



**VARIATION DU SUCCÈS DE REPRODUCTION CHEZ LE FOU DE BASSAN
ET COÛTS PHYSIOLOGIQUES ASSOCIÉS : L'IMPORTANCE DE LA
FLEXIBILITÉ PHÉNOTYPIQUE**

Thèse présentée

dans le cadre du doctorat en biologie extensionné

de l'Université du Québec à Montréal

en vue de l'obtention du grade Philosophiæ doctor (Ph. D)

PAR

@DAVID PELLETIER

AOÛT 2023

Composition du jury :

M. Denis Réale, président du jury, Université du Québec à Montréal

M. Magella Guillemette, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

M. Frédéric Angelier, évaluateur externe, Centre national de la recherche scientifique, Université La
Rochelle, Centre d'études biologiques de Chizé

Mme Céline Audet, évaluatrice interne, Université du Québec à Rimouski, Institut des sciences de la mer

Dépôt initial le 12 décembre 2022

Dépôt final le 23 août 2023

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont elle possède un exemplaire.

REMERCIEMENTS

Merci tout d'abord à Magella, mon superviseur, mon collègue, mon ami, la personne qui m'a initié il y a 20 ans au monde de l'ornithologie marine et de la recherche. Merci d'avoir supervisé mon projet de « fous »!

Merci à mon amoureuse Maude et à mes enfants, Soleil-Anne, Maxence et Raphaëlle, qui m'ont permis de faire ce retour tardif aux études. Leur ouverture, leur patience et leur appui m'ont aidé à traverser ce long périple.

Merci à Pierre Blier qui a été une source d'inspiration importante dans ma vision du projet. Merci de m'avoir accueilli dans son laboratoire et d'avoir pu y passer des heures et des heures à analyser mes échantillons.

Merci à France Dufresne de m'avoir permis d'utiliser son laboratoire et de « squatter » dans son congélateur. Sans ça, je me demande bien où j'aurais mis mes milliers de microtubes!

Merci à François Vézina qui a été également une source d'inspiration importante. Son regard critique et constructif m'a aidé à mettre en évidence les aspects importants de mes résultats. Merci également de m'avoir permis de travailler dans ton laboratoire.

Merci à Frédérique Paquin qui a m'a aidé à mettre au point la méthode de mesure de la longueur des télomères. Merci à Geneviève Côté, Jean-Michel Martin et Marie-Ève Labonté-Dupras pour la détermination du sexe des individus. Merci à Felix Christen, Véronique Desrosiers, Amélie Saint-Pierre, Bernard-Antonin Dupont Cyr, Sarah-Béatrice Bernier et Emmanuelle Vandermeeren pour leur aide, leurs conseils et leur présence dans le laboratoire de Pierre ou de France. Sans eux, je n'aurais pas pu si aisément effectuer toutes mes analyses avec les différents appareils des laboratoires.

Merci à Liette Régimbald de m'avoir formé pour les prélèvements sanguins. Sa générosité, sa patience et son aide m'ont permis de réussir à prélever les centaines d'échantillons sanguins nécessaires à mon projet.

Merci à Emily Cornelius Ruhs de m'avoir formé en hématologie pour reconnaître les différents types de globules blancs présents chez les oiseaux.

Merci à Lyette Hachey du Cégep de Rimouski pour m'avoir enseigné la coloration des frottis sanguins.

Merci à tou-te-s les assistant-e-s de terrain qui ont travaillé à la colonie depuis 2011. Merci à Mélanie Laflèche, Catherine Ayotte, Isabeau Pratte, Laurie Maynard, Sarah Wing, Yannick Seyer, Dévrig Bouillet, Félix Larochelle, Olivier Buteau, Gabrielle Thérout-Loiselle, Catherine Gloutnez, Sandrine Gingras, Jolanie Roy, Safouane Khamassi, Jeanne Bouchard, Selma Elfassi-Fihri, Marie-Anne Robitaille, Richard Gravel, Roxanne Turgeon, Camille Novales, Andréa Lévesque, Laurence Gagnon, Marie-Ève Labonté Dupras, Catherine Destrempe, Catherine Bouchard et Fanny May Couture-Charron. Ces personnes ont été essentielles pour acquérir les données de suivi annuel de la population et pour effectuer les captures, mais elles ont également contribué à rendre mes séances de terrain tellement agréables et enrichissantes. Ça a été un vrai plaisir de travailler avec toutes ces personnes!

Merci à tou-te-s les étudiant-e-s en sