aussi) ainsi qu'à **Rems**, **Marcal** et son Sir Pierson classique, **Raph** et **Françou**, pour les bonnes virées à Londres et Cambridge, ainsi le reste de la **Pampa** et de **Saint-Sim**.

Aux poulots, pour être de bon poulots, bien brimés, faisant la fierté de leurs docs même si je n'ai pu profiter de leur compagnie qu'un tout petit semestre: **Valentine**, **H**, **Sab**, **Amicie**, **Jeff**, **Sarah**, **Bam-bam** et les autres.

A **Froggy**, pour sa pédagogie et sa bienveillante sagesse.

A **Julie B**, la bad girl, **Julie L**, l'édentée involontaire, **Caro**, **Elsa**, **Marie** et au reste du groupe de TD.

A **Fillo** et **Simo**, **Lolo**, **Jean-Phi**, **Orion** et **Guigui**, pour ces nombreuses éditions de la Spi, toutes plus rincées les unes que les autres, et l'avènement du **CVVet**.

A **Victoria**, pour tous ces bons petits repas devant un bon petit South Park, et tous ces précieux instants d'impertinence bienheureuse.

A tous les bons zozos rencontrés en stage à Nouméa, Cambridge, Edimbourg, Bergamo, Concepcion et dernièrement en M2 à Montpellier:

Leo, le beach boy roux; **Paul**, the english big onion shaker; **Joane**, l'apprentie James Dean très prometteuse; **Laura**, la survoltée de la pétanque/tchatche; **Prune** et **JB**, les champions bretons; **Pascalou**, le volleyeur aux pieds d'or; **Mathieu**, l'attaquant frontal; **Colas**, le frère à son frère; **Isma**, l'excité insoupçonné; **Mathieu**, l'inspirateur du denticrisse; ainsi qu'à **Alice**, **Pauline**, **Alex**, **Mandy**, **Fabien** et les autres zozos de la promo M2R B2E.

A toute l'**Equipe Ecologie Comportementale** du CEFÉ pour leur accueil, leur bonne ambiance et leur patience. Merci à **Francesco**, **Aurélien**, **Gaia**, **Simon**, **Marianne**, **Silvia** et **Isma** pour leur accueil et leur aide à la réalisation de cette thèse.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION GÉNÉRALE	12
PREMIERE PARTIE - ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE : ADAPTATION DES PROCELLARIIFORMES AUX DEPLACEMENTS EN MILIEU PELAGIQUE	15
INTRODUCTION : SÉGRÉGATION SPATIO-TEMPORELLE DES PROCELLARIIFORMES	15
I. ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES DES PROCELLARIIFORMES	16
A. « Une machine à prospecter »	16
B. Muscles du vol et verrou alaire	17
C. Taille corporelle	17
D. Tubes nasaux	18
II. ADAPTATIONS LOCOMOTRICES A L'ÉCHELLE LOCALE	18
A. Energie cinétique et altitude	19
B. Types de vol	19
<i>i. « Dynamic soaring »</i>	19
<i>ii. « Slope soaring »</i>	20
C. Considérations énergétiques autour du vol	20
III. ADAPTATION LOCOMOTRICE A L'ÉCHELLE MIGRATOIRE	21
A. Modèles de coût minimal	21
<i>i. Coût relatif au vent</i>	21
<i>ii. Dépense énergétique effective</i>	21
B. Corrélation entre trajets migratoires et patrons de vent	22
<i>i. Corrélation vectorielle</i>	22
<i>ii. Préférences d'orientation du vent</i>	22
<i>iii. Prévision des patrons météorologiques et voies privilégiées</i>	23
<i>iv. Direction du vent au départ des colonies</i>	23
C. Optimisation migratoire	24
D. Sélection des Stratégies	25
CONCLUSION	26

DEUXIEME PARTIE – ANALYSE DE L'INFLUENCE DES VENTS OCEANIQUES DE SURFACE SUR LES DEPLACEMENTS MIGRATOIRES DU PUFFIN CENDRE ATLANTIQUE (<i>Calonectris diomedea borealis</i>) EN ATLANTIQUE	27
I. MATERIEL ET METHODES	27
A. Modèle biologique	27
B. Nature des données	28
C. Analyse de variables angulaires par les statistiques circulaires	31
D. Analyse du choix de l'hémisphère de destination au départ de la colonie	32
E. Analyse du choix du site d'hivernage en Atlantique Sud	33
F. Logiciels utilisés pour les analyses	34
II. RESULTATS	35
A. Migration automnale	35
B. Migration printanière	35
C. Analyse des départs de la colonie	35
D. Choix du site d'hivernage en Atlantique Sud	40
E. Analyse des départs des sites d'hivernage	42
III. DISCUSSION	45
A. L'exposition des sites d'hivernage à différents patrons de vent: un critère de comparaison ?	45
B. Orientation privilégiée des oiseaux en migration par rapport à l'orientation des vents	46
C. Influence des patrons de vent sur la stratégie migratoire des oiseaux	47
D. Perspectives d'étude	50
CONCLUSION GENERALE	52
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	53
ANNEXE 1 - FACTEURS DE SEGREGATION DES PETRELS	58
ANNEXE 2 - ROUTES MIGRATOIRES TRANSEQUATORIALES DES PETRELS	61
ANNEXE 3 – ADAPTATIONS ANATOMIQUES AU VOL CHEZ LES PETRELS	62
ANNEXE 4 – CYCLE DE « DYNAMIC SOARING »	63
ANNEXE 5 – PROCEDURES DE STATISTIQUES CIRCULAIRES	64

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Figure 1. Localisation de la zone de reproduction et des zones d’hivernage connues du Puffin cendré atlantique à partir d’observations en mer.	28
Figure 2. Identification de la première localisation de la migration pour un individu.	31
Figure 3. Représentation des trajets GLS relevés au cours de trois saisons de migration de 2006 à 2009.	36
Figure 4. Ségrégation temporelle des départs de la colonie.	37
Figure 5. Trajets et vents moyens rencontrés en Atlantique sud par les migrants dirigés vers l’Amérique du Sud et l’Afrique du Sud.	41
Figure 6. Vents moyens rencontrés en Atlantique sud par les individus alternant les zones d’hivernage entre 2007 et 2008.	42
Figure 7. Directions moyennes des vents au départ des zones d’hivernage.	43
Figure 8. Ségrégation temporelle des départs de la zone CSA (Atlantique sud central).	44
Figure A1-1 – Zones d'hivernage des Procellariiformes (d’après Dias et al., 2011)	60
Figure A2-1 – Trajets migratoires d'un individu <i>Calonectris diomedea</i> , suivi par GPS sur une période de deux ans consécutifs (d’après Dias et al., 2011).	61
Figure A3-1 - Variation de la silhouette des ailes des Procellariiformes en fonction de leur taille corporelle (d’après Pennycuick, 1982)	62
Figure A3-2 - Structure ostéologique des ailes de cinq groupes d'oiseaux (d’après Dial, 1992)	62
Figure A4-1 - Décomposition du cycle de « dynamic soaring » (d’après Richardson, 2010)	63
Figure A4-2 – Styles de progression des albatros par répétition des cycles de dynamic soaring (d’après Richardson, 2010)	63
Tableau 1. Sélection de modèles linéaires généralisés de l’hémisphère de destination des migrants au départ de la colonie en fonction d’effets fixes et aléatoires.	39
Tableau 2. Coefficients de corrélation vectorielle entre vecteurs vent et vecteurs déplacement au départ de la colonie.	39
Tableau 3. Valeurs angulaires des vents moyens rencontrés en Atlantique sud par les individus alternant les zones d’hivernage entre 2007 et 2008.	42
Tableau 4. Conditions moyennes de vent et directions moyennes des migrants au départ des zones d’hivernage lors de la migration printanière.	43

Résumé

La migration est définie en biologie du comportement comme le déplacement périodique d'un groupe d'individus entre deux zones distinctes. Elle constitue une adaptation aux fluctuations environnementales qui peuvent se produire à plusieurs échelles de temps. L'expression des programmes génétiques gouvernant la migration peut être régulée par la plasticité comportementale d'un individu confronté à un environnement changeant, ce dernier contribuant à l'évolution des stratégies migratoires. Ici, nous étudions l'influence des conditions de vent local sur les trajets migratoires d'un oiseau pélagique, le Puffin cendré atlantique (*Calonectris diomedea borealis*). Cet oiseau niche sur des îles rocheuses de l'Atlantique Nord et migre à partir de septembre vers des sites d'hivernage répartis dans tout l'Atlantique. Certains individus sont fidèles au même site d'hivernage d'une année sur l'autre tandis que d'autres visitent de manière alternative des sites distants de plusieurs milliers de kilomètres, indépendamment des caractéristiques océanographiques des sites et des paramètres individuels des individus. Nos résultats suggèrent l'existence d'une influence des conditions locales de vent sur les déplacements des Puffins cendrés à deux moments critiques de la migration: le départ de la colonie au début de la migration automnale et l'arrivée des individus dans une zone météorologiquement instable de l'Atlantique Sud. La variabilité observée pourrait être une manifestation de la plasticité comportementale des Puffins cendrés, qui intègrent à la fois les conditions locales de vent dans leurs déplacements (en privilégiant des vents arrière) et la qualité relative des différents sites d'hivernage (en termes d'exposition à des régimes de vents propices au retour à la colonie).

Mots-clefs : migration, plasticité comportementale, statistiques circulaires, déplacements pélagiques, vent, *Calonectris diomedea borealis*, Procellariiformes, GLS, scattérométrie satellitaire.

Abstract

In behavioural studies, migration is defined as the periodic displacement of a group of individuals between two distinct areas. It allows the migrants to be adapted to their fluctuant environment at different time scales. The expression of the endogenous genetic programs that drive migration can be regulated by behavioural plasticity when an individual faces rapid changes of environmental factors, these acting in the evolution of migratory strategies. Here, we study the influence of local surface winds on the transoceanic migration of a pelagic bird, the atlantic Cory's Shearwater (*Calonectris diomedea borealis*). This species breeds on rocky islands in the North-eastern Atlantic Ocean during summer, then migrates in September towards wintering grounds that are distributed in the Atlantic. Some individuals show high fidelity to the same wintering ground in successive years whereas others shift between hemispheres and across ocean basins. This behaviour has not been explained by individual parameters (such as weight, age or reproductive status), nor by the oceanographic parameters of the wintering grounds (sea-surface temperature and productivity). Our results suggest that local wind conditions influence the orientation of Cory's Shearwaters at two critical moments in their migration: the departure from the colony and the crossing of a meteorologically unstable region in the southern Atlantic Ocean. The observed variability could be considered as behavioural plasticity shown by the migrating birds, who adapt their displacement by integrating both local wind conditions and the relative quality of wintering grounds.

Key words : migration, behavioral plasticity, circular statistics, pelagic displacements, wind, *Calonectris diomedea borealis*, Procellariiforms, Global Location Sensing, scatterometry.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La plupart des êtres vivants sont exposés à des conditions environnementales sous l'influence continue de deux cycles géophysiques: les périodicités diurne et annuelle, révélées respectivement par l'alternance du jour et de la nuit et par la succession des saisons. Une réponse commune à ces différentes périodicités est la migration, définie par Baker (1978) comme «l'acte de se déplacer d'une unité spatiale à une autre». Plus particulièrement, en biologie du comportement, on définit la migration comme étant le phénomène périodique (i.e. qui se répète identique à lui-même au bout d'un certain temps) au cours duquel un groupe d'individus se déplace entre deux régions distinctes. Par exemple, le plancton entreprend une migration nyctémérale entre les eaux profondes et les eaux superficielles des océans. D'autres organismes, à l'instar des vertébrés, peuvent effectuer des migrations annuelles entre des zones que l'on peut désigner comme leurs « quartiers d'été et d'hiver ». Ce schéma de visites alternatives entre différentes régions permet notamment aux individus d'exploiter au mieux les ressources de leur environnement. Classiquement, les migrateurs annuels font face au changement saisonnier des conditions environnementales de leur milieu de vie en se déplaçant, ce qui leur permet de jouir d'un « été perpétuel » ou du moins de conditions moins défavorables d'un point de vue climatique et alimentaire. La migration a évolué dans presque tous les groupes d'êtres vivants, des bactéries aux vertébrés. Chez ces derniers, des migrations saisonnières à longue distance sont effectuées chez toutes les classes. Les oiseaux, plus particulièrement, ont conquis presque toutes les régions de la terre, et leurs voies de migration parcourent quasi intégralement la surface de la Terre. Dans les cas extrêmes, les migrateurs couvrent des distances équivalentes à la circonférence de la planète à travers océans, déserts et chaînes montagneuses. De nombreuses adaptations spécifiques ont évolué pour permettre la migration. En effet, les changements rapides et continus de l'environnement constituent une contrainte majeure pour les espèces migratrices. Ainsi, les migrateurs à longue distance doivent être adaptés non seulement à la topographie des régions traversées, mais aussi aux variations des conditions météorologiques rencontrées (Alerstam 1991; Richardson 1991).

Les études menées sur un certain nombre d'espèces d'oiseaux migrateurs, en particulier la Fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*), ont montré que les principaux prérequis à la migration sont sous contrôle génétique direct (Helbig 1991 in Berthold 2002). Il s'agit par exemple du *Zugunruhe* (signal physiologique déclenchant l'anxiété migratoire en début de migration, se traduisant par un état d'excitation), de la durée de la période de migration, de la direction à suivre pendant la migration, de la distance à parcourir par les migrateurs

inexpérimentés au cours de leur premier voyage, ou encore de la condition physiologique des migrateurs avant le départ. Ce contrôle génétique a été démontré en croisant différentes populations de Fauvettes à tête noire, caractérisées par des distances et directions de migration différentes et manifestant différents niveaux de *Zugunruhe*. Les hybrides de la génération F1 ont manifesté un phénotype comportemental de migration intermédiaire (dans la direction et dans la distance), montrant que les programmes endogènes du parcours migratoire sont innés et héréditaires, spécifiques à une population chez cette espèce et probablement beaucoup d'autres (Berthold 1988, 1999 in Berthold 2002). Les adaptations aux conditions topographiques des régions traversées sont souvent développées au cours de l'évolution des stratégies migratoires, se traduisant par des programmes directionnels ancrés dans les gènes. Ces derniers sont exprimés sous la forme d'une gamme de directions que l'individu suivra instinctivement pour compléter sa migration. González-Solís et collaborateurs (2009) ont analysé les trajectoires de trois espèces de migrateurs transocéaniques (*Puffinus puffinus*, *Calonectris diomedea* et *Calonectris edwardsii*), montrant que les voies migratoires reliant la colonie aux sites d'hivernage ne sont pas nécessairement les plus courtes. Ils suggèrent que ces migrateurs empruntent des couloirs migratoires pour contourner les zones à faible productivité peu propices au ravitaillement ou des patrons de vents défavorables, constituant des barrières écologiques au même titre qu'un désert ou une montagne. Cependant, le succès évolutif des programmes génétiques gouvernant la migration dépend largement des conditions environnementales changeantes affectant les oiseaux. L'expression des gènes d'un individu peut être influencée par son environnement et son histoire individuelle, au travers d'expériences acquises où le comportement individuel joue un rôle principal. En effet, les programmes endogènes peuvent être modifiés/corrigés/enrichis par une série de processus cognitifs et par plasticité comportementale. L'existence d'une plasticité comportementale permet la persistance de populations en conditions sub-optimales jusqu'au retour de conditions plus favorables. L'importance de l'expérience acquise dans le comportement de migration peut être illustrée par le cas des étourneaux (*Sturnus vulgaris*), capables de corriger un déplacement artificiel de leur route de migration en modifiant leur trajectoire, mais uniquement s'ils ont déjà accompli une migration (Perdeck 1958 in Berthold 2002). En effet, lors de leur première migration, les individus inexpérimentés appliquent leur programme de migration hérité de façon rigide et ne sont pas capables de compenser le déplacement subi.

Afin de comprendre l'adaptation des espèces migratrices aux changements rapides de l'environnement, il est nécessaire de mieux connaître le phénomène de plasticité

comportementale dans le cas des migrations (Pulido 2007; Grémillet et Boulinier 2009). Dans cette optique, l'étude de la fidélité aux sites d'hivernage d'espèces terrestres a fait l'objet de nombreuses publications, contrairement aux espèces marines qui ne rassemblent qu'une poignée d'études (Calambokidis et al. 2001; Phillips et al. 2005; Broderick et al. 2007; Jorgensen et al. 2010). Parmi ces dernières, celle de Dias et collaborateurs (2010) porte sur la sous espèce de Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis*, oiseau marin pélagique appartenant à l'ordre des Procellariiformes. Plusieurs dizaines d'individus ont été suivis de 2006 à 2009, tout au long de leurs migrations depuis leur zone de reproduction jusqu'à leurs sites d'hivernage. Cette étude a mis en évidence l'existence de six sites d'hivernage répartis dans les deux hémisphères et une flexibilité comportementale chez des individus suivis pendant plusieurs années. Ainsi, certains oiseaux restent toujours fidèles aux mêmes sites d'hivernage, tandis que d'autres alternent les sites visités d'une année sur l'autre. Les paramètres individuels des individus (âge, taille, poids...) et les paramètres des sites d'hivernage (productivité, température superficielle) ne permettant pas d'expliquer la variabilité observée, la question reste donc entière quant à son origine. Doit-on considérer une origine génétique aux différents types de migration manifestés par les Puffins ou reste-t-il un autre facteur environnemental à explorer, par exemple de nature météorologique ?

Le but de cette étude est d'analyser la possible flexibilité comportementale développée par *Calonectris diomedea borealis* en relation avec les conditions de vent rencontrées au cours de leur migration. En effet, parmi les principaux facteurs environnementaux pouvant influencer la migration des Puffins cendrés et plus généralement des oiseaux marins, le vent n'a pas été pris en compte dans l'étude de Dias et collaborateurs (2010). Pourtant, les Procellariiformes sont caractérisés par un mode de déplacement en vol plané exploitant l'énergie des vents de surface, afin d'accomplir leurs longues migrations transocéaniques (Wilson 1975; Pennycuik 1982; Alerstam et al. 1993). Cette dépendance aux conditions locales de vent pourrait peut-être expliquer la variabilité observée au niveau de la fréquentation des sites d'hivernage, comme suggéré par Felicísimo et collaborateurs (2008). En effet, les contraintes imposées par les conditions locales de vent sont le reflet de phénomènes météorologiques à l'échelle des océans, qui sont susceptibles d'influencer l'évolution des routes migratoires des oiseaux pélagiques.

PREMIERE PARTIE - ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE : ADAPTATION DES PROCELLARIIFORMES AUX DEPLACEMENTS EN MILIEU PELAGIQUE

La première étape de cette étude vise à présenter les différentes adaptations des Procellariiformes à la vie en milieu pélagique, en particulier lors de leurs déplacements. Plusieurs facteurs environnementaux sont en effets impliqués dans la ségrégation des Procellariiformes au cours des saisons et au travers des océans : les individus sont régulièrement contraints à se déplacer d'une région à l'autre afin d'optimiser les facteurs environnemetaux auxquels ils sont exposés. Après avoir brièvement présenté ces différents facteurs, nous aborderons les adaptations morphologiques des Procellarriformes aux déplacements en milieu pélagique, ainsi que leurs adaptations locomotrices aux échelles de l'individu et des migrations.

INTRODUCTION : SÉGRÉGATION SPATIO-TEMPORELLE DES PROCELLARIIFORMES

Bourne (1963) souligne que la mer est, après l'atmosphère, le plus vieux et le plus vaste habitat disponible aux êtres vivants. A cause des contraintes de ce milieu, la diversité marine reste relativement réduite par rapport au milieu terrestre : on compte environ 250 espèces d'oiseaux marins contre 8500 sur terre. Les Procellariiformes, ou pétrels, représentent une part importante de ce biotope marin, tant en termes d'espèces que d'individus.

La répartition des pétrels en mer dépend de la localisation de leurs lieux de reproduction, la distribution et les caractéristiques des habitats, la disponibilité en ressources alimentaires et le statut reproductif de l'individu (reproducteur, non-reproducteur ou juvénile). [Liste de ces facteurs en Annexe 1]. Les travaux de Ainley et al. (1984, 1994) montrent que la distribution des pétrels est liée aux caractéristiques physiques de l'habitat et à l'abondance de proies plutôt qu'à des choix individuels. Les exemples les plus probants du lien entre les caractéristiques des habitats et la distribution des pétrels sont fournis par les albatros, dont la locomotion est dépendante du vent et qui restent posés sur la surface de l'eau lors d'accalmies, dans l'attente d'une brise favorable.

La saison exerce une influence majeure sur la répartition des pétrels par le biais de la variation des facteurs environnementaux. Par exemple, la descente hivernale du zooplancton en haute mer sous les hautes latitudes y réduit l'abondance de ressources alimentaires et beaucoup

d'espèces migrent en conséquence. Le passage d'un hémisphère à l'autre permet aux migrants de profiter de l'été perpétuel. Ils se nourrissent des pics de ressources alimentaires estivales lors de la nidification dans leurs colonies de l'hémisphère nord et se concentrent dans l'hémisphère opposé après la reproduction, où les zones de remontée d'eaux froides depuis les profondeurs (plus communément désignées par le terme anglais d' « upwelling ») fournissent assez de nourriture pour le grand nombre d'individus, sans compétition interspécifique.

Les déplacements réguliers saisonniers d'une population entre la colonie (zone de reproduction) et les zones d'hivernage sont communs parmi des pétrels [Exemple des routes migratoires trans-équatoriales des pétrels en Annexe 2]. Dans de nombreux cas, les migrants désertent totalement leurs îlots de nidification après la reproduction, mais les modalités complètes de la migration ne sont connues que pour un petit nombre d'espèces (Brooke, 2004). L'étude de ces périodes est l'occasion d'observer la formidable adaptation des pétrels au milieu pélagique. Certaines espèces parcourent plusieurs milliers de kilomètres par hiver pour compléter le cycle migratoire. Des vols autour du monde en 46 jours et des vitesses de 127 km/h maintenues pendant 8h ont été observés chez les albatros (Jouventin et Weimerskirch, 1990). Les évolutions aériennes des pétrels reflètent ainsi la spécialisation de ces oiseaux au milieu océanique ouvert. Nous traiterons ici les adaptations des pétrels au vol en milieu pélagique sous les aspects anatomique et locomoteur, à l'échelle locale et à l'échelle des migrations.

I. ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES DES PROCELLARIIFORMES

À l'exception des pétrels plongeurs, qui semblent se nourrir dans les eaux côtières lors de la nidification, les pétrels se nourrissent en milieu pélagique. Ils peuvent voyager des milliers de kilomètres depuis leurs colonies vers des zones riches en alimentation et peuvent prospecter de grandes surfaces à la recherche de ressources éparpillées et mobiles.

A. « Une machine à prospecter »

La capacité des pétrels à exploiter ces ressources est aidée par une série de dispositifs économiseurs d'énergie (Brooke, 2004 ; Warham, 1996). Premièrement, la température de leur corps est plus basse que celle de la plupart des autres oiseaux, avec une moyenne de 38°C

(contre 41°C pour les oiseaux en général). De plus, la hausse de température en vol n'excède pas 1°C chez certaines espèces. Ainsi, moins d'énergie est nécessaire pour maintenir la température normale du corps et moins de chaleur est perdue. Deuxièmement, les pétrels ont une grande capacité à fixer la graisse sous-cutanée, cette dernière pouvant être utilisée lorsque la nourriture est un facteur limitant. Les réserves de graisse sous-cutanée contribuent aussi à l'isolation et donc à la réduction des pertes de chaleur. En conséquence, les pétrels peuvent jeûner pendant de longues périodes, ce qui les aide à nidifier loin de leur source de nourriture principale si nécessaire, et de parcourir des mers où la ressource alimentaire est peu fiable et parcellaire, et où les longues périodes entre les repas sont inévitables. Troisièmement, la plupart des espèces économisent leur énergie en vol par des stratégies de déplacement optimisées dans un milieu venteux, ce qui leur permet de parcourir de très grandes distances à moindre coût, que ce soit lors de déplacements alimentaires ou migratoires. C'est l'adaptation au vol, caractéristique la plus remarquable de ces oiseaux, qui sera traitée dorénavant.

B. Muscles du vol et verrou alaire

En raison de leur morphologie, caractérisée par de longues ailes étroites et un poids corporel important, un vol battu soutenu serait énergétiquement impossible aux albatros (Weimerskirch et al., 2000). Les grands pétrels en général ont des ailes très cambrées qui comprennent des ossifications tendineuses et un « verrou alaire » pour résister à de fortes contraintes. Le verrou est une structure qui permet de bloquer l'aile lorsqu'elle est complètement déployée, assurant le maintien de cette position sans travail musculaire et une résistance mécanique au vent. Il se situe au niveau du coude chez plusieurs espèces de grands pétrels et est formé par le tendon en éventail de la section superficielle du muscle pectoral (Hector, 1895 ; Yudin, 1957 ; Pennycuick, 1982). Forbes a représenté dès 1882 les principaux muscles et tendons de la région pectorale, de l'épaule et du coude chez différentes espèces de pétrel. La conformation musculaire décrite est particulière aux pétrels et leur permet une grande résistance et une endurance inégalée (voir Annexe 3).

C. Taille corporelle

Les Procellariiformes couvrent une large gamme de taille corporelle, du plus petit Pétrel Tempête *Halocyptena microsoma* (envergure=32 cm, poids corporel=19,5 g) à l'Albatros Royal (envergure=300 cm, poids corporel=8700 g. Brooke, 2004). C'est la gamme la plus

large de tous les ordres d'oiseaux. Murphy (1936) fait remarquer que les mensurations et les styles variés de vol des Procellariiformes fournissent un bel exemple de rayonnement adaptatif. Dans un environnement relativement uniforme comme la surface de la mer et une fois amorcée la distinction de différents types d'ailes par la sélection, les relations des individus aux ressources alimentaires et aux prédateurs accélèrent rapidement les tendances vers une plus grande diversification. Chez les homéothermes comme dans le cas des oiseaux, la taille minimale est limitée par les problèmes de rétention de chaleur, alors que les limites supérieures sont généralement fixées par l'envergure maximale capable de supporter le vol.

D. Tubes nasaux

Von Mangold (1948) et Cone (1964) ont suggéré que les tubes nasaux des Procellariiformes (dont l'ancien nom latin est « *Tubinares* »), de par leur similitude avec des tubes de Pitot, pourraient les renseigner sur les évolutions continues de la pression de l'air et donc sur les variations locales de vitesse du vent. Ces oiseaux « tubinaires » auraient donc la capacité sensorielle de profiter de l'énergie des rafales au gré des crêtes des vagues, qui constitue une source illimitée d'énergie là où les vents créent les conditions idéales pour les techniques de vol présentées dans le chapitre suivant. Parallèlement à cela, un nombre croissant d'études montre l'importance de l'odorat pour l'orientation et le repérage des zones d'affouragement en pleine mer (Nevitt, 2000, 2008) et du nid à la colonie (Bonadonna et Bretagnolle, 2002).

II. ADAPTATIONS LOCOMOTRICES A L'ÉCHELLE LOCALE

En mer, les pétrels de grande taille utilisent pour la plupart les techniques de « planage dynamique » et « planage de pente » (plus communément qualifiées selon les termes anglais « *dynamic soaring* » et « *slope soaring* »), dont ils sont les seuls pratiquants, dans des proportions différentes selon les espèces. L'extraction de l'énergie du vent les fait glisser de manière très efficace, permettant aux oiseaux de prospecter de vastes zones sans avoir à se poser. Les évolutions aériennes caractéristiques des albatros ont encouragé de nombreuses études des forces exploitées par ces animaux pour produire une locomotion apparemment sans effort (modèles théoriques de Magnan (1922) et Idrac (1924), simulations de Pennycuik (1982), Alerstam et al. (1993) et Sachs (1993)).

A. Energie cinétique et altitude

Un oiseau se déplaçant rapidement peut convertir son excès d'énergie cinétique en énergie potentielle en s'élevant. L'objectif du « soaring » est au contraire de maintenir ou d'augmenter l'altitude sans perdre de vitesse, ou encore de gagner de la vitesse sans perdre d'altitude. Les énergies *cinétique* et *potentielle* sont inter-convertibles, et constituent ensemble l'énergie *totale* ou *mécanique*. Ceci n'est valable que si l'énergie cinétique est définie selon la formule : $E_c = mv^2/2$, avec m = la masse de l'oiseau et v = sa vitesse dans le référentiel aérien (Pennycuick, 2002).

B. Types de vol

Pennycuick (1982) considère trois types de vol chez les Procellariidés : le vol plané, le vol battu (impliquant des battements d'ailes) et un type intermédiaire. Ainsi, alors que les albatros se déplacent essentiellement en planant, la plupart des pétrels utilise un style intermédiaire composé de « dynamic » et « slope-soaring » entrecoupé de battements d'ailes pour maintenir l'élan ou de changer de direction.

i. « *Dynamic soaring* »

Les évolutions cycliques des albatros et des autres grands pétrels ont été décrites en premier par Baines (1889) et Hutton (1903). Ces premiers auteurs admiraient la manière dont les oiseaux semblaient profiter du vent en « grim pant au vent » (i.e. s'élevant en allant contre le vent), et consacrer l'énergie potentielle ainsi stockée à une descente « sous le vent » (i.e. vent arrière). Le cycle de vol entier est constitué de segments de trajectoire courbe qui sont continuellement répétés à proximité de la surface de l'eau. Les oiseaux ne volent jamais en ligne droite et sont confinés à une région de basse altitude. Chaque cycle est généralement partitionné en quatre phases : (1) une ascension au vent, (2) la courbe supérieure de transition horizontale de direction (au vent–sous le vent), (3) une descente sous le vent et (4) une courbe inférieure de transition horizontale de direction (sous le vent–au vent). La durée d'un cycle est de l'ordre de 15 secondes et la région d'altitude s'étend d'environ 0 à 15 mètres. Ce cycle de vol est répété tout au long de la progression de l'oiseau et est considéré comme la clé d'extraction de l'énergie du vent (Annexe 4). Afin d'estimer les distances linéaires parcourues par ce mode de vol en zigzag, des corrections doivent être apportées aux mesures des distances de départ et d'arrivée (Pennycuick, 1982 ; Alerstam et al., 1993).

ii. « Slope soaring »

Le phénomène de « slope soaring » se réfère à la poussée reçue par les oiseaux grâce à la déviation du vent vers le haut le long des flancs des vagues. Il a été jugé par Magnan (1925) comme le mode de vol majeur pour les albatros planant en vol glissé près des crêtes des vagues, jugement par la suite confirmé par Wilson (1975) et Pennycuick (1982). Ce phénomène est habituel avec les grands pétrels lorsque les vagues sont assez grandes pour le permettre. Les plus petites espèces semblent également gagner de l'énergie en volant le long des pentes sous le vent, et en utilisant l'augmentation soudaine de la vitesse de l'air au niveau des crêtes pour gagner de la hauteur avant de replonger et poursuivre silencieusement leur glisse. Pennycuick (1982) a suivi la progression d'un individu de *Diomedea exulans* dans des conditions presque sans vent, mais avec une houle de 3 m d'amplitude et une longueur d'onde de 100 m. Comme les vagues se déplaçaient, l'oiseau évoluait le long de leur face en exploitant les mouvements d'air créés par l'ondulation et atteignait des vitesses d'environ 8 m/s sans battre des ailes. Les techniques de « dynamic soaring » et « slope soaring » sont généralement combinées, les modalités précises de cette combinaison dépendant sans doute de la force du vent, de la hauteur des vagues et des directions du vent, de la houle et de l'oiseau.

C. Considérations énergétiques autour du vol

La théorie classique du « dynamic soaring » veut qu'un albatros s'élève contre le vent sans perdre de vitesse (référentiel aérien), en s'appuyant sur l'augmentation de la force du vent tout au long de son ascension, de manière à compenser la décélération due à la montée. Les études montrent qu'un gradient de vent suffisant pour que ce phénomène se produise ne peut se rencontrer que sur les 3 premiers mètres au-dessus de la surface, alors que d'après les observations les albatros s'élèvent généralement jusqu'à environ 15 m d'altitude (Sachs, 2005). Par conséquent, le gradient de vent seul est trop faible pour fournir suffisamment d'énergie pour les oiseaux (Pennycuick 1982, 2002), mais il a été montré que le gain d'énergie s'appuie sur la manœuvre elle-même et non seulement sur le simple gradient de vent. Le gain d'énergie s'effectue lors de la courbe supérieure de la manœuvre, principalement en termes d'énergie cinétique (Sachs et al., données non publiées). Le gradient de vent minimum ainsi nécessaire à ce phénomène se rencontre dans toutes les zones de répartition des albatros. La perte d'énergie due aux frottements (la seule source de perte d'énergie dans l'air calme) joue un rôle mineur dans le phénomène de « dynamic soaring ».

III. ADAPTATION LOCOMOTRICE A L'ÉCHELLE MIGRATOIRE

Les quelques approches de l'étude des migrations des pétrels révèlent également une formidable adaptation à l'échelle des parcours trans-océaniques, ceux-ci pouvant être soumis à la sélection.

A. Modèles de coût minimal

i. Coût relatif au vent

Les modèles de coûts publiés par Felicísimo et al. (2008) ont révélé que les régions de nidification et d'hivernage éloignées peuvent être reliées par des «autoroutes aériennes» qui ne correspondent pas aux trajets les plus courts. Pour tester l'association spatio-temporelle entre les voies optimales définies par les patrons de vent et les voies réelles de migration, les auteurs ont construit des modèles anisotropiques (i.e. dépendants de la direction) de coûts quotidiens relatifs aux directions et forces des vents locaux, qu'ils ont ensuite comparé aux itinéraires empruntés par des individus *Calonectris diomedea* suivis par GPS. Les itinéraires des oiseaux suivent de près les « autoroutes aériennes » à faible coût reliant les zones de nidification aux zones d'hivernage. En outre, les auteurs ont constaté qu'un obstacle potentiel, les vents d'ouest du secteur atlantique de la zone de convergence intertropicale (ZCIT), a temporairement entravé les mouvements trans-équatoriaux des individus suivis. Une fois ces vents d'ouest disparus, les oiseaux ont pu traverser cette zone en direction de leurs quartiers d'hiver. Les modèles proposés sont cependant basés sur la dérive de particules passives et hypothétisent un coût minimal de vol (unités arbitraires) lorsque les oiseaux voyagent avec un vent arrière. Or, les observations montrent que la plupart des espèces tendent à éviter un vent arrière (Spear et Ainley 1997) pour maximiser leur vitesse dans le référentiel aérien.

ii. Dépense énergétique effective

Afin de modéliser la variation de la résistance au vent comme une estimation de la dépense d'énergie subie par un oiseau dans l'océan, Gonzalez-Solis et al. (2009) ont utilisé une fonction de coût déduite d'une étude expérimentale sur les albatros en vol (Weimerskirch et al. 2000). Ces auteurs ont intégré les fréquences cardiaques des albatros en vol comme indice de dépense énergétique instantanée par rapport à la direction du vent. Ils ont également estimé les trajectoires quotidiennes à coût minimum et comparé les distances et les coûts relatifs de

toutes les voies possibles. La fréquence cardiaque offre une mesure pratique de l'effort (Bevan et al., 1995). En croisière, avec des vents arrière ou latéraux, les albatros peuvent atteindre de grandes vitesses de vol tout en dépensant à peine plus d'énergie que les oiseaux au repos sur terre. Ces oiseaux ont un faible ratio DE_{vol}/DE_{repos} (DE : dépense énergétique) lorsqu'ils prospectent par rapport à d'autres espèces d'oiseaux et de mammifères (Daan et al., 1990; Hammond et Diamond, 1997). Les modèles de coût minimum déduits par Gonzalez-Solis et al. sont comparés aux trajectoires réelles des Puffins Cendrés suivis par GPS. Les cheminements des oiseaux ne suivent pas la trajectoire la plus courte reliant colonie et zones d'hivernage, mais sont 1.6 à 3.1 fois plus longs en durée et ne se basent sur aucun repérage magnétique, solaire ou loxodromique. Les coûts des voies empruntées par les Puffins Cendrés étaient supérieurs d'environ 15% aux coûts minimaux des voies modélisées, mais ces voies étaient en moyenne 15 à 20% plus courtes en distance, ce qui suggère que les coûts supplémentaires des voies empruntées sont compensés par une économie d'environ deux jours de voyage pour les trajets migratoires considérés.

B. Corrélation entre trajets migratoires et patrons de vent

i. Corrélation vectorielle

Les météorologues et les océanographes cherchant à quantifier les relations entre les patrons de vents et de courants ont développé des modèles de corrélation vectorielle afin de mesurer le degré d'association entre deux ensembles indépendants de vecteurs (Adams et Flora, 2010). Ils utilisent le coefficient de corrélation généralisé (Q2) de Crosby et al. (1993), basé sur les méthodes mathématiques décrites par Hooper (1959), et le coefficient de corrélation complexe (Qt) de Kundu (1976). Ces deux coefficients (Q2 et Qt) fournissent une mesure statistique simple du degré d'association entre deux séries de vecteurs à deux dimensions. Crosby et al. (1993) sont les premiers à décrire des épisodes de forte corrélation entre vent et trajectoire, où la corrélation vectorielle entre les deux séries de relevés atteint des valeurs maximales. Plus de détails sont fournis par la suite.

ii. Préférences d'orientation du vent

Globalement, les albatros montrent une préférence marquée pour les vents arrière ou latéraux, qui leur permettent de maintenir un faible niveau de dépense énergétique (faible fréquence cardiaque) et d'atteindre les vitesses de vol maximales. D'autres espèces (le Puffin fuligineux,

le Puffin à pieds roses, le Pétrel Hawaïen, le Pétrel à tête grise et l'Albatros à pieds noirs) privilégient au contraire des vents de quart- arrière (105-165° par rapport à la trajectoire des oiseaux). Il a été montré que les directions de trajectoire sont significativement corrélées aux directions locales des vents et, plus particulièrement, que les trajectoires de deux espèces, le Puffin fuligineux et l'Albatros à pieds noirs, manifestent des changements directionnels (et de vitesse au sol) liés aux changements de vents rencontrés (Adams et Flora, 2010). Ces résultats sont cohérents avec les résultats de Weimerskirch et al. (1993) qui avaient observé des changements de cap des albatros en fonction des changements de direction du vent afin de maintenir une allure en vent arrière.

iii. Préviation des patrons météorologiques et voies privilégiées

À l'échelle des océans, Weimerskirch et al. (2000) montrent que les albatros se calquent sur des systèmes météorologiques prévisibles pour s'engager dans un plan de vol stéréotypé en grandes boucles. Lorsqu'ils se dirigent vers le sud, les albatros volent en faisant des boucles en sens horaire, et vice versa. Un schéma à peu près semblable a d'abord été proposé dans les années 1950 pour *Puffinus tenuirostris*, un autre oiseau marin pélagique. Depuis lors, le modèle de vol « en huit » a été suggéré à plusieurs reprises pour décrire les mouvements migratoires d'un certain nombre d'oiseaux pélagiques (Serventy, 1953 ; Alerstam, 1990 ; Brooke, 1990). Les albatros n'errant donc pas sans but dans l'océan Austral, mais semblent privilégier des voies de migration qui leur fournissent des vents favorables avec une plus grande probabilité tout au long de leurs voyages.

Murray et al. (2003) ont observé que les albatros contournent les cyclones lors de la traversée de l'océan Austral. Blomqvist et Peterz (1984) ont associé les mouvements de plusieurs pétrels, dont le Puffin Fuligineux *Puffinus griseus* et le Fulmar Boréal *Fulmarus glacialis*, à la propagation de cyclones au large de la Suède et ont proposé une explication du comportement aérien des oiseaux sur la mer Baltique basée sur l'anticipation des conditions météorologiques. Plusieurs auteurs (Higgins et Schubert 1994; Wiedenmann et al 2002) ont associé des patrons de vents saisonniers spatialement prévisibles à des modèles de pression atmosphérique au niveau de la surface des océans, à laquelle seraient sensibles les pétrels.

iv. Direction du vent au départ des colonies

La tendance des pétrels à utiliser les directions de vol préférentielles en fonction des

conditions météorologiques suggère que la direction du vent le jour de leur départ pourrait être le facteur principal qui détermine leur itinéraire complet et éventuellement leurs zones d'alimentation. Gonzalez-Solis et al. (2009) ont montré que les estimations des coûts dûs au vent pour les trajectoires observées chez les puffins et les chemins modélisés étaient fortement dépendantes de la date de départ. Dans la plupart des cas, le coût de chaque trajet était fortement dépendant du jour où il avait été calculé. Autrement dit, le coût pour chaque chemin peut doubler voire tripler selon le jour du départ simulé.

C. Optimisation migratoire

Alerstam et Lindström (1990) proposent deux principaux paramètres sujets à l'optimisation dans épisode de migration : le temps et l'énergie. Minimiser le coût énergétique du transport peut être avantageux, car l'énergie économisée peut être cruciale si les ressources alimentaires sont rares ou les réserves de graisse insuffisantes. Minimiser le temps peut compenser les coûts énergétiques plus élevés nécessaires à cette stratégie, dans la mesure où arriver plus tôt dans les zones de reproduction ou d'hivernage peut être avantageux. Vis-à-vis des coûts engendrés par les vents, les voies les plus rapides et les voies de plus courte distance ne sont pas forcément les mêmes. Ces dernières voies peuvent être plus coûteuses dans des vents défavorables. Au contraire, les voies apparemment peu coûteuses peuvent représenter des distances beaucoup plus importantes.

La voie de migration optimale dépend des compromis entre les coûts imposés par les vents et les durées de déplacement. En général, lorsque la voie la moins coûteuse et la voie de plus courte distance diffèrent entre les zones de reproduction et d'hivernage, les voies empruntées par les différentes espèces de pétrels sont relativement proches de la voie représentant le moindre coût. Les

voies observées durent 15% moins longtemps que la voie de moindre coût, ce qui suggère que le coût énergétique supplémentaire est en quelque sorte compensé par une économie d'environ deux jours pour un parcours de migration régulier (Gonzalez-Solis et al., 2009). Ces résultats appuient fortement l'hypothèse selon laquelle les patrons globaux de vent influencent fortement les voies de migration suivies par les pétrels, et que ces dernières résultent de décisions prises tout au long du parcours en fonction de la perception des conditions de vent locales.

D. Sélection des Stratégies

Les écarts entre les voies optimales modélisées et les observations peuvent résulter de l'absence de signaux environnementaux fiables pour le choix de trajectoire, ainsi que de l'influence des vents dominants sur la migration des oiseaux à l'échelle de l'évolution. Les coûts de migration sont fortement dépendants des conditions de vent, mais certains vents peuvent être imprévisibles et les oiseaux ne disposent pas toujours d'assez d'informations pour choisir la voie la moins coûteuse (Gonzalez-Solis et al., 2009). Même si c'était le cas, l'étude des conditions de vent sur une seule année peut ne pas être suffisante. Les pétrels peuvent vivre pendant plus de 30 ans, et leurs choix peuvent dépendre de l'expérience acquise sur de nombreuses années. En effet, il a été démontré que la mémoire et la culture peuvent jouer un rôle important dans l'élaboration des stratégies de recherche alimentaire des oiseaux marins (Grémillet et al. 2004, Camphuysen et Van der Meer 2001).

Les voies migratoires peuvent avoir été sélectionnées au fil des générations, selon la configuration des vents au cours des années. Le régime des vents dans l'Atlantique semble hautement prévisible à grande échelle, mais on ignore si les routes migratoires montrées dans l'étude de Gonzalez-Solis et al. (2009) sont similaires entre les années. À cet égard, le suivi et l'analyse des voies de migration par rapport à l'évolution des conditions météorologiques à long terme apporterait de nouvelles perspectives dans la compréhension de l'évolution des routes migratoires. Néanmoins, le fait que les oiseaux choisissent des voies à faible coût pour les voyages trans-océaniques suggère que les vents sont d'une importance décisive pour l'évolution spatio-temporelle des migrations chez les oiseaux marins.

CONCLUSION

L'étude des évolutions aériennes des pétrels à toutes les échelles révèle une adaptation évolutive à un environnement océanique extrême au travers de leur physiologie, leur morphologie et leur comportement. Ces caractéristiques font des pétrels les maîtres des mers et leur permettent d'effectuer des cycles migratoires ahurissants de plusieurs dizaines de milliers de kilomètres par an, mais cette spécialisation implique également un revers de médaille. Stanley (1973) suggère que la plupart des formes évoluées sont plus spécialisées que leurs ancêtres mais également plus sensibles à l'extinction lorsque les conditions environnementales changent, car elles sont incapables de s'extraire des «impasses évolutives». Chez les Procellariiformes, les extrêmes de la spécialisation sont visibles chez les deux albatros géants, l'Albatros Royal *Diomedea epomophora* et le Grand Albatros *Diomedea exulans*. Ils sont incapables de fournir un vol battu, leur existence étant étroitement liée aux flux de vent d'ouest de l'océan Austral. Si les patrons de vent changeaient et les accalmies persistantes venaient à prévaloir, cela conduirait à la disparition de ces oiseaux à moins qu'ils ne puissent se déplacer ailleurs. Il serait intéressant que les analyses futures concernant les mouvements des oiseaux de mer considèrent également les effets des changements environnementaux sur les champs de vent océaniques (Parrish et al., 2000; Vecchi et al., 2006). Enfin, il est important de souligner l'utilisation des vagues par les pétrels (vagues de vent et houle) pour leur vol plané à la surface des océans (Blomqvist et Peterz, 1984; Pennycuik, 2002; Suryan et al., 2008). Bien que certaines études soient axées sur la corrélation des mouvements des pétrels avec les vents de surface (i.e. Adams et Flora, 2010), les analyses futures pourraient bénéficier de plus de pertinence en examinant les corrélations avec des paramètres d'onde tels que l'amplitude, la période, et la direction.

DEUXIEME PARTIE – ANALYSE DE L'INFLUENCE DES VENTS OCEANIQUES DE SURFACE SUR LES DEPLACEMENTS MIGRATOIRES DU PUFFIN CENDRE ATLANTIQUE (*Calonectris diomedea borealis*) EN ATLANTIQUE

Cette partie a pour but de présenter l'analyse des déplacements migratoires transocéaniques chez une espèce de Procellariiforme, le Puffin cendré atlantique (*Calonectris diomedea borealis*). Les statistiques circulaires sont employées pour identifier une influence des vents océaniques de surface, relevés par diffusiométrie satellitaire, sur le choix de site d'hivernage d'individus suivis par géolocalisation. Les méthodes d'obtention et d'analyse des données sont présentées dans un premier temps, suivies des principaux résultats issus de l'étude des départs de la colonie et des sites d'hivernage, ainsi que les choix de site d'hivernage au cours de la migration. Un replacement de ces résultats dans le contexte plus large de l'évolution des stratégies migratoires chez les oiseaux pélagiques clôt cette partie.

I. MATERIEL ET METHODES

A. Modèle biologique

Le Puffin cendré (*Calonectris diomedea*) est un oiseau de mer appartenant à l'ordre des Procellariiformes et passant la plus grande partie de sa vie en milieu pélagique. Ces oiseaux au plumage gris-brun pèsent en moyenne $900 \pm 70,4$ g chez les mâles et $779 \pm 70,6$ g chez les femelles et mesurent 45 à 55 cm de long, pour une envergure allant de 1,00 à 1,25 m. Leur alimentation se compose essentiellement de poisson et accessoirement de céphalopodes, crustacés et zooplancton. La sous-espèce *borealis* niche en été dans l'hémisphère nord, sur des îles rocheuses de l'océan Atlantique oriental (archipels de Berlengas, Madère, Canaries, Açores) et migre à partir de septembre pour rejoindre ses sites d'hivernage situés en Atlantique, jusqu'à ce jour vaguement définis (Brooke, 2004). On appelle ce déplacement la migration automnale, contrairement à la migration printanière qui désigne le retour à la colonie depuis les sites d'hivernage.

On a observé des individus en hivernage au large de la province du Cap, en Afrique du Sud, entre 30° et 40° de latitude Sud et à la même latitude au large des côtes sud-américaines (Fig.1). Comme tous les Procellariiformes, les Puffins cendrés se déplacent en milieu pélagique par vol plané : ils exploitent les variations locales de vent à la surface des océans pour voyager à moindre coût énergétique (Wilson 1975; Pennycuick 1982; Alerstam et al. 1993).

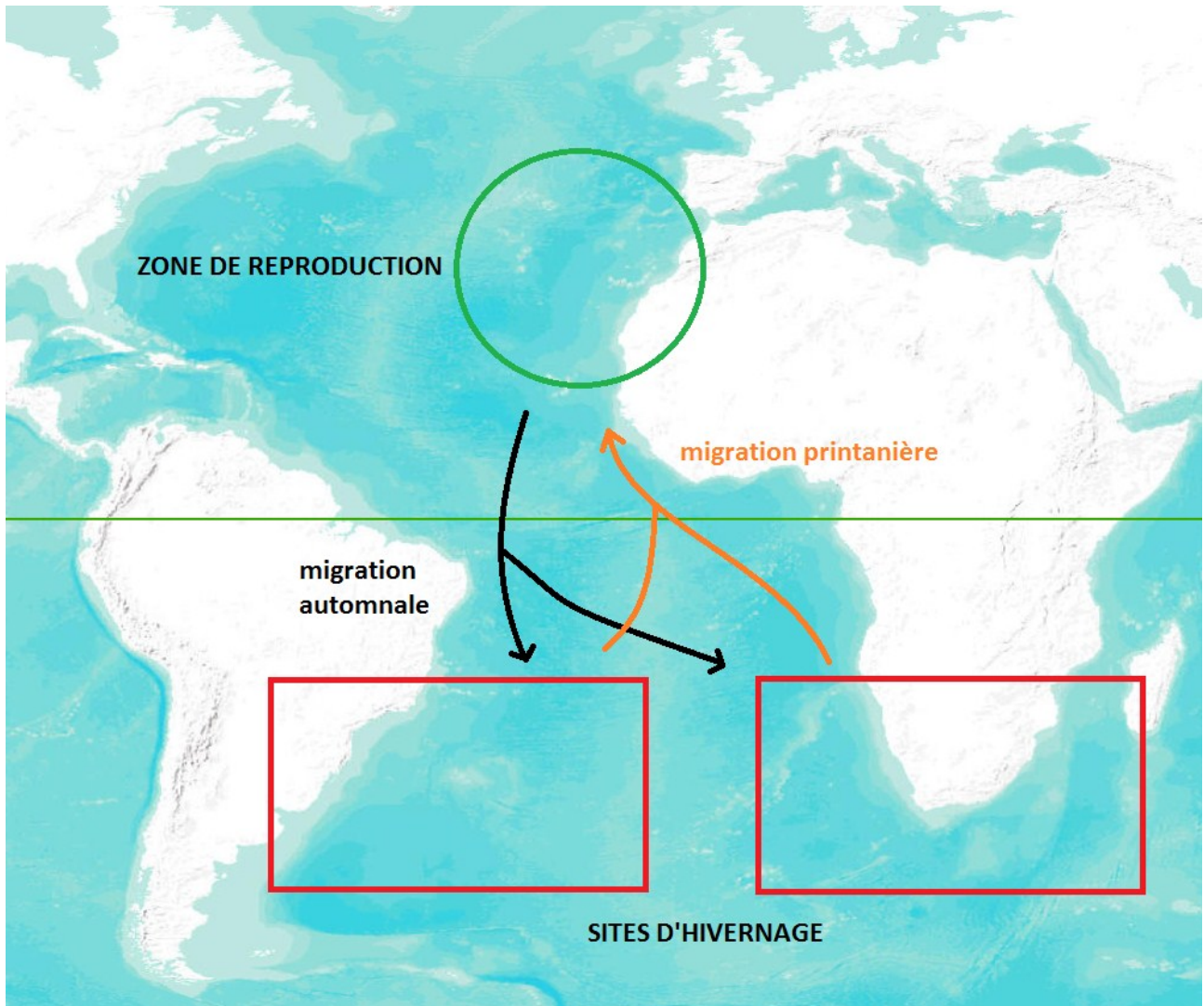


Figure 1. Localisation de la zone de reproduction (cercle vert) et des zones d'hivernage connues (carrés rouges) du Puffin cendré atlantique à partir d'observations en mer. Les individus se déplacent de la zone de reproduction aux sites d'hivernage à l'automne (septembre-novembre) et effectuent le trajet inverse de février à mars.

B. Nature des données

Dans cette étude, nous avons analysé au travers d'une nouvelle approche, la base de données obtenue précédemment par Dias et collaborateurs (2010). Cette base de données est composée de 95 trajets migratoires de Puffin cendré relevés au cours de trois saisons de migration, de 2006 à 2009. Ces trajets migratoires ont été obtenus en équipant cinquante-sept Puffins cendrés atlantiques (*Calonectris diomedea borealis*) de balises GLS (Global Location Sensing, GLS) (modèle mk 7, de British Antarctic survey, Cambridge, RU ; poids de 3.6 g soit 0,005% du poids moyen d'un individu).

Les individus suivis dans cette étude nichent sur l'île Selvagem Grande (30°80'20" N; 15°85'20" W, Macaronésie, Portugal). Parmi ces individus, 15 oiseaux ont été suivis pendant deux saisons et un autre a été suivi pendant trois saisons. Pour obtenir les 95 trajets migratoires, 32 balises GLS par an ont été déployées en moyenne à la fin des saisons reproductives, avant la migration hivernale (Août- Septembre) et récupérées au début de la saison reproductrice suivante (Avril/Juin) de 2006 à 2009. Le choix de l'équipement de suivi s'est porté sur des balises de géo-localisation (GLS) plutôt que sur des balises GPS/Argos. En effet, malgré la précision spatiale et l'évolution technique des balises GPS/Argos pour suivre les animaux dans leur déplacements, le coût de ces balises, la durée de vie limitée de leur batterie, l'impossibilité de les fixer à long terme sur la plupart des espèces et leur fragilité réduisent la durée des enregistrements et les tailles des échantillons. En revanche, la géo-localisation offre la possibilité d'un suivi à long terme et moins coûteux que par télémétrie satellitaire : cette technique a déjà été utilisée pour modéliser les mouvements d'espèces de vertébrés à grande échelle (pinnipèdes, poissons et oiseaux marins). Les balises GLS enregistrent les heures de lever et de coucher du soleil, la longueur résultante du jour et l'heure du zénith pour estimer la latitude et longitude de leur position (Wilson et al. 1992; Hill 1994) avec une marge d'erreur de 186 ± 114 km. La précision des localisations est particulièrement faible autour des équinoxes de printemps et d'automne, lorsque l'estimation de la latitude est difficile voire impossible (Welch et Eveson 1999). Des erreurs peuvent également résulter de la couverture nuageuse, des ombres et d'un changement d'emplacement du dispositif entre l'aube et le crépuscule, ce qui survient souvent dans le cas des oiseaux migrateurs (Wilson et al. 1992). Cela limite l'utilisation des GLS aux mouvements à grande échelle des animaux (plusieurs milliers de kilomètres) où la marge d'erreur importante de l'appareil peut alors être considérée comme négligeable. Pour optimiser la précision globale des localisations, des fonctions de lissage sont appliquées aux estimations (Worton 1989; Sibert et al. 2003). La plupart des appareils les plus abordables nécessitent d'être récupérés, ce qui signifie qu'ils ne peuvent être posés que sur des animaux qui ont une forte probabilité d'être recapturés (manifestant par exemple une grande fidélité aux sites de reproductions). Les oiseaux marins, et en particulier l'ordre des Procellariiformes, remplissent bien ces conditions.

Pour être analysés, les enregistrements des trajets ont été lissés (pour plus de détails, voir Dias et al. 2010) et « nettoyés » en excluant les localisations relevées pendant les équinoxes. Les trajets migratoires ainsi obtenus ont été mis en relation avec les conditions de vents aux localisations enregistrées. Pour notre analyse, nous avons récupéré les mesures de vitesse et de

direction des vents à la surface des océans auprès de l'archive gratuite « Seawinds », qui synthétise et publie les informations relevées par le diffusiomètre QuickSCAT (développé par la NASA - JP Laboratory 2001) sur le site internet de la PO-DAAC (Physical Oceanography Distributed Active Archive Center; <http://podaac.jpl.nasa.gov>) avec une résolution de $0.25^{\circ} \times 0.25^{\circ}$.

Le satellite QuickSCAT est en orbite circulaire héliosynchronisée (orbite dont le plan forme un angle constant avec le plan de l'orbite de la Terre) à 803 km d'altitude. Les scattéromètres orbitaux envoient des séries de micro-ondes à la surface des océans et mesurent l'intensité des ondes réfléchies vers l'instrument de mesure. Puisque les mouvements atmosphériques n'influencent pas l'intensité des ondes émises et reçues par le radar, les scattéromètres peuvent effectuer une estimation indirecte de la vitesse des vents à la surface des océans. Les frottements du vent sur la surface des océans génèrent des ondulations qui modifient l'intensité de l'onde réfléchi. Une série d'algorithmes permet d'estimer la vitesse et l'orientation du vent à partir des données réfléchies. Les archives QuickSCAT HDF (Hierarchical Data Format) sont organisées en matrices correspondant à un quadrillage de $0.25^{\circ} \times 0.25^{\circ}$ de toute la surface du globe, longitude par latitude. Les matrices d'archives présentent donc 1440 colonnes d'est en ouest et 720 lignes du sud au nord selon une projection standard. Chaque cellule de la matrice présente une valeur pour chacune des 16 variables mesurées par le satellite depuis sa mise en fonction, dont les composantes horizontale et verticale des vecteurs représentant le vent local.

Ainsi, pour chaque localisation, nous pouvons associer un vecteur « déplacement », rendant compte de l'orientation et de la vitesse de déplacement de l'oiseau entre la localisation et sa précédente, à un vecteur « vent », rendant compte de l'orientation et de l'intensité du vent en lieu et temps donné. La vitesse de l'oiseau nous sert à déterminer son statut migratoire pour chaque localisation, c'est à dire s'il doit être considéré en « déplacement migratoire » (lorsqu'il se déplace en moyenne à plus de 10 km/h) ou au contraire en « pause », auquel cas la localisation n'est pas prise en compte dans les analyses. De même, lorsque la vitesse du vent est inférieure à 10 km/h, son orientation n'est plus considérée comme déterminante pour l'orientation de l'oiseau (Sachs 2005) et la localisation n'est pas prise en compte. L'utilisation du critère « statut migratoire » permet d'écarter les mêmes localisations que le critère « vitesse du vent » (<10% des localisations totales), car les Puffins sont à l'arrêt lorsque la vitesse du vent est au dessous du seuil considéré.

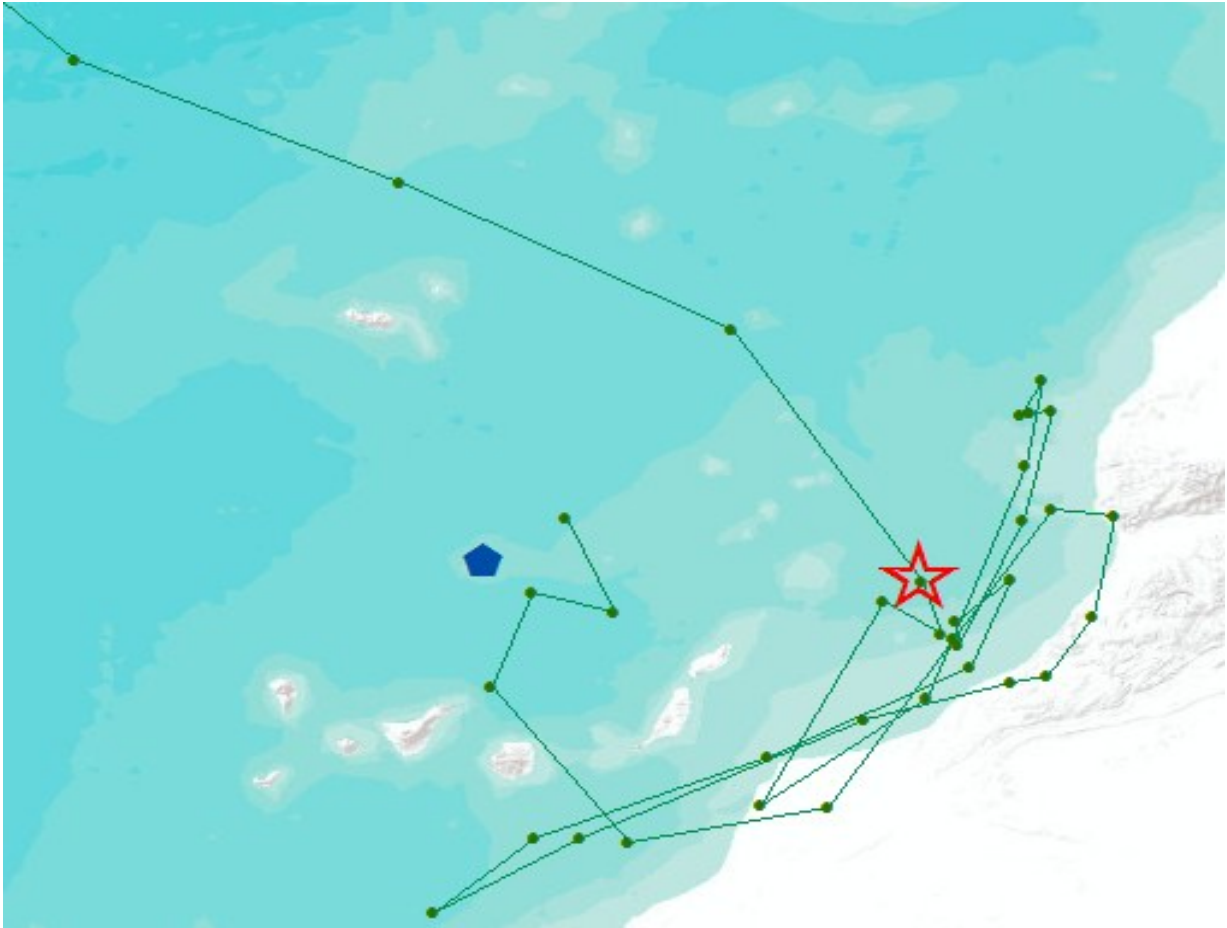


Figure 2. Identification de la première localisation de la migration pour un individu. Les localisations successives de l'individu sont représentées par les points verts, reliés entre eux dans l'ordre chronologique afin de retracer le parcours de l'individu suivi. La colonie est localisée par l'hexagone bleu. L'étoile rouge identifie la première localisation où l'oiseau manifeste un déplacement rapide et constant dans sa direction.

C. Analyse de variables angulaires par les statistiques circulaires

Les mesures de direction interviennent dans les études de l'orientation de modèles animaux, à l'instar de leur navigation ou de leur activité exploratoire. Les variables mesurées sont des angles allant de 0° à 360° ou de -180° à 180° , ou de façon équivalente en radians. La nature cyclique de ces données en fait des « variables circulaires », auxquelles les règles de l'algèbre classique ne peuvent s'appliquer et qui sont donc analysées grâce aux statistiques circulaires. Cette discipline permet par exemple de définir la direction moyenne ou l'angle moyen d'un échantillon, une moyenne arithmétique classique n'étant pas applicable aux mesures angulaires. Une méthode statistique pour déterminer une direction moyenne et des tests d'indépendance appropriés ont été ainsi développés et adaptés aux variables circulaires en biologie (Batschelet 1981). Le détail des procédures est disponible dans l'annexe 5.

D. Analyse du choix de l'hémisphère de destination au départ de la colonie

Afin d'évaluer l'influence des conditions de vent sur le comportement des oiseaux au départ de la colonie, nous avons: - défini la première localisation de migration pour chaque trajet. Celle-ci a été identifiée comme la première localisation où l'oiseau manifeste un déplacement rapide (vitesse supérieure à 10km/h) et une orientation constante, par opposition avec les déplacements erratiques et lents dans les eaux bordant la zone de reproduction (Fig.2).

Nous avons relevé pour chacune des localisations de départ: la date, la direction et la vitesse de déplacement de l'oiseau et les conditions locales de vent, afin de pouvoir calculer deux séries de vecteurs associés à chaque localisation de départ en migration : (1) un vecteur « déplacement », dont le module et la direction représentent respectivement la vitesse du vol et la direction de déplacement du Puffin, (2) un vecteur « vent », dont le module et l'orientation représentent respectivement l'intensité et la direction du vent.

Nous avons évalué l'association statistique entre les séries de vecteurs « vent » et vecteurs « déplacement » par une corrélation vectorielle (Crosby et al. 1993). Cette méthode fournit une mesure statistique du degré d'appariement entre deux séries indépendantes de vecteurs, le coefficient de corrélation (ρ_v), qui tient compte de l'orientation et de la norme des vecteurs comparés. Ses valeurs sont comprises entre 0 et 2, un coefficient égal à 2 correspond à une corrélation parfaite entre les vecteurs « vent » et « déplacement ».

Puis, nous avons cherché à établir une relation entre l'hémisphère de destination (i.e. hémisphère du premier site d'hivernage visité par l'oiseau) et la date et/ou les conditions du vent au premier jour de migration. Nous avons d'abord utilisé un modèle linéaire généralisé (Crawley 2007) pour évaluer les effets de la date de départ sur le choix de l'hémisphère de première destination, en incluant l'année de migration et l'identité des individus comme effets aléatoires. Ensuite, nous avons comparé les vecteurs vents moyens rencontrés par les oiseaux se dirigeant vers chacun des deux hémisphères grâce au test de Watson-Williams (Batschelet 1981), afin d'évaluer une éventuelle différence entre les vents moyens auxquels les puffins sont exposés en fonction de leur hémisphère de destination. Le même type d'analyse a été appliqué pour étudier les départs des différents sites d'hivernage : l'Atlantique Nord (NWA), le courant brésilien (BRA), l'Atlantique Sud central (CSA) et les courants du Benguela et des Agulhas (BEN, AGU).

Nota Bene : Dans ce rapport, la représentation des directions moyennes de vent et de déplacement des oiseaux s'appuie sur des cadrans où figure le Nord (N), ainsi que la valeur

angulaire 0° . A la différence des conventions utilisées dans les GPS commerciaux, par exemple les GPS de randonnée, les valeurs angulaires sont ici représentées selon le sens trigonométrique. Par conséquent, l'angle $0^\circ/360^\circ$ correspond ici par convention à l'Est, les valeurs angulaires sont croissantes dans le sens inverse des aiguilles d'une montre et nous conserverons cette configuration dans tous les autres cadrans de cette étude.

E. Analyse du choix du site d'hivernage en Atlantique Sud

Les oiseaux qui se dirigent vers l'hémisphère Sud empruntent un couloir migratoire commun depuis les eaux situées entre le Cap Vert et le continent africain jusqu'au large du Brésil. A la sortie de ce couloir, certains puffins restent hiverner dans les eaux proches de l'Amérique du Sud, alors que d'autres continuent leur trajet jusqu'au large de l'Afrique du Sud. La sortie du couloir migratoire a été définie comme le passage du quinzième parallèle Sud (-15°), suivant des critères comportementaux et météorologiques. En effet, les trajets divergent à cette hauteur, qui constitue une interface entre deux zones météorologiques aux régimes de vent différents. Pour chaque trajet, nous avons relevé les conditions de vent rencontrées par les individus (les vecteurs « vent » associés à chaque localisation) pendant 3000 km après le franchissement des 15° Sud.

Sur la même distance, nous avons cherché à comparer le comportement des individus de chaque groupe par rapport aux conditions locales de vent. Nous avons donc voulu mesurer l'association entre les vecteurs « vent » et les vecteurs « déplacement » pour les localisations de chaque individu, à partir du franchissement du quinzième parallèle Sud et jusqu'à ce qu'il ait parcouru 3000km. Cette distance correspond à l'éloignement de la sortie du couloir migratoire aux sites d'hivernage d'Amérique du Sud et au point de non-retour au-delà duquel les individus engagés vers l'Afrique du Sud ne font pas demi-tour. La méthode classique de corrélation vectorielle est mal appropriée pour mesurer cette association de vecteurs dans le temps. En effet, les Procellariiformes exploitent préférentiellement des vents venant des trois-quarts arrière, mais sans préférence de côté. En d'autres termes, un vent soufflant sur le côté gauche de l'oiseau produit le même effet sur son déplacement qu'un vent soufflant sur son côté droit, du moment que l'angle du vent par rapport à la direction de l'oiseau est le même. Ainsi, afin de prendre en compte cette symétrie des effets du vent sur le déplacement de l'oiseau, on peut être tenté d'étudier la différence angulaire entre les vecteurs « vent » et « déplacement » sur un intervalle de 180° au lieu de 360° . La méthode classique de corrélation vectorielle ne permet pas de comparer des vecteurs sur un intervalle angulaire de 180° . Les résultats des

analyses de corrélation entre vent et déplacement fournissent de ce fait des scores plus faibles qu'ils ne devraient l'être.

Afin de pallier cette incompatibilité entre méthode statistique et réalité biologique, nous avons considéré la différence angulaire $\Phi_i = \Psi_{\text{vent}} - \Psi_{\text{oiseau}}$ entre les vecteurs « vent » et « déplacement » à chaque localisation i . La fonction $\Phi_i \rightarrow \cos(\Phi_i)$ fournit la même valeur comprise dans l'intervalle $[-1;1]$ à partir d'une valeur angulaire donnée, qu'elle soit définie sur 360° ou 180° . Nous avons donc défini le score angulaire (SA) de chaque individu, défini comme :

$$SA = (1/n) \cdot \sum \cos(\Phi_i).$$

L'indice SA fournit une mesure indirecte de la différence angulaire moyenne entre la direction d'un individu et les vents locaux ramenée sur 180° , afin de prendre en compte la symétrie des effets du vent sur le déplacement d'un individu. La variable SA a été testée pour la normalité de sa distribution par le test de Shapiro-Wilkinson. Ensuite, nous avons comparé les SA et les conditions de vent moyens des individus en fonction de leur destination (Amérique du Sud ou Afrique du Sud), respectivement grâce aux tests de Wilcoxon et Watson-Williams.

F. Logiciels utilisés pour les analyses

Les tests de Watson-Williams et les calculs de vecteurs moyens ont été réalisés sous Microsoft Excel 2010 (Pack Office-Microsoft). Les modèles linéaires généralisés, les tests de Shapiro-Wilkinson et Wilcoxon ont été réalisés sous R v2.14.1 (www.r-project.org). Les coefficients de corrélation vectorielle ont été calculés grâce à un programme de corrélation développé par Simon Benhamou (CEFE, CNRS) sous environnement Pascal. Les trajets ont été visualisés grâce au logiciel de traitement de données SIG ArcMap 10 (ArcGIS-ESRI).

II. RESULTATS

A. Migration automnale

La figure 3 résume l'ensemble des trajets GLS enregistrés. Dès le départ de la colonie, on observe une ségrégation des trajets dirigés vers les deux hémisphères. Une première voie peu fréquentée (n=13 trajets) est dirigée au Nord-ouest vers un site d'hivernage dans l'Atlantique nord (NWA). Une deuxième voie plus fréquentée (n=78) est orientée Sud-sud-ouest, traversant l'Atlantique jusqu'en Amérique du Sud. Les trajets orientés vers le sud divergent à hauteur du quinzième parallèle Sud, au large des côtes brésiliennes et forment deux groupes.

(1) Quelques trajets se poursuivent vers le sud jusqu'aux sites d'hivernage du courant brésilien (BRA) et du centre de l'Atlantique Sud (CSA), qui se chevauchent.

(2) D'autres trajets amorcent une deuxième traversée de l'océan jusqu'en Afrique du Sud où se trouvent deux sites d'hivernage également chevauchants : les courants du Benguela (BEN) et des Agulhas (AGU). Certains individus visitent plusieurs sites d'hivernage au cours de la même saison de migration. Le courant des Canaries (CAN), situé au Sud de la colonie, n'est fréquenté pendant l'hiver que par de rares individus (n=3). Il n'est pas pris en compte dans nos analyses.

B. Migration printanière

Depuis l'Atlantique Nord, les oiseaux effectuent une légère courbe vers le Sud avant de survoler la zone de reproduction où se trouve la colonie. Depuis l'Afrique du Sud, les oiseaux empruntent une voie migratoire orientée Nord-ouest jusqu'à l'équateur et entament une longue courbe vers le Nord-est puis l'Est en Atlantique Nord jusqu'à la colonie. Depuis l'Amérique du Sud, les trajets rejoignent le couloir Nord-ouest décrit ci-dessus dans sa première moitié avant de poursuivre de la même manière que les autres trajets.

C. Analyse des départs de la colonie

On observe une ségrégation temporelle des départs de la colonie selon l'hémisphère du premier site d'hivernage visité, formant deux groupes de migrateurs. Les individus qui quittent précocement la colonie tendent à se diriger vers l'Atlantique Nord tandis que ceux dont les départs sont plus tardifs se dirigent au Sud (Fig. 4a).

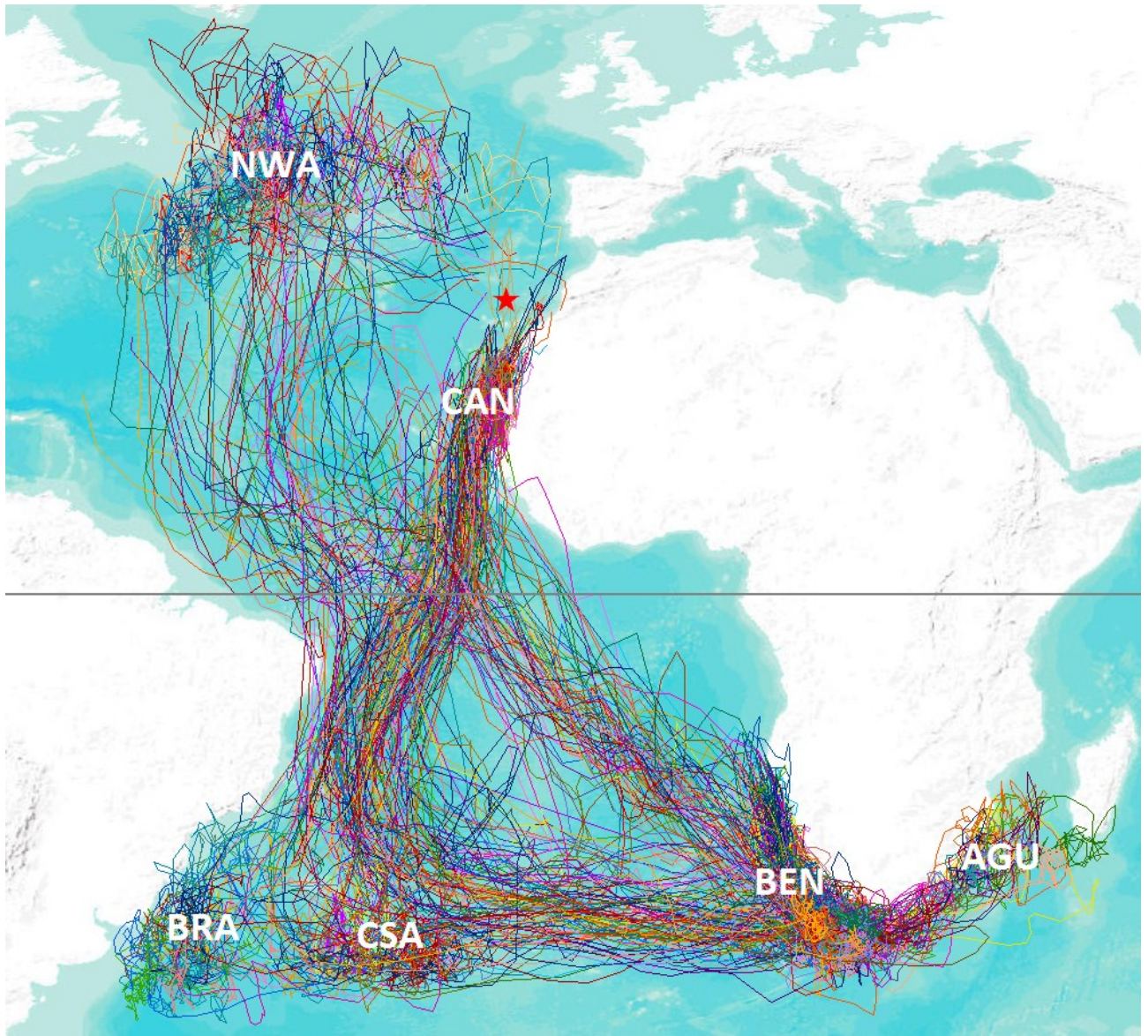
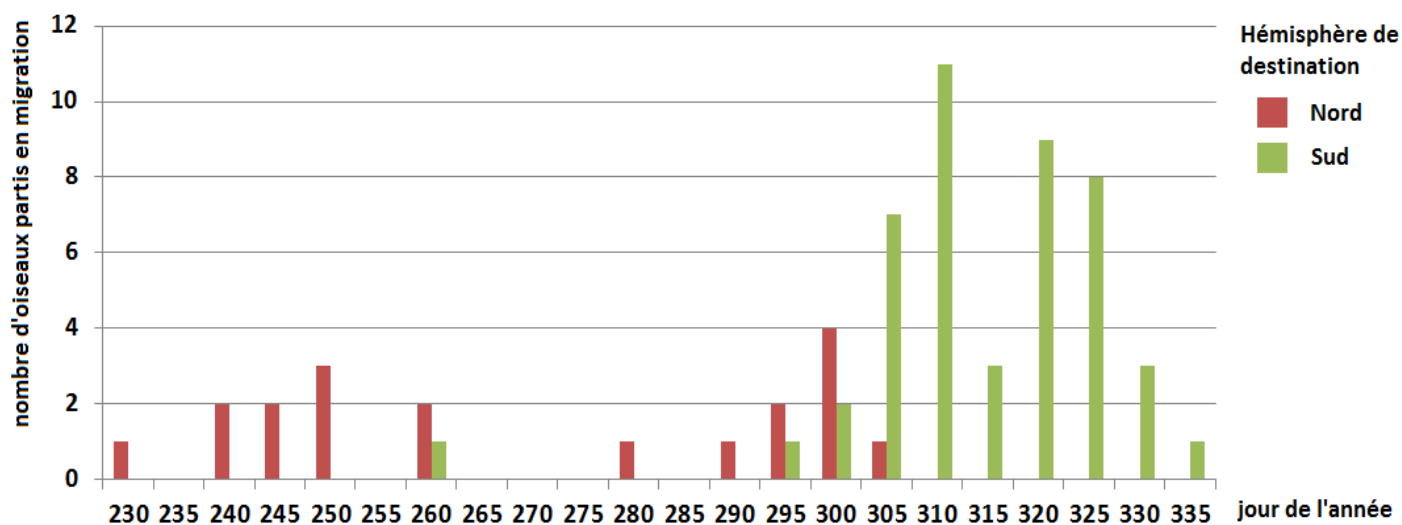


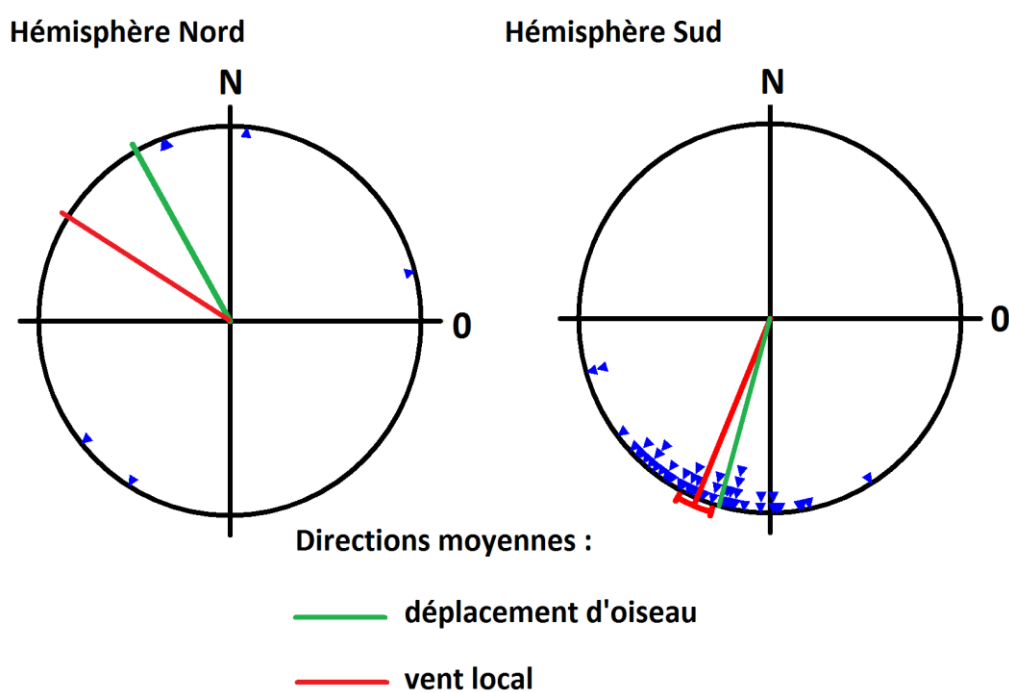
Figure 3. Représentation des trajets GLS relevés au cours de trois saisons de migration de 2006 à 2009. La colonie est localisée par l'étoile rouge. Les six zones d'hivernage sont identifiées par leur sigle : NWA (Atlantique nord), CAN (courant des Canaries), BRA (courant brésilien), CSA (Atlantique Sud Central) et AGU (courant des Agulhas).

Figure 4. Ségrégation temporelle des départs de la colonie. a: nombre d'oiseaux partis en migration vers l'hémisphère Nord (rouge) ou Sud (vert) en fonction du jour de l'année (jour julien); b: direction des vents moyens rencontrés au départ de la colonie par les puffins migrant vers l'hémisphère Nord (gauche) et vers l'hémisphère Sud (droite). La direction moyenne des vents est symbolisée par la ligne rouge, les directions individuelles sont symbolisées par les flèches bleues. La variance angulaire de chaque direction moyenne est représentée par l'arc de cercle rouge en bordure de cercle. Par souci de clarté, la seule direction moyenne des individus est représentée en vert. Le Nord (N) est représenté ainsi que la valeur angulaire 0°. Les angles sont ici représentés selon le sens trigonométrique.

4a.



4b.



Le regroupement des données des trois saisons de migration, entre lesquelles les départs peuvent être décalés dans le temps, fait que les patrons temporels de départs des deux groupes se chevauchent sur la figure. L'analyse des vents rencontrés par les Puffins se dirigeant vers les deux hémisphères montre que les deux groupes de migrateurs sont exposés à des régimes de vent différents. Les individus dirigés au Nord (n=13) rencontrent en moyenne un vent orienté à $145,81^\circ$ alors que les individus dirigés au Sud (n=78) rencontrent un vent moyen orienté à $245,0^\circ$. Cette différence d'orientation des vents auxquels sont exposés les migrateurs des deux groupes au départ de la colonie est significative (Watson-Williams, $F=45.11$, $p<0.01$).

Les directions moyennes de vent et de déplacement sont représentées sur les cadrans de la figure 4b, où les quatre points cardinaux sont matérialisés par les extrémités des axes, selon les conventions présentées dans les matériels et méthodes. Si l'on superpose les orientations moyennes des régimes de vent aux directions moyennes de départ des individus de la colonie ($120,89^\circ$ pour les oiseaux qui restent dans l'hémisphère Nord et $254,77^\circ$ pour ceux qui volent vers le Sud), on observe que les oiseaux quittent généralement la zone de reproduction avec un vent arrière, c'est à dire soufflant grossièrement dans la même direction que le vol des oiseaux. En effet, la différence angulaire entre les vecteurs moyens « déplacement » et « vent » au départ de la colonie est $24,92^\circ$ et $9,77^\circ$ chez les individus dirigés respectivement au Nord et au Sud).

La modélisation linéaire généralisée de l'hémisphère visité par un individu après le départ de la colonie, en fonction de son identité, de l'année de migration et de la date de départ fournit le meilleur résultat lorsque la date de départ est incluse dans le modèle comme effet fixe, et que l'identité de l'oiseau et l'année de migration sont incluses comme effets aléatoires (Tab.1). Une estimation de l'association entre le comportement des oiseaux et les conditions locales de vent est fournie par la méthode de corrélation vectorielle. Le tableau 2 résume les coefficients de corrélation vectorielle entre les vecteurs « déplacement » et les vecteurs « vent » au départ de la zone de reproduction chez les Puffins migrant dans les deux hémisphères. Les déplacements des oiseaux dirigés au Nord semblent plus adaptés aux conditions locales de vent d'après la valeur élevée du coefficient de corrélation pour cette catégorie d'individus ($\rho v2 = 1,70$), par rapport aux déplacements des oiseaux dirigés au Sud ($\rho v2 = 0,025$).

Modèle	AIC
$y_i \text{ hémisphere} \sim \beta_1 * \text{oiseau } i + \beta_2 * \text{date } i + \epsilon_i$	47.66
$y_i \text{ hémisphere} \sim \beta_1 * \text{année } i + \beta_2 * \text{date } i + \epsilon_i$	46.04
$y_i \text{ hémisphere} \sim \beta_1 * \text{date } i + \beta_2 * \text{année } i + \beta_3 * \text{oiseau } i + \epsilon_i$	38.89
$y_i \text{ hémisphere} \sim \beta_1 * \text{année } i + \epsilon_i$	44.78
$y_i \text{ hémisphere} \sim \beta_1 * \text{date } i + \beta_2 * \text{oiseau } i + \epsilon_i$	39.88
$y_i \text{ hémisphere} \sim 1 + \beta_1 * \text{date } i + \epsilon_i$	71.28

y_i = ième observation d'hémisphère visité

ϵ_i = erreur résiduelle correspondant à la ième mesure

β_1-3 = coefficients de régression associés aux effets testés

Tableau 1. Sélection de modèles linéaires généralisés de l'hémisphère de destination des migrants au départ de la colonie en fonction d'effets fixes et aléatoires. Les effets aléatoires sont indiqués en italique.

Hémisphère de destination	n	ρv^2
Nord	13	1.700
Sud	78	0.025
Total	91	0.167

Tableau 2. Coefficients de corrélation vectorielle entre vecteurs vent et vecteurs déplacement au départ de la colonie, en fonction de l'hémisphère de destination.

D. Choix du site d'hivernage en Atlantique Sud

Les trajets des deux groupes de migrateurs se dirigeant vers l'Amérique du Sud et l'Afrique du Sud, associés aux cadrans indiquant la direction moyenne des vents rencontrés par chacun, sont représentés dans la figure 5. Nous considérons ici les sites d'hivernage chevauchants du courant brésilien (BRA) et de l'Atlantique Sud central (CSA) comme un unique territoire: la zone d'hivernage d'Amérique du Sud. De même, nous considérons les sites d'hivernage chevauchants des courants du Benguela (BEN) et des Agulhas (AGU) comme un unique territoire: la zone d'hivernage d'Afrique du Sud.

La divergence des voies migratoires empruntées par les deux groupes est bien mise en évidence au franchissement du quinzième parallèle Sud. Nous avons comparé les vents moyens auxquels sont exposés les individus en fonction de la zone d'hivernage visitée au moment de la divergence des deux groupes et pendant encore 3000km. Les migrateurs s'arrêtant en Amérique du Sud (n=33) sont exposés à un vent moyen orienté à l'Ouest-sud-ouest (199.90°) tandis que les individus poursuivant leur migration vers l'Afrique du Sud (n=51) sont exposés à un vent moyen orienté Sud-sud-ouest (227.10°). Cette différence d'orientation des vents reçus par les deux groupes de migrateurs est significative (Watson-Williams, $F=6.44$, $p<0.05$).

Un aspect du comportement migratoire des oiseaux par rapport aux conditions locales de vent est fourni par la comparaison du score angulaire SA entre les deux groupes de migrateurs. Il renseigne sur l'angle moyen formé par les vecteurs « vent » et les vecteurs « déplacement » des individus. L'analyse des scores angulaires (SA) montre qu'ils sont normalement distribués dans la population de migrateurs (Shapiro-Wilkinson, $p=0.33$). Les SA moyens des oiseaux qui s'arrêtent en Amérique du Sud ou qui poursuivent en Afrique du Sud ne sont pas différents (Wilcoxon, $p=0.632$), indiquant que l'association angulaire entre vecteur vent et vecteur déplacement ne diffère pas entre les deux groupes : les individus adaptent donc leurs déplacements de manière similaire par rapport aux conditions de vent. On compare ensuite les vents moyens rencontrés par les individus suivis plusieurs années consécutives et alternant les sites/zones d'hivernage visités en Atlantique sud. Dans les trois cas présentés en figure 6 et tableau 3, les individus ont hiverné au large de l'Amérique du sud en 2007- 2008 et en Afrique du sud en 2008-2009.

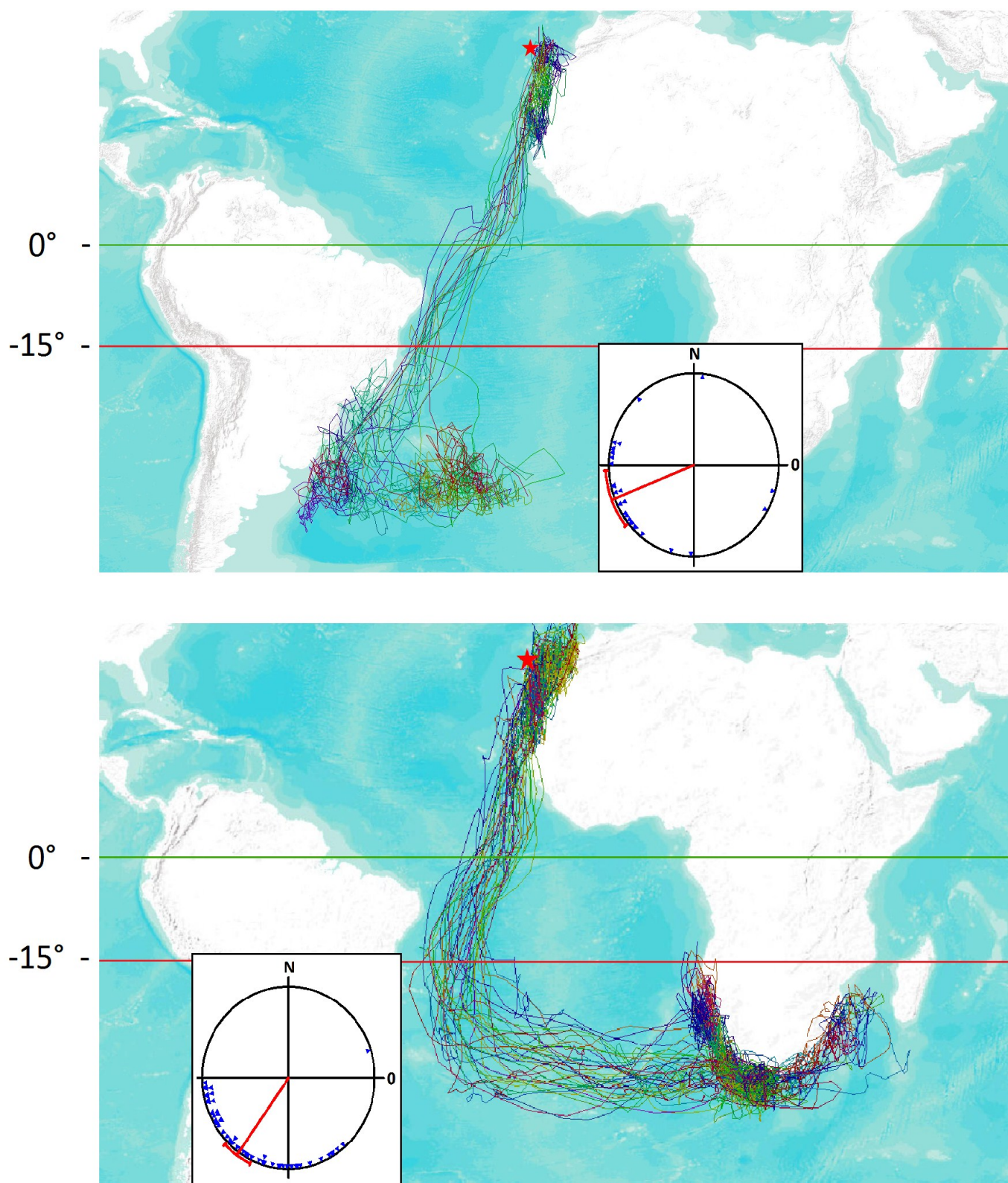


Figure 5. Trajets et vents moyens rencontrés en Atlantique sud par les migrants dirigés vers l'Amérique du Sud (haut) et l'Afrique du Sud (bas). L'étoile rouge indique la colonie. La ligne rouge indique le 15^{ème} parallèle Sud. La ligne verte indique l'équateur.

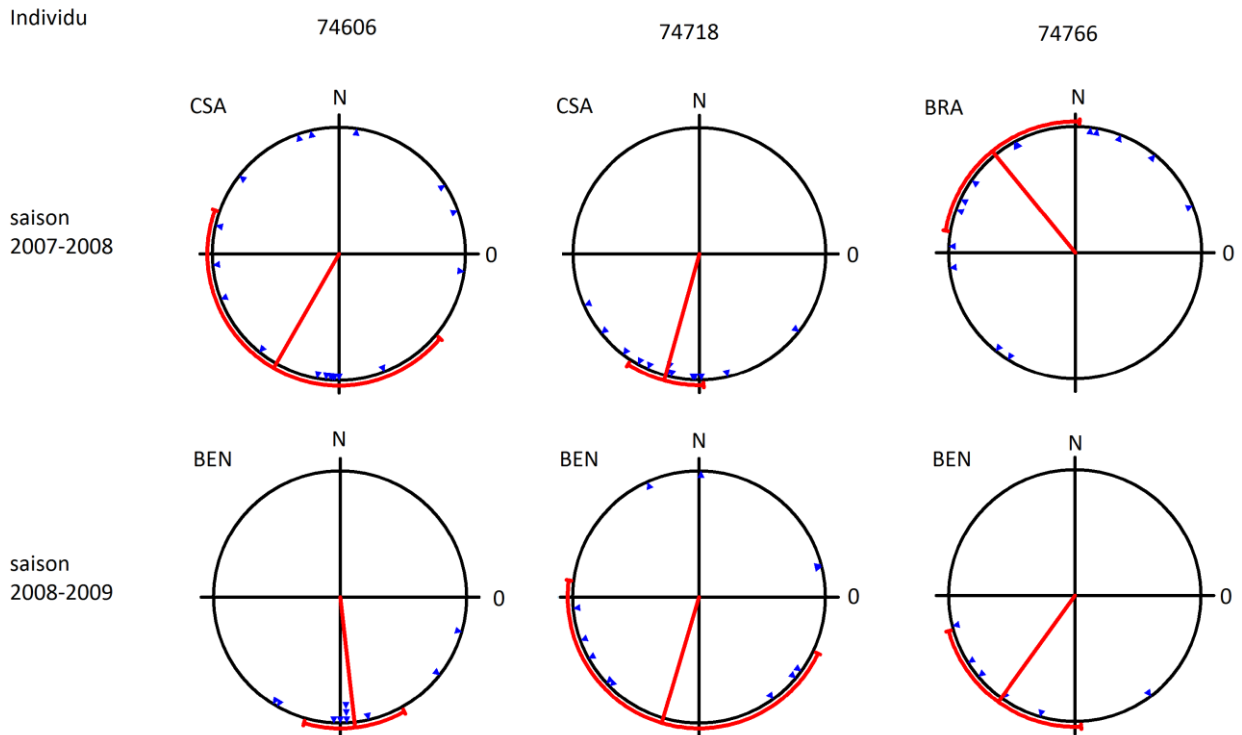


Figure 6. Vents moyens rencontrés en Atlantique sud par les individus alternant les zones d'hivernage entre 2007 et 2008. Les individus ont hiverné au large de l'Amérique du sud (sites CSA et BRA) en 2007-2008 et en Afrique du sud (site BEN) en 2008-2009.

Individu	74606	74718	74766
2007-2008	-106.45°	-107.19°	131.88°
2008-2009	-88.84°	-105,22°	-123.05°

Tableau 3. Valeurs angulaires des vents moyens rencontrés en Atlantique sud par les individus alternant les zones d'hivernage entre 2007 et 2008.

E. Analyse des départs des sites d'hivernage

L'orientation moyenne des vents auxquels sont exposés les oiseaux au début de la migration printanière dépend de l'emplacement du dernier site d'hivernage visité. Le tableau 4 et la figure 7 résument les conditions moyennes de vent ainsi que les directions moyennes des migrateurs au départ de chaque site d'hivernage (CAN exceptée) lors de la migration printanière.

Zone d'hivernage	Ψ_{vent}	n	OrientationVent	Ψ_{oiseau}	$\Phi= \Psi_{\text{vent}}-\Psi_{\text{oiseau}} $
Atlantique sud central (CSA)	337.99 °	23	Est sud est	61,56 °	83,57°
Courant Brésilien (BRA)	338.14 °	6	Est sud est	35,60 °	57,46°
Courant du Benguela (BEN)	98.29°	32	Quart nord ouest	139,82 °	41,53°
Courant des Agulhas (AGU)	68.85 °	8	Nord nord est	204,98 °	136,13°
Atlantique nord (NWA)	355.67 °	10	Quart sud est	325,11 °	30,56°

Tableau 4. Conditions moyennes de vent et directions moyennes des migrants au départ des zones d'hivernage lors de la migration printanière. $\Psi_{\text{vent/oiseau}}$ = angle moyen du vent/oiseau au départ, Φ = plus petit écart angulaire entre vent et déplacement d'oiseau.

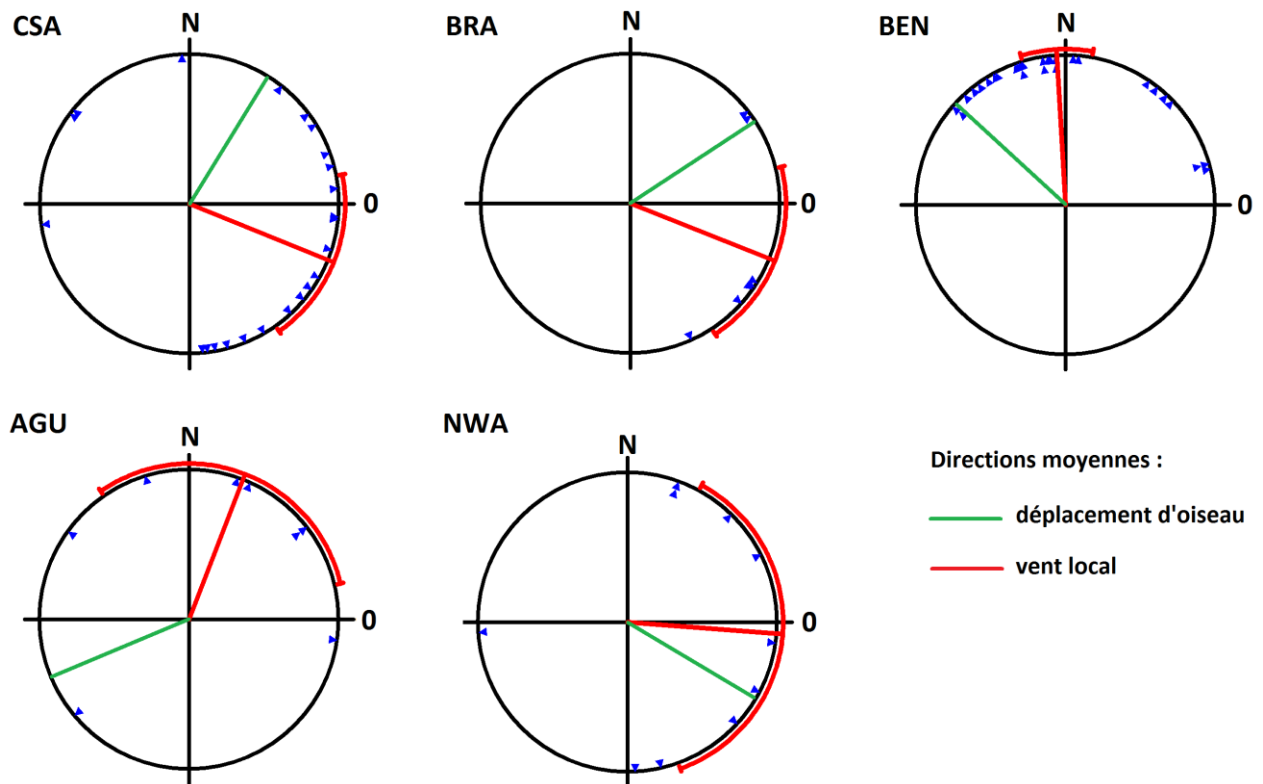
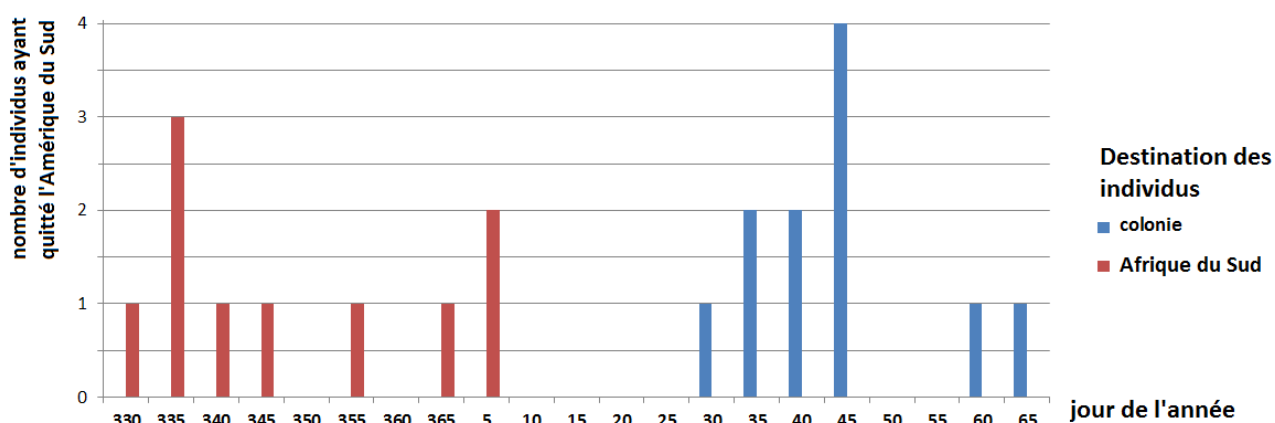


Figure 7. Directions moyennes des vents au départ des zones d'hivernage CSA (Atlantique sud central), BRA (courant Brésilien), BEN (courant du Benguela), AGU (courant des Agulhas) et NWA (Atlantique nord).

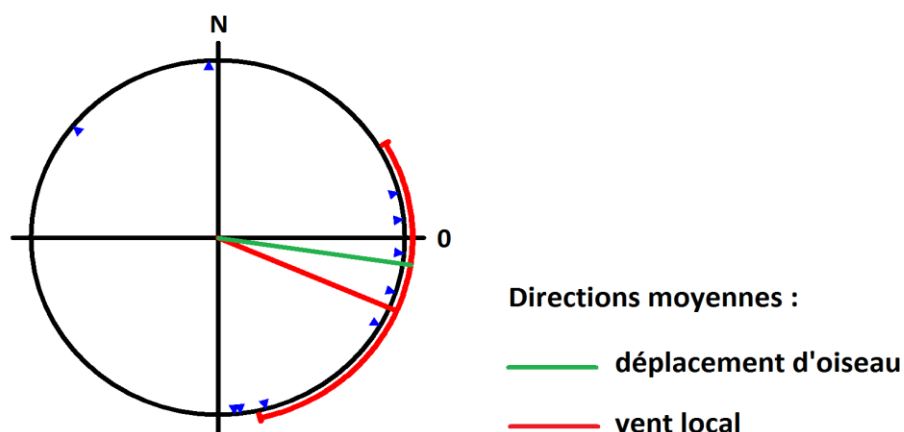
Parmi les individus s'arrêtant dans un premier temps en Amérique du Sud, on observe une ségrégation temporelle des départs du site de l'Atlantique Sud central (CSA) entre les individus effectuant une seconde traversée vers l'Afrique du Sud et ceux restant hiverner dans le même site (Fig. 8a). Les individus appartenant à la première vague de départs quittent l'Amérique du Sud pour se diriger en Afrique du Sud au maximum 15 jours après leur arrivée et bénéficient d'un vent moyen soufflant vers l'Est-quart-sud-est, très propice à une seconde traversée de l'Atlantique (Fig. 8b).

Figure 8. Ségrégation temporelle des départs de la zone CSA. a. nombre d'oiseaux partis en migration vers la zone BEN ou la colonie en fonction du jour de l'année (jour julien). b. vents moyens au départ des individus vers l'Afrique du Sud.

8a.



8b.



III. DISCUSSION

Dans cette étude, nous avons cherché à mettre en évidence l'influence des conditions locales de vent sur l'orientation d'un oiseau pélagique, le Puffin cendré atlantique, au cours de ses déplacements migratoires. En effet, cet oiseau se déplace par vol plané, exploitant l'énergie fournie par les déplacements d'air à la surface des océans et pourrait être tributaire des conditions locales de vent pour son orientation, adaptant ainsi ses programmes endogènes de migration aux fluctuations environnementales. Nous avons donc comparé les conditions de vent et le déplacement des individus à l'aide d'outils de statistique circulaire, en analysant les directions moyennes des vents rencontrés par les migrants, les dates de départ et l'orientation moyenne des individus au niveau des points critiques où l'on observe une ségrégation spatiale des trajets migratoires. Nos résultats suggèrent l'existence d'une influence des conditions locales de vent sur les déplacements des Puffins cendrés à deux moments de la migration: le départ de la colonie et l'arrivée des individus dans une zone météorologiquement instable de l'Atlantique Sud. La variabilité observée pourrait être une manifestation de la plasticité comportementale des Puffins cendrés. D'une part, ils intègreraient la qualité relative des différents sites d'hivernage en termes d'exposition à des régimes de vents propices au retour à la colonie. On peut supposer que cette information est soit contenue dans leur programme endogène, soit acquise par l'expérience. En effet, les Puffins peuvent vivre pendant plus de 30 ans, et leurs choix peuvent dépendre de l'expérience acquise sur de nombreuses années. Il a été démontré que la mémoire et la culture peuvent jouer un rôle important dans l'élaboration des stratégies de recherche alimentaire des oiseaux marins (Grémillet et al. 2004, Camphuysen et Van der Meer 2001). D'autre part, ils intègreraient les conditions locales de vent et la dépense énergétique instantanée liée à ces conditions en privilégiant des vents arrière dans leurs déplacements pour rejoindre les sites d'hivernage.

A. L'exposition des sites d'hivernage à différents patrons de vent: un critère de comparaison ?

Selon Leisler (1990), la plupart des oiseaux migrants développent des préférences d'habitat précises avant leur premier départ. Ces préférences sont déterminées par la morphologie de l'espèce, son type de locomotion, et sont innées et influencées par l'empreinte. De même, Ainley et collaborateurs (1984, 1994) relient la présence des oiseaux marins aux caractéristiques physiques des habitats. Les sites d'hivernage des Puffins cendrés sont répartis dans tout l'océan Atlantique. Ces quartiers d'hiver correspondent à des zones de forte

productivité, offrant aux migrateurs des conditions climatiques et alimentaires favorables à leur survie : les oiseaux marins fréquentent classiquement des zones d' « upwelling » où abondent les crustacés et petits poissons qui composent leur régime alimentaire (Warham 1996). Les emplacements différents de ces sites d'hivernage se caractérisent par une exposition à des régimes de vents variés, du point de vue de leur orientation moyenne. On peut y voir un élément de comparaison entre sites, outre les critères océanographiques classiques de productivité et température superficielle. Par exemple, les régimes de vent dans le courant du Benguela (BEN) montrent une grande régularité dans leur orientation Nord, idéale pour les oiseaux en fin d'hivernage qui entament la migration printanière de retour à la colonie. Cette régularité d'exposition à des vents propices à la migration de retour ne se retrouve pas au niveau des autres sites d'hivernage. Cette exposition optimale, la fréquentation importante de ce site et le comportement de certains oiseaux rejoignant rapidement l'Afrique du Sud après un court arrêt en Amérique du Sud peuvent laisser penser que le courant du Benguela (BEN) représente un quartier d'hiver optimal pour les Puffins cendrés, même si ses seules caractéristiques océanographiques ne permettent pas de justifier l'effort migratoire supplémentaire observé (Dias et al. 2010). On ne dispose pas des données individuelles des oiseaux, afin de déterminer si les oiseaux expérimentés ont tendance à davantage hiverner dans ce site. Ceci nous aiderait en effet à comprendre si les oiseaux acquièrent l'information quant à la meilleure exposition de ce site par l'expérience, ou si elle est contenue dans le programme endogène de migration.

B. Orientation privilégiée des oiseaux par rapport à l'orientation des vents durant la migration.

Alerstam (1991) et Richardson (1991) ont essayé d'établir quelques principes généraux au sujet des relations entre patrons de vent et déplacements migratoires chez les oiseaux. Parmi ces principes, une grande intensité migratoire (i.e. de nombreux oiseaux migrateurs en déplacement) est généralement observée lorsque le vent souffle dans la direction principale de migration (Richardson 1991 ; Elkins 2010). Cette tendance est vérifiée dans nos résultats, où les Puffins se déplacent la plupart du temps avec des vents de trois-quarts arrière. Cette configuration de vol est énergétiquement optimale chez la plupart des Procellariiformes (Pennycuik 1982; Warham 1996) et peut être identifiée dans notre étude, en particulier lorsque les individus quittent la colonie ou un site d'hivernage. De nombreux migrateurs ont donc tendance à se déplacer préférentiellement dans le sens du vent et seraient capables de

localiser les mouvements d'air les plus propices à leur direction de migration préétablie génétiquement (Elkins 2008). Voler dans la même direction que le vent leur permet de s'écarter dans une certaine mesure de la direction de migration fixée si nécessaire, pour compenser partiellement ces écarts plus tard (Helbig et al. 1986), faisant ainsi preuve de plasticité comportementale. Les migrateurs évitent toutefois de se diriger dans le sens exact du vent, sans quoi ils perdraient de la portance (Spear et Ainley 1997). Certaines espèces pourraient également «prédire» les conditions météorologiques imminentes par la détection de changements de pression atmosphérique (Schuz et al. 1971 in Berthold 2002). Von Mangold (1948, in Brooke 2004) et Cone (1964) ont également suggéré que les tubes nasaux des Procellariiformes, de par leur similitude avec des tubes de Pitot (système de mesure de vitesse des fluides), pourraient les renseigner sur les évolutions continues de la pression de l'air et donc sur les variations locales de vitesse du vent. Cette capacité sensorielle reste cependant encore à établir.

C. Influence des patrons de vent sur la stratégie migratoire des oiseaux

On observe une ségrégation temporelle des départs de la colonie, où deux groupes de Puffins partent en migration vers deux hémisphères différents. Cette ségrégation correspond à un basculement des patrons moyens de vent dans la zone de la colonie en fonction de la date. Deux hypothèses sont susceptibles d'expliquer ces résultats. (1) D'une part, les départs en migration peuvent être déclenchés par la réunion de conditions environnementales optimales. En effet, les Puffins cendrés pourraient attendre un vent favorable pour s'engager dans une des deux voies migratoires dictées par leur programme endogène. Dans l'hémisphère Nord, l'augmentation de la fréquence des départs en migration automnale de plusieurs espèces est prévisible dans les conditions météorologiques suivantes: l'apparition de vents froids venant du nord, un ciel dégagé offrant une bonne visibilité et très peu de précipitations (Alerstam 1981, in Berthold 2002). (2) D'autre part, la date de départ en migration pourrait être fixée indépendamment des facteurs environnementaux, qui exerceraient cependant leur influence sur l'oiseau une fois sa migration entamée, forçant ainsi son orientation vers un des deux hémisphères. En effet, le rôle des facteurs endogènes dans l'initiation de la migration a été montré chez de nombreuses espèces (Berthold et al. 1990).

Afin de compléter cette analyse, l'association entre le comportement migratoire des individus et les conditions météorologiques dans la zone de reproduction a été évaluée par corrélation vectorielle. L'analyse des scores de corrélation semble suggérer que les individus se dirigeant

vers l'hémisphère Nord adaptent beaucoup mieux leurs déplacements aux vents locaux que les individus se dirigeant au Sud. Cependant, les scores de corrélation vectorielle, faibles chez les migrateurs dirigés au sud, ne signifient pas nécessairement une mauvaise adaptation des individus aux vents locaux. En effet, la méthode de corrélation vectorielle ne prend pas en compte la symétrie des effets du vent sur le comportement d'un individu alors que les oiseaux pélagiques exploitent aussi bien les vents qui soufflent sur leur côté gauche que sur leur côté droit, du moment que l'angle du vent par rapport à leur direction de déplacement est le même. Les patrons de vent rencontrés par les individus se dirigeant au Nord soufflent presque tout le temps avec la même orientation. A l'inverse, les vents rencontrés par les individus dirigés au Sud sont beaucoup moins réguliers. Or, les oiseaux dirigés au sud s'engagent dans un couloir transocéanique relativement étroit, correspondant probablement à une gamme restreinte de directions prédéfinies par leur programme endogène. Les différences de variabilité entre les orientations du vent et les directions des migrateurs dirigés au sud sont interprétées par la corrélation vectorielle comme une association faible entre vents locaux et comportement des migrateurs dirigés au sud, mais cette faible association statistique ne reflète pas forcément la non-influence du vent sur l'orientation des migrateurs se dirigeant au Sud.

L'analyse de la ségrégation temporelle des départs de la colonie, des conditions moyennes de vent et de l'association entre le déplacement des migrateurs et les patrons de vent ne permet pas de trancher entre une détermination préalable (1) du site d'hivernage des individus (les oiseaux attendant les conditions propices de vent pour quitter la colonie) ou (2) du départ de la migration (exposant les oiseaux aux fluctuations des vents). Un début de réponse semble être apporté par les analyses de la ségrégation spatiale observée en Atlantique Sud.

A l'arrivée en Atlantique Sud, on discerne deux groupes d'individus se séparant dès la sortie du couloir migratoire débouchant au large des côtes brésiliennes. Le premier groupe poursuit sa migration au Sud, vers les sites d'hivernage situés au large de l'Amérique du Sud, en étant exposé à des vents moyens orientés à l'Ouest-sud-ouest. Le deuxième groupe vire vers l'Est et traverse de nouveau l'Atlantique en direction des sites d'hivernage d'Afrique du Sud, en étant exposé à des vents soufflant vers le Sud-sud-ouest. Le lien entre la ségrégation des trajets en Atlantique Sud et les régimes de vent est délicat à établir. En effet, les vents moyens auxquels sont exposés les deux groupes de migrateurs dirigés en Amérique du Sud et en Afrique du Sud ne sont que légèrement distincts en orientation, bien que significativement différents. On peut néanmoins interpréter ces résultats comme une tendance des vents à rabattre d'autant plus les migrateurs vers le Sud que les vents sont orientés vers l'Ouest, en empêchant une seconde

traversée de l'Atlantique vers l'Afrique du Sud, qui se réaliserait alors avec un vent de face très défavorable. Les vents moyens rencontrés par les migrateurs hivernant en Afrique du Sud sont davantage propices à une traversée de l'Atlantique: bien que ce ne soient pas exactement des vents de trois-quarts arrière, ils sont plus à même de permettre le virement vers l'Est des individus en sortie de couloir transocéanique. Certains individus s'arrêtant en Amérique du Sud repartent vers l'Afrique du Sud dans de brefs délais (au maximum 16 jours après leur arrivée), avec des vents orientés à l'Est (donc très propices à une seconde traversée de l'Atlantique).

Ces résultats suggèrent l'existence d'une influence des conditions de vent rencontrées par un individu sur ses déplacements migratoires en milieu pélagique. Le vent local semblerait imposer une contrainte aux Puffins cendrés, que l'on peut interpréter en termes de coûts énergétiques liés au déplacement des oiseaux. On peut donc spéculer sur les coûts engendrés par deux stratégies en sortie de couloir migratoire lorsque les vents sont orientés vers l'Ouest: (1) la traversée de l'Atlantique vers l'Afrique du Sud en conditions défavorables; (2) un arrêt dans un site d'hivernage au large de l'Amérique du Sud, mais des conditions de vent moins favorables qu'en Afrique du Sud lors du retour à la colonie (dans le cas d'un oiseau expérimenté y ayant déjà hiverné). Un arrêt en Amérique du Sud pourrait être moins désavantageux qu'une traversée de l'Atlantique avec un vent de face. Parmi les oiseaux s'arrêtant en Amérique du Sud, certains repartent vers l'Afrique relativement tôt après leur arrivée, toujours avec des vents favorables orientés à l'Est. On peut supposer que les individus restant en Amérique du Sud ne sont plus sous l'emprise de la motivation migratoire contrôlée par les programmes endogènes, ou sont trop éprouvés par la première traversée de l'océan Atlantique pour pouvoir en enchaîner une deuxième et continuer vers l'Afrique du Sud. La contrainte locale imposée par les vents sur les oiseaux peut se répercuter sur leurs déplacements à grande échelle, si l'on considère que les conditions locales de vent sont le reflet de phénomènes météorologiques de grande envergure. Par exemple, les anticyclones (circulations atmosphériques autour des centres de haute pression) peuvent générer des patrons circulaires de vent de plusieurs centaines de kilomètres de diamètre, caractérisés par une certaine périodicité : Weimerskirch et collaborateurs (2000) montrent que les albatros se calquent sur des systèmes météorologiques prévisibles pour s'engager dans un plan de vol stéréotypé en grandes boucles. Lorsqu'ils se dirigent vers le sud, les albatros volent en faisant des boucles en sens horaire, et vice versa. Un schéma à peu près semblable a d'abord été proposé dans les années 1950 (ref) pour *Puffinus tenuirostris*, un autre oiseau marin pélagique.

Depuis lors, le modèle de vol « en huit » a été suggéré à plusieurs reprises pour décrire les mouvements migratoires d'un certain nombre d'oiseaux pélagiques (Serventy 1953 ; Alerstam 1990 ; Brooke 1990). Même si leurs trajets peuvent paraître erratiques de prime abord, les migrateurs transocéaniques semblent privilégier des voies de migration qui leur fournissent des vents favorables avec une plus grande probabilité tout au long de leurs voyages. Ainsi, les patrons de vent à la surface des océans pourraient contribuer à l'élaboration de routes migratoires vers des sites d'hivernage parfois très distants. Le rôle des vents dans l'évolution de voies préférées de migration est abordé par Felicísimo et ses collaborateurs (2008) au travers d'une simulation des coûts énergétiques des migrations de Puffins cendrés en fonction des voies parcourues. Pour tester l'association spatio-temporelle entre les voies optimales définies par les patrons de vent et les voies réelles de migration, les auteurs ont construit des modèles anisotropiques (i.e. dépendants de la direction du vent) de coûts énergétiques quotidiens pour les migrateurs, qu'ils ont ensuite comparé aux itinéraires empruntés par des individus *Calonectris diomedea* suivis par GLS. Ils ont ainsi déterminé des «autoroutes» migratoires à moindre coût en fonction des régimes de vents présents dans les régions traversées par les individus (parmi lesquelles le couloir transatlantique emprunté par les individus de cette étude). Ils ont également montré que la date de départ de la colonie fait varier le coût total d'un même trajet migratoire jusqu'à un facteur 3. La date de départ de la colonie conditionne en effet toute la succession de vents locaux rencontrés par l'oiseau pendant son voyage: le «timing» des individus revêt donc une importance capitale dans la stratégie migratoire générale (Alerstam 1981). Cette apparente plasticité comportementale manifestée par les Puffins cendrés contraste avec la rigidité du mode de vie de cette espèce. Par exemple, ces oiseaux sont très réguliers dans leur date de ponte et sont remarquablement philopatrics.

D. Perspectives d'étude

A l'avenir, pour affiner l'analyse des déplacements pélagiques du Puffin cendré ou de toute autre espèce apparentée, il serait intéressant d'intégrer d'autres conditions environnementales, l'évolution des paramètres individuels sur plusieurs années (par exemple succès reproducteur, charge parasitaire, état corporel...) et des données de dépense énergétique car ces paramètres affectent probablement le déroulement de la migration.

Ces oiseaux savent exploiter les mouvements d'air générés par le déplacement de la houle à la

surface des océans (Wilson 1975; Pennycuick 1982; Alerstam et al. 1993). Il serait donc intéressant d'intégrer des archives de houle, relevées par satellite au même titre que les archives de vent, dans l'analyse des déplacements de ce modèle biologique. Les archives de houle offrent plus de précision que celles de vent, mais l'étude de l'exploitation des vagues pour le vol plané des Puffins nécessiterait un suivi des oiseaux beaucoup plus précis que ce que la géo-localisation peut offrir. A ce jour, les équipements de suivi par télémétrie satellitaire demeurent très chers pour effectuer une étude d'envergure sur les populations de Puffins.

Le relevé année après année du succès reproducteur des individus suivis pendant plusieurs saisons de migration permettrait une analyse plus fine du coût des différentes stratégies de migration. En effet, un individu en échec reproductif peut être poussé à quitter précocement la colonie, alors que ses performances reproductives pourraient dépendre directement des conditions d'hivernage de la saison précédente.

Deuxièmement, il serait intéressant d'évaluer la dépense énergétique des individus lors de différentes phases de vol en mesurant leur fréquence cardiaque, afin de vérifier l'hypothèse que les Puffins se dirigent en intégrant les coûts directs liés aux conditions locales de vent et la qualité relative des différents sites d'hivernage. La fréquence cardiaque offre une mesure pratique de l'effort (Bevan et al. 1995), mais on ne dispose pas à ce jour de balises enregistreuses assez petites pour les poser sur les Puffins cendrés sans gêner leur migration. Cette manipulation peut toutefois être effectuée pendant la saison de reproduction, afin d'identifier des patrons de rythme cardiaque (et donc différents paliers d'effort) en fonction des vents rencontrés lors de voyages alimentaires. Dans le même but, on peut espérer dans de futures études l'utilisation de modèles de coûts anisotropiques à l'instar de ceux présentés par Felicísimo et collaborateurs (2008) dans l'analyse des choix des sites d'hivernage des Puffins. Le calcul des dépenses énergétiques subies par chaque individu éclairerait nettement l'analyse des stratégies des migrants en fonction de leur état physique, notamment lors du passage dans la région météorologiquement instable en Atlantique Sud après la première traversée de l'océan depuis la colonie.

CONCLUSION GENERALE

Nos résultats montrent que les Puffins se déplacent la plupart du temps avec des vents de trois quarts arrière, notamment au départ des sites de reproduction et d'hivernage. Cette configuration de vol est optimale du point de vue énergétique et on la retrouve chez la plupart des Procellariiformes. Les coûts énergétiques liés à l'orientation du vent par rapport au déplacement local de l'oiseau peuvent se répercuter à l'échelle des migrations. En effet, la ségrégation spatiale des Puffins cendrés dans l'océan Atlantique semble liée aux différents patrons de vent rencontrés par les individus au cours de leurs déplacements pélagiques. Nos résultats suggèrent l'existence d'une influence des conditions locales de vent sur les déplacements des Puffins cendrés à deux moments critiques de la migration: le départ de la colonie au début de la migration automnale et l'arrivée des individus dans une zone météorologiquement instable de l'Atlantique Sud. Les migrants transocéaniques semblent privilégier des voies de migration qui leur fournissent des vents favorables avec la plus grande probabilité. Les patrons de vent, selon leur répétabilité au cours du temps, pourraient ainsi contribuer à l'élaboration des axes migratoires transocéaniques.

La répartition des sites d'hivernage dans différentes régions de l'océan Atlantique se traduit par leur exposition à des régimes de vent distincts de par leur orientation et leur régularité. Les caractéristiques de ces patrons peuvent constituer un critère de comparaison entre sites d'hivernage, au même titre que les critères de productivité et de température superficielle classiquement utilisés.

La variabilité observée d'une année sur l'autre dans la visite des sites d'hivernages par les Puffins cendrés pourrait être une manifestation de leur plasticité comportementale. Chaque individu intégrerait à la fois les conditions locales de vent dans leurs déplacements (en privilégiant des vents arrière) et la qualité relative des différents sites d'hivernage (en termes d'exposition à des régimes de vents propices au retour à la colonie).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adams, J, Flora, S (2010) Correlating seabird movement with ocean winds : linking satellite telemetry with ocean scatterometry. *Marine Biology* **157**, 915-929.
- Alerstam, T (1981) The course and timing of bird migration. In: Animal migration (Aidley). Cambridge University Press, Cambridge.
- Alerstam, T (1990) Bird migration. Cambridge University Press, Cambridge.
- Alerstam, T (1991) Ecological causes and consequences of bird orientation. *Exs* **60**, 202–225.
- Alerstam, T, Lindstrom, A (1990) Optimal bird migration: the relative importance of time, energy, and safety. In: Bird migration: physiology and ecophysiology (Gwinner). Springer-Verlag, Berlin.
- Alerstam, T, Gudmundsson, GM, Larsson, B (1993) Flight tracks and speeds of Antarctic and Atlantic seabirds: radar and optical measurements. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* **340**, 55-67.
- Ainley, DG, O'Connor, EF, Boekelheide, RJ (1984) The marine ecology of birds in the Ross Sea, Antarctica. American Ornithologists' Union, Washington.
- Ainley, DG, Ribic, CA, Fraser WR (1994) Ecological structure among migrant and resident seabirds of the Scotia-Weddel Confluence Region. *Journal of Animal Ecology* **63**, 347-364.
- Baines, AC (1889) The sailing flight of the albatross. *Nature* **40**, 9-10.
- Baker, RR (1978) The evolutionary ecology of animal migration. Hodder and Stoughton, London.
- Batschelet, E (1981) Circular statistics in biology. Academic Press, London.
- Berger, M, Gohde, W (1965) Zur Theorie des Segelfluges von Vogeln uber dem Meere. *Zoological Journal of Physiology* **71**, 217–224.
- Berthold, P (1988) Evolutionary aspects of migratory behavior in european warblers. *Journal of Evolutionary Biology* **1**, 195-209.
- Berthold, P (1999) A comprehensive theory of the evolution, control and adaptation of avian migration. Proceedings of the 22nd International Ornithology Congress, Durban. *Ostrich* **70**, 1-11.
- Berthold, P (2002) Bird migration, a general survey. Oxford University Press, Oxford.
- Berthold, P, Wiltschko, W, Miltenberger, H, Querner, U (1990) Genetic transmission of migratory behavior into a nonmigratory bird population. *Experientia* **46**, 107–108.
- Bevan, RM, Butler, PJ, Woakes, AJ, Prince, PA (1995) The energy expenditure of free ranging black-browed albatrosses. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* **350**, 119-131.
- Billings, SM (1968) Homing in Leach's petrel. *Auk* **85**, 36-43.
- Blomqvist, S, Peterz, M (1984) Cyclones and pelagic seabird movements. *Marine Ecology Progress Series* **20**, 85–92.
- Bonadonna, F, Bretagnolle, V (2002) Smelling home: a good solution for burrow-finding in nocturnal petrels? *Journal of Experimental Biology* **205**, 2519–2523.

- Bourne, WRP (1963) A review of oceanic studies of the biology of seabirds. Proceedings of the XIIIth Ornithology Congress **2**, 831-854.
- Broderick, A, Coyne, M, Fuller, W, Glen, F, Godley, B (2007) Fidelity and over-wintering of sea turtles. *Proceedings of the Royal Society B* **274**, 1533–1538.
- Brooke, M (1990) The Manx Shearwater. Poyser, London.
- Brooke, M (2004) Albatrosses and Petrels around the world. Oxford University Press, Oxford.
- Brown, RGB, Cooke, F, Kinnear, PK, Mills, EL (1975) Summer seabird distributions in Drake Passage, the Chilean fjords and off southern South America. *Ibis* **117**, 339-356.
- Calambokidis, J, Steiger, G, Straley, J, Herman, L, Cerchio, S (2001) Movements and population structure of humpback whales in the North Pacific. *Marine Mammal Science* **17**, 769-794.
- Camphuysen, CJ, Van Der Meer, J (2001) Pelagic distribution, moult and (sub)specific status of Cory's shearwaters *Calonectris diomedea borealis* wintering off southern Africa. *Marine Ornithology* **29**, 89–96.
- Cone, CD (1964) A mathematical analysis of the dynamic soaring flight of the albatross. *Virginia Institute of Marine Science Spec* **50**, 1–104.
- Crawley, MJ (2007) The R book. John Wiley and sons, New York.
- Crosby, DS, Breaker, LC, Gemmill, WH (1993) A proposed definition for vector correlation in geophysics: theory and application. *Journal of Atmospheric and Oceanographic Technology* **10**, 355–367.
- Daan, S, Masman, D, Groenewold, A (1990) Avian basal metabolic rates: their association with body composition and energy expenditure. *American Journal of Physiology* **259**, 333-340.
- Dall'Antonia, L, Dall'Antonia, P, Benuventi, S, Ioale, P, Massa, B, Bonadonna, F (1995) The homing behaviour of Cory's Shearwaters (*C. diomedea*) studied by means of a direction recorder. *Journal of Experimental Biology* **198**, 359-362.
- Dial, KP (1992) Avian forelimb muscles and nonsteady flight - can birds fly without using the muscles in their wings? *Auk* **109**, 874-885.
- Dias, MP, Granadeiro, JP, Phillips, RA, Alonso, H, Catry, P (2011) Breaking the routine: individual Cory's shearwaters shift winter destinations between hemispheres and across ocean basins. *Proceedings of the Royal Society B* doi:10.1098/rspb.2010.2
- Elkins, N (2008) Can high-altitude migrants recognize optimum flight levels? *Ibis* **130** (6), 562–563.
- Elkins, N (2010) Weather and bird behaviour. A&C Black, London.
- Felicísimo, AM, Muñoz, J, Gonzalez-Solis, J (2008) Ocean surface winds drive dynamics of transoceanic aerial movements. *PloS ONE* **3**(8):e2928.doi:10.1371/journal.pone.0002928
- Forbes, WA (1882) Report of the anatomy of the petrels (Tubinares), collected during the voyage of HMS Challenger. *Zoological Challenger Expedition* **4** (11), 1-64.
- Fuller, WJ, Broderick, AC, Phillips, RA, Silk, JRD, Godley, BJ (2008) Utility of geolocating light loggers for indicating at-sea movements in sea turtles. *Endangered Species Research* **4**, 139-146.

- Gonzalez-Solis, J, Felicísimo, A, Fox, JW, Afanasyev, V, Kolbeinsson, Y, Munoz, J (2009) Influence of sea surface winds on shearwater migration detours. *Marine Ecology Progress Series* **391**, 221–230.
- Grémillet, D, Boulinier, T (2009) Spatial ecology and conservation of seabirds facing global climate change: a review. *Marine Ecology Progress Series* **391**, 121 – 137.
- Grémillet, D, Kuntz, G, Delbart, F, Mellet, M (2004) Linking the foraging performance of a marine predator with local prey abundance. *Functional Ecology* **18**, 793–801.
- Hammond, KA, Diamond, J (1997) Maximal sustained energy budgets in humans and animals. *Nature* **386**, 457-462.
- Hector, J (1895) On the anatomy of flight of certain birds. *Transactions and proceedings of the New Zealand Institute* **27**, 285-287.
- Helbig, AJ (1983) Mass occurrence of Manx Shearwaters (*Puffinus puffinus*) at the coast of southern California coincides with exceptionally warm water temperatures. *Ardea* **71**, 161- 162
- Helbig, AJ (1991) Experimental and analytical techniques used in bird orientation research. *Exs* **60**, 270–306.
- Helbig, AJ, Wiltshko, W, Laske, V (1986) Optimal use of the wind by Mediterranean migrants. Proceedings of the First Conference on Birds Wintering in the Mediterranean Region. Aulla, 169-187.
- Higgins, RW, Schubert, SD (1994) Simulated life cycles of persistent anticyclonic anomalies over the North Pacific: role of synoptic-scale eddies. *Journal of Atmospheric Science* **51**(22), 3238-3260
- Hill, R (1994) Theory of geolocation by light levels. In: Elephant seals: population ecology, behaviour and physiology (LeBoeuf BJ). University of California Press, Berkeley.
- Hooper, JW (1959) Simultaneous equations and canonical correlation theory. *Econometrica* **27** (2), 245-256.
- Hutton, FW (1903) Remarks on the flight of albatrosses. *Ibis* **8**(3), 81-88.
- Idrac, P (1924) Étude théorique des manœuvres des albatros par vent croissant avec l'altitude. *Compte Rendu Hebdomadaire des Séances de l'Académie des Sciences de Paris* **179**, 1136 –1139.
- Jorgensen, S, Reeb, CA, Chapple, TK, Anderson, S, Perle, C, Van Sommeran, SR, Fritz-Cope, C, Brown, AC, Klimley, AP, Block, BA (2010) Philopatry and migration of Pacific white sharks. *Proceedings of the Royal Society B* **277**, 679 – 688.
- Jouventin, P, Weimerskirch, H (1990) Satellite tracking of Wandering Albatrosses. *Nature* **343**, 746-748.
- Kundu, PK (1976) Ekman veering observed near the ocean bottom. *Journal of Physical Oceanography* **6**, 238– 242.
- Leisler, B (1990) Selection and use of habitat of wintering migrants. In: Bird Migration: the physiology and ecophysiology (Gwinner), Springer-Verlag, Berlin.
- Magnan, A (1922) Les caractéristiques des oiseaux suivant le mode de vol. *Annuaire des Sciences Naturelles et Zoologiques* **10**(5), 125-330.
- Magnan, A (1925) Le vol à voile. Roche d'Estrez, Paris.

- Manikowski, S (1971) The influence of meteorological factors on the behaviour of sea birds. *Acta Zoologica Cracoviensa* **16**, 581-668.
- Murphy, RC (1936) Oceanic birds of South America. Macmillan & American Museum of Natural History, New York.
- Murray, MD, Nicholls, DG, Butcher, E, Moors, PJ, Walker, K, Elliott, G (2003) How wandering albatrosses use weather systems to fly long distances 3: the contributions of Antarctic lows to eastward, southward and northward flight. *Emu* **103**, 111–120.
- Nevitt, G (2000) Olfactory Foraging by Antarctic Procellariiform Seabirds: Life at High Reynolds Numbers. *Biology Bulletin* **198**, 245–253.
- Nevitt, G (2008) Sensory ecology on the high seas: the odor world of the procellariiform seabirds. *Journal of Experimental Biology* **211**, 1706-1713
- Parrish, RH, Schwing, FB, Mendelssohn, R (2000) Mid-latitude wind stress: the energy source for climatic shifts in the North Pacific Ocean. *Fish Oceanography* **9**, 224–238.
- Pennyquick, CJ (1982) The flight of petrels and albatrosses (Procellariiformes) observed in South Georgia and its vicinity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* **300**, 75-106.
- Pennyquick, CJ (2002) Gust soaring as a basis for the flight of petrels and albatrosses (Procellariiformes). *Avian Science* **2**, 1–12.
- Perdeck, AC (1958) Two types of orientation in migrating Starlings, *Sturnus vulgaris* L., and Chaffinches, *Fringilla coelebs* L., as revealed by displacement experiments. *Ardea* **46**, 1-37.
- Phillips, R, Silk, J, Croxall, J, Afanasyev, V, Bennett, V (2005) Summer distribution and migration of nonbreeding albatrosses: individual consistencies and implications for conservation. *Ecology* **86**, 2386 – 2396.
- Pulido, F (2007) Phenotypic changes in spring arrival: evolution, phenotypic plasticity, effects of weather and condition. *Climate Research* **35**, 5–23.
- Richardson, WJ (1991) Wind and Orientation of Migrating Birds: a Review. *Exs* **60**, 226.
- Richardson, PL (2010) How do albatrosses fly around the world without flapping their wings. *Progress in Oceanography* **88**, 46-58.
- Sachs, G (1993) Minimaler Windbedarf für den dynamischen Segelflug der Albatrosse. *Journal of Ornithology* **134**, 435-445.
- Sachs, G (2005) Minimum shear wind strength required for dynamic soaring of albatrosses. *Ibis* **147**, 1-10.
- Schuz, E, Berthold, P, Gwinner, E, Oelke, H (1971) Grundriß der Vogelzugkunde. Parey, Berlin- Hamburg.
- Serventy, DL (1953) Movements of pelagic seabirds in the Indo-Pacific region. Proceedings of the 7th Pacific Science Congress **4**, 394-407.
- Sibert, JR, Musyl, MK, Brill, RW (2003) Horizontal movements of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) near Hawaii determined by Kalman filter analysis of archival tagging data. *Fish Oceanography* **12**(3),141–151.
- Spear, LB, Ainley, DG (1997) Flight speed of seabirds in relation to wind speed and direction. *Ibis* **139**, 234–251

- Stanley, SM (1973) An explanation of Cope's Rule. *Evolution* **27**, 1-26.
- Suryan, RM, Anderson, DJ, Shaffer, SA, Roby, DD, Tremblay, Y, Costa, DP, Sievert, PR, Sato, F, Ozaki, K, Balogh, GR, Nakamura, N (2008) Wind, waves, and wing loading: morphological specialization may limit range expansion of endangered albatrosses. *PLoS One* **3**(12): e4016. doi: 10.1371/journal.pone.0004016
- Vecchi, GA, Soden, BJ, Wittenberg, AT, Held, IM, Leetmaa, A, Harrison, MJ (2006) Weakening of tropical Pacific atmospheric circulation due to anthropogenic forcing. *Nature* **441**, 73–76.
- Von Mangold, O (1948) Die Nase der segelnden Vogel ein Organ des Stromungssines ? *Naturwissenschaften* **33**, 19-23.
- Warham, J (1977) Wing loadings, wing shapes, and flight capabilities of Procellariiformes. *New Zealand Journal of Zoology* **4**, 73–83.
- Warham, J (1996) The behaviour, population biology and physiology of the Petrels. Academic Press, London.
- Weimerskirch, H, Salamolard, M, Sarrazin, F, Jouventin, P (1993) Foraging strategy of Wandering Albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry. *Auk* **110**, 325–342.
- Weimerskirch, H, Guionnet, T, Martin, J, Shaffer, SA, Costa, DP (2000) Fast and fuel efficient? Optimal use of wind by albatrosses. *Proceedings of the Royal Society* **267**, 1869-1874.
- Welch, D, Eveson, JP (1999) An assessment of light-based geoposition estimates from archival tags. *Canadian Journal of Fish and Aquatic Science* **56**, 1317–1327.
- Wiedenmann, JM, Lupo, AR, Mokov, II, Tikhonova, EA (2002) The climatology of blocking anticyclones for the northern and southern hemispheres: block intensity as a diagnostic. *Journal of Climate Research* **15**, 3459–3473.
- Wilson, JA (1975) Sweeping flight and soaring by albatrosses. *Nature* **257**, 307–308.
- Wilson, RP, Ducamp, JJ, Rees, G, Culik, BM, Niekamp, K (1992) Estimation of location: global coverage using light intensity. In: Wildlife telemetry: remote monitoring and tracking of animals (Priede IG, Swift SM) Ellis Horward, Chichester.
- Worton, BJ (1989) Kernel methods for estimating the utilisation distribution in home range studies. *Ecology* **70**, 164–168.
- Yudin, KA (1957) Certain adaptative peculiarities of the wing in the birds of the order Tubinares. *Zoologicheskii Zhurnal* **36**, 1859-1873

ANNEXE 1 - FACTEURS DE SEGREGATION DES PETRELS

Murphy a été le premier à appliquer dès 1936 les principes de la biogéographie marine au milieu de l'ornithologie. L'importance relative des facteurs physiques, chimiques et biologiques est encore peu claire, certains facteurs opérant simultanément mais à des échelles différentes dans la détermination des répartitions des espèces en mer. De plus, certains individus peuvent transgresser les limites prédites de leurs milieux « propres » lors d'épisodes de stress alimentaire.

Latitude et longitude

Les effets de la latitude sur la longueur de la photopériode et la distribution des Procellariiformes n'ont pas été examinés. Les hautes latitudes favorisent les espèces diurnes en été mais les longues nuits hivernales favorisent plutôt les prospecteurs nocturnes comme *Pterodroma inexpectata*. Ceci pourrait être une des principales raisons des migrations hivernales de nombreuses espèces diurnes des hautes latitudes pendant l'hiver, à l'instar de *Calonectris diomedea*.

Température superficielle

L'association claire entre certaines espèces bien particulières de Procellariiformes et des eaux froides, tempérées ou chaudes a été établie très tôt par les scientifiques. Des changements non saisonniers de température peuvent également être accompagnés par des visiteurs inhabituels comme lorsque l'invasion massive de *Puffinus opisthomelas* au large de la Californie en 1983 a coïncidé avec un réchauffement exceptionnel de la surface de l'océan (Helbig, 1983).

Circulation océanique

Murphy (1936) montra l'importance des circulations d'air et d'eau sur la distribution des oiseaux marins. Les zones d'« upwelling », qu'elles soient au large ou en aplomb de reliefs sous-marins, sont riches en nutriments et les eaux abondantes en plancton attirent des quantités d'espèces de Procellariiformes. Un phénomène similaire est causé par l'alternance des marées : ces mouvements circulatoires pendulaires occasionnent un mélange des eaux très productif lorsqu'il survient au niveau de bancs ou de bas-fonds. Les Procellariiformes d'eau tempérée *Calonectris diomedea* sont ainsi habitués à fréquenter certaines zones du Sud-Ouest de l'océan Atlantique sous l'influence du Gulf Stream.

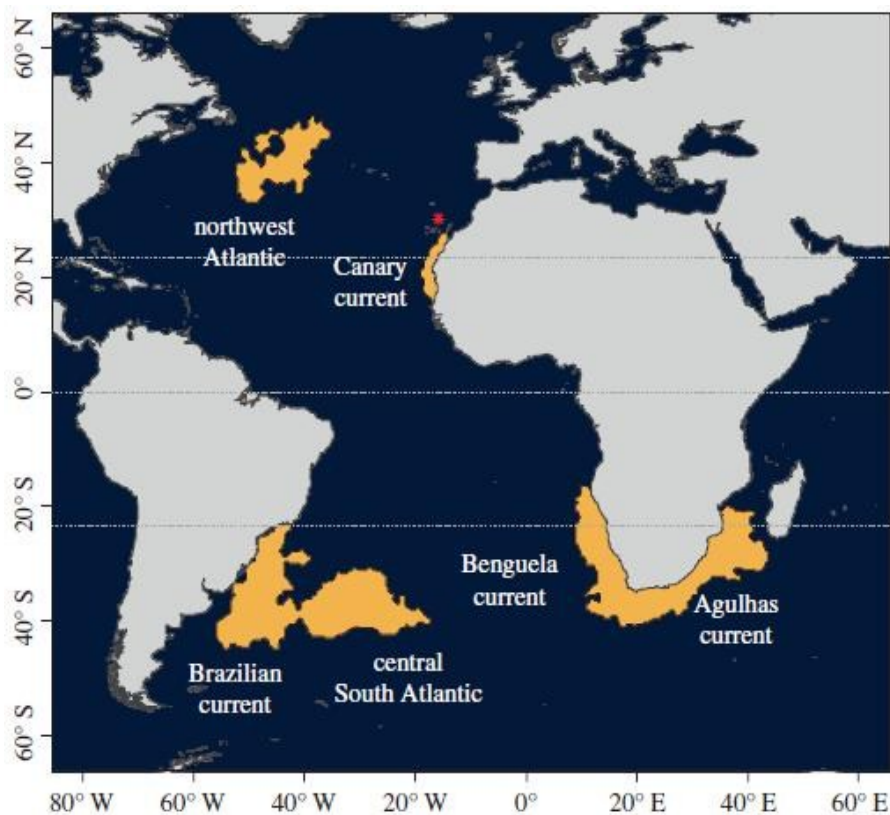
Composition chimique

Les niveaux de salinité et de nutriments sont très variables selon la portion d'océan considérée mais peu de tentatives ont été réalisées dans le but de relier la distribution des Procellariiformes aux différentes chimies des eaux superficielles. On peut citer les travaux de Brown et al. (1975) qui relient la distribution de Procellariiformes à des valeurs de température et salinité au sein des fjords de la Patagonie chilienne, où ces deux paramètres varient brutalement sur de très courtes distances. Par exemple, il a été montré que *Puffinus griseus* préfère l'eau à forte salinité quelle que soit la température tandis que l'espèce *Puffinus creatopus* est très représentée dans des eaux tempérées, très salines mais totalement absente dans des eaux froides à salinité égale.

Vent et autres conditions météorologiques

Les exemples les plus probants du lien entre les caractéristiques des habitats et la distribution des Procellariiformes sont fournis par les albatros, qui évoluent grâce au vent et qui restent en surface lors d'accalmies, dans l'attente d'une brise favorable. Il y a peu d'observations détaillées du comportement des Procellariiformes dans de telles conditions, mais Manikowski (1971) trouva une relation significative entre la vitesse locale du vent et le pourcentage de *F. glacialis* à la surface de l'eau au large du Labrador, avec plus d'oiseaux sur l'eau lorsque la force du vent tombe sous force 4 (échelle de Beaufort).

Fig.A1-1 – Les zones d'hivernage des Procellariiformes dépendent d'une combinaison des facteurs physiques, chimiques et biologiques du milieu. Les zones d'hivernage du puffin cendré *Calonectris diomedea* sont ici indiquées en jaune, la colonie étant représentée par le point rouge (Dias et al., 2011)



ANNEXE 2 - ROUTES MIGRATOIRES TRANSEQUATORIALES DES PETRELS

Les routes migratoires des Procellariiformes peuvent être classées selon les types de mouvements effectués (Serventy 1953). Le plus grand groupe comprend les migrants transéquatoriaux : quatre espèces se déplacent de l'hémisphère nord à l'hémisphère sud, mais 17 autres se déplacent dans la direction opposée. La façon dont les oiseaux naviguent sur ces vastes étendues de mer apparemment sans relief n'est pas élucidée et quelques grandes investigations sur la navigation des Procellariiformes ont eu lieu (i.e. Billings, 1968 ; Dall'Antonia et al, 1995). Aucune de ces enquêtes n'impliquait un passage de l'équateur par les individus étudiés et les migrants transéquatoriaux font pourtant face à plusieurs problèmes de navigation lors du changement d'hémisphère. Le patron du ciel étoilé, le champ magnétique et les mouvements solaires changent comme ils progressent rapidement à travers les latitudes.

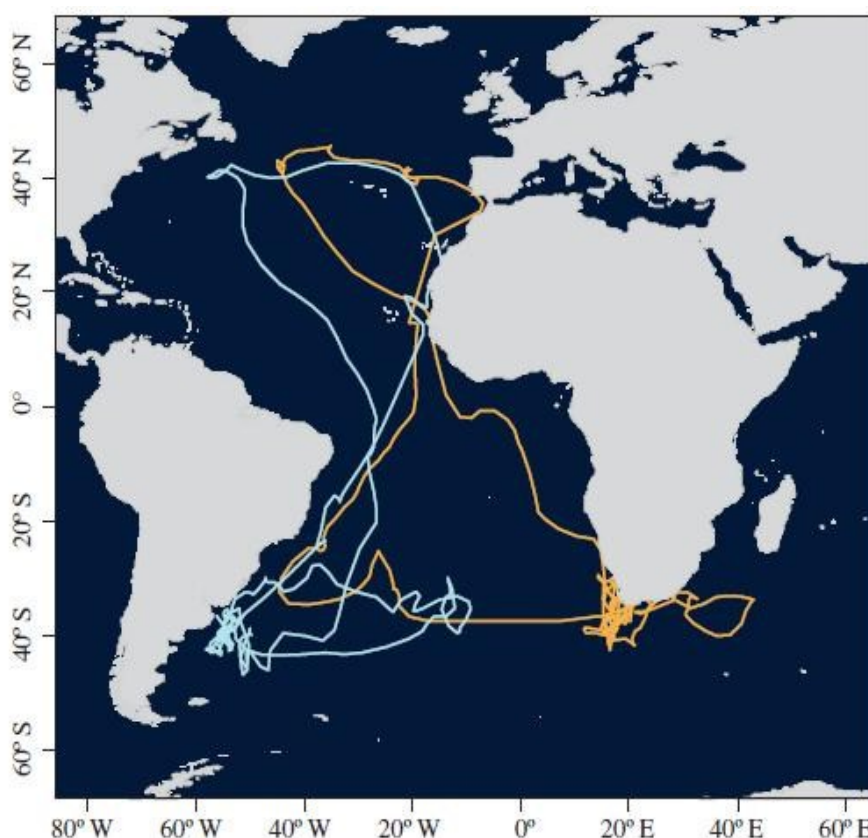


Fig.A2-1 – Trajets migratoires d'un individu *Calonectris diomedea*, suivi par GPS sur une période de deux ans consécutifs. Le spécimen visite toutes les zones d'hivernage connues sur cette période (Dias et al., 2011).

ANNEXE 3 – ADAPTATIONS ANATOMIQUES AU VOL CHEZ LES PETRELS

Myologie

Forbes (1882) a mis en avant le muscle pectoral (*M. pectoralis*) en deux couches superposées et ses différentes insertions sur le sternum, la clavicule et l'humérus. Le muscle supracoracoïde (*M. supracoracoideus*) est également bien développé et court (un tiers de la longueur du sternum) chez les grandes espèces. Un troisième muscle, le *M. pectoralis tertius* est un muscle large et mince situé entre le muscle supracoracoïde et la furcula.

Ostéologie

L'aile des Procellariiformes devient plus longue et plus étroite avec l'augmentation de la taille corporelle (voir Fig.3). L'allongement est accompagné de changements dans les proportions des os du bras : le segment terminal devient proportionnellement plus court, le segment proximal plus long et les os s'affinent (voir Fig.4). Certaines corrélations entre l'écologie et les différences de charge alaire entre espèces sont discutées par Warham (1977).

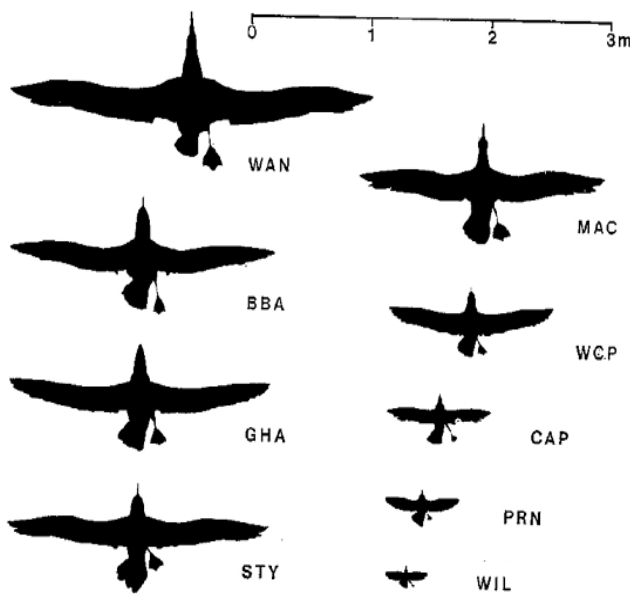


Fig.A3-1 - Variation de la silhouette des ailes des Procellariiformes en fonction de leur taille corporelle. WAN : *Diomedea exulans* BBA : *Thalassarche melanophrys* GHA : *Thalassarche chrysostoma* STY : *Phoebetria palpebrata* MAC : *Macronectes giganteus* WCP : *Procellaria aequinoctialis* CAP : *Daption capense* PRN : *Pachyptila desolata* WIL : *Oceanites oceanicus* (Pennycuick, 1982).

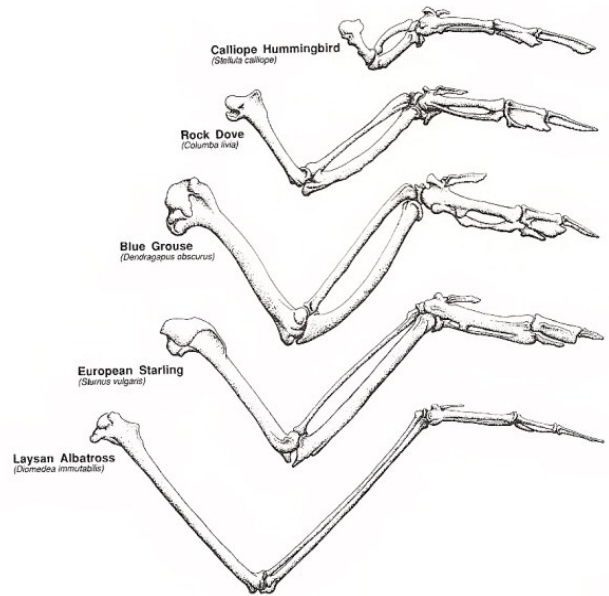


Fig.A3-2 - Structure ostéologique des ailes de cinq groupes d'oiseaux. L'échelle est modifiée de sorte que les carpes-métacarpes (segment distal) soient de même longueur. La singularité des Procellariiformes est ici représentée par l'Albatros de Laysan (*Diomedea immutabilis*) (Dial, 1992)

ANNEXE 4 – CYCLE DE « DYNAMIC SOARING »

Fig.A4-1 - Décomposition du cycle de « dynamic soaring » en 4 phases. (1) ascension au vent, (2) courbe supérieure de transition horizontale de direction (au vent–sous le vent), (3) descente sous le vent et (4) courbe inférieure de transition horizontale de direction (sous le vent–au vent). Le cycle dure 15 secondes et l'oiseau s'élève d'environ 0 à 15 mètres. La direction et le gradient de force du vent sont indiqués par les vecteurs jaunes marqués « wind shear ». (Richardson, 2010)

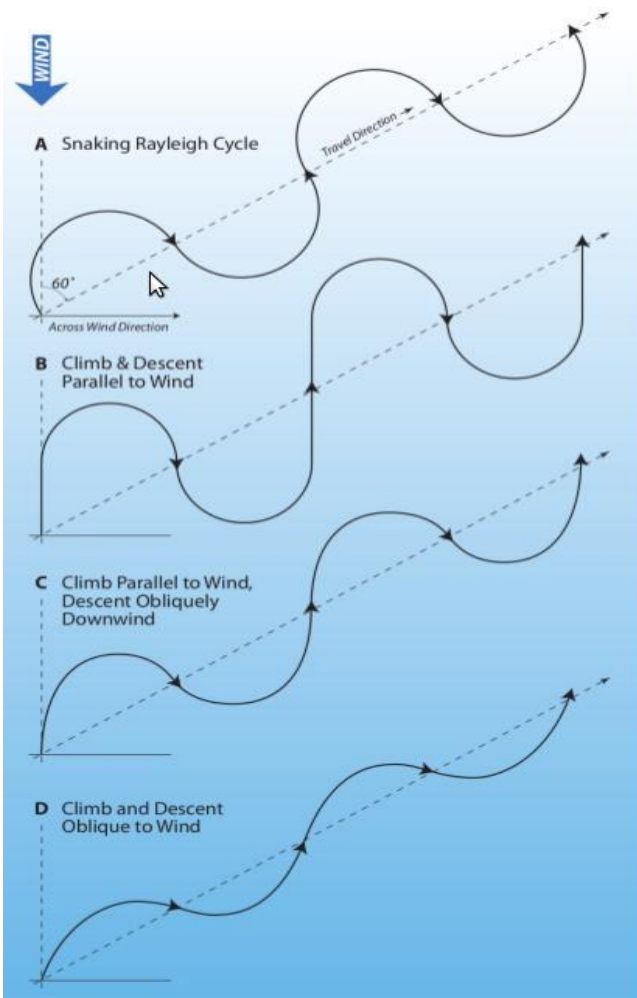
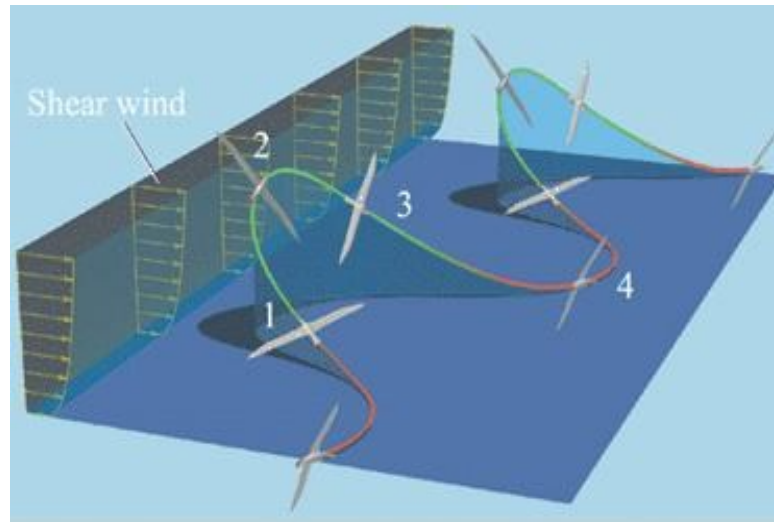


Fig.A4-2 – Styles de progression des albatros par répétition des cycles de dynamic soaring. Les individus progressent à travers le champ de vents en répétant les cycles de dynamic soaring. Plusieurs variantes existent, et concernent principalement les angles des phases d'ascension (1) et de descente (3) par rapport au vent (représenté par la flèche bleue en haut à gauche). (Richardson, 2010)

A. « Cycle de Rayleigh » : ascension oblique par vent tribord, descente oblique vent bâbord.

B. Ascension et descente parallèles au vent.

C. Ascension parallèle au vent, descente oblique par vent arrière.

D. Ascension et descente obliques par vent arrière.

Rappel : Bâbord est le côté gauche d'un navire ou d'un appareil volant (ici l'oiseau), lorsqu'on est placé dans son axe et qu'on regarde vers l'avant. Tribord est le côté droit. (d'après Richardson, 2010)

ANNEXE 5 – PROCEDURES DE STATISTIQUES CIRCULAIRES

Détermination du centre de masse d'un échantillon de mesures angulaires (méthode trigonométrique)

Nous utilisons un système orthonormé d'axes X et Y et d'origine O, dans lequel on considère un échantillon de mesures angulaires. Soit ϕ_i la valeur du $i^{\text{ème}}$ angle observé et e_i le vecteur unitaire correspondant. Soient x_i et y_i les composantes du vecteur e_i .

On a par définition $x_i = \cos(\phi_i)$; $y_i = \sin(\phi_i)$.

Soient X_m et Y_m les composantes du centre de masse. On a

$$X_m = (x_1 + x_2 + \dots + x_n)/n$$

$$Y_m = (y_1 + y_2 + \dots + y_n)/n$$

et la norme du vecteur moyen est $r = \sqrt{(X_m^2 + Y_m^2)}$.

Variance angulaire

L'angle moyen d'un échantillon prélevé sur une distribution unimodale indique une direction préférée, mais il ne contient aucune information sur le regroupement des valeurs de l'échantillon autour de la moyenne. Comme en statistique linéaire, une mesure de dispersion est tout aussi importante en statistique circulaire qu'une mesure d'emplacement. La longueur r du vecteur moyen est également une mesure de dispersion. Nous définissons la quantité

$$s^2 = 2 \cdot (1-r)$$

comme la variance angulaire. Cette quantité est asymptotiquement équivalente à la variance dans les statistiques linéaires. En prenant la racine carrée, on obtient une mesure de dispersion qui est équivalente à l'écart-type dans les statistiques linéaires. Nous appelons s l'écart angulaire moyen, mesuré en radians.

Test de Watson-Williams

Le test de Watson-Williams sert à déterminer si les vecteurs moyens de plusieurs échantillons diffèrent significativement l'un de l'autre. Soient deux échantillons aléatoires indépendants d'observations circulaires, d'effectifs n_1 et n_2 :

$$\phi_1, \phi_2, \dots, \phi_{n_1}; \psi_1, \psi_2, \dots, \psi_{n_2}$$

Pour chaque échantillon, nous calculons les composantes des vecteurs moyens résultants et leurs longueurs:

$$X_1 = \sum \cos(\phi_i); Y_1 = \sum \sin(\phi_i) R_1 = \sqrt{(X_1^2 + Y_1^2)}$$

$$X_2 = \sum \cos(\psi_i); Y_2 = \sum \sin(\psi_i) R_2 = \sqrt{(X_2^2 + Y_2^2)}$$

Les directions des vecteurs résultants sont données par les angles moyens des deux échantillons. Mettons maintenant en commun les deux échantillons : l'échantillon unifié est de taille $n = n_1 + n_2$. Pour l'échantillon unifié, les composantes et la longueur du vecteur moyen sont

$$X = X_1 + X_2 ; Y = Y_1 + Y_2 ; R = \sqrt{X^2 + Y^2}$$

Nous définissons $d = R_1 + R_2 - R$. Plus les vecteurs moyens diffèrent les uns des autres, plus d est grand.

Hypothèses à vérifier:

- Les deux échantillons sont prélevés à partir de populations avec une distribution de von Mises (équivalent circulaire de la distribution normale).
- Le paramètre k de concentration a la même valeur dans chaque population. Ce paramètre est suffisamment grand, soit $k > 2$. Il est déterminé à l'aide d'une table.

Méthode statistique:

$$g = 1 + (3/8k) ; F = g.d.(n-2) / (n-R_1 + R_2)$$

Le niveau critique de F est approximativement égal à $F_{1, n-2}$. Si $F > F_{1, n-2}$, nous concluons que les directions moyennes des deux échantillons sont significativement différentes. Le test de Watson- Williams est puissant et très largement favorisé, bien que comportant des hypothèses assez restrictives.

Mesure de l'association entre deux séries de vecteurs : corrélation vectorielle

La méthode de corrélation vectorielle permet de mesurer le degré d'association entre deux séries indépendantes de vecteurs. Elle a par exemple déjà été employée pour la validation croisée des vents mesurés par des bouées océanographiques avec des vents obtenus par scattérométrie satellitaire, ou pour relier la dispersion de larves de crustacés aux courants marins.

On considère ici deux séries indépendantes de vecteurs à deux dimensions dans un référentiel cartésien, les composantes u et v augmentant respectivement vers la droite (vers l'Est) le long de l'axe x et vers le haut (vers le Nord), le long de l'axe y . La prise en compte de la direction et de la norme des vecteurs dans le calcul de la corrélation globale en fait un outil de choix, très riche contrairement à d'autres méthodes comme la corrélation circulaire, qui ne considère que l'association entre mesures angulaires. Les covariances des deux composantes de chaque vecteur sont considérées et contribuent à la corrélation globale.

Influence des vents océaniques de surface sur les trajets migratoires du Puffin cendré atlantique (*Calonectris diomedea borealis*)

Pierpaolo Brena

Résumé

La migration est définie en biologie du comportement comme le déplacement périodique d'un groupe d'individus entre deux zones distinctes. Elle constitue une adaptation aux fluctuations environnementales qui peuvent se produire à plusieurs échelles de temps. L'expression des programmes génétiques gouvernant la migration peut être régulée par la plasticité comportementale d'un individu confronté à un environnement changeant, ce dernier contribuant à l'évolution des stratégies migratoires. Ici, nous étudions l'influence des conditions de vent local sur les trajets migratoires d'un oiseau pélagique, le Puffin cendré atlantique (*Calonectris diomedea borealis*). Cet oiseau niche sur des îles rocheuses de l'Atlantique Nord et migre à partir de septembre vers des sites d'hivernage répartis dans tout l'Atlantique. Certains individus sont fidèles au même site d'hivernage d'une année sur l'autre tandis que d'autres visitent de manière alternative des sites distants de plusieurs milliers de kilomètres, indépendamment des caractéristiques océanographiques des sites et des paramètres individuels des individus. Nos résultats suggèrent l'existence d'une influence des conditions locales de vent sur les déplacements des Puffins cendrés à deux moments critiques de la migration: le départ de la colonie au début de la migration automnale et l'arrivée des individus dans une zone météorologiquement instable de l'Atlantique Sud. La variabilité observée pourrait être une manifestation de la plasticité comportementale des Puffins cendrés, qui intègrent à la fois les conditions locales de vent dans leurs déplacements (en privilégiant des vents arrière) et la qualité relative des différents sites d'hivernage (en termes d'exposition à des régimes de vents propices au retour à la colonie).

Mots-clefs : migration, plasticité comportementale, statistiques circulaires, déplacements pélagiques, vent, *Calonectris diomedea borealis*, Procellariiformes, GLS, scattérométrie satellitaire.

Influence of ocean surface winds of the migratory paths of the Atlantic Cory's Shearwater (*Calonectris diomedea borealis*)

Pierpaolo Brena

Abstract

In behavioural studies, migration is defined as the periodic displacement of a group of individuals between two distinct areas. It allows the migrants to be adapted to their fluctuant environment at different time scales. The expression of the endogenous genetic programs that drive migration can be regulated by behavioural plasticity when an individual faces rapid changes of environmental factors, these acting in the evolution of migratory strategies. Here, we study the influence of local surface winds on the transoceanic migration of a pelagic bird, the atlantic Cory's Shearwater (*Calonectris diomedea borealis*). This species breeds on rocky islands in the North-eastern Atlantic Ocean during summer, then migrates in September towards wintering grounds that are distributed in the Atlantic. Some individuals show high fidelity to the same wintering ground in successive years whereas others shift between hemispheres and across ocean basins. This behaviour has not been explained by individual parameters (such as weight, age or reproductive status), nor by the oceanographic parameters of the wintering grounds (sea-surface temperature and productivity). Our results suggest that local wind conditions influence the orientation of Cory's Shearwaters at two critical moments in their migration: the departure from the colony and the crossing of a meteorologically unstable region in the southern Atlantic Ocean. The observed variability could be considered as behavioural plasticity shown by the migrating birds, who adapt their displacement by integrating both local wind conditions and the relative quality of wintering grounds.

Key words : migration, behavioral plasticity, circular statistics, pelagic displacements, wind, *Calonectris diomedea borealis*, Procellariiforms, Global Location Sensing, scatterometry.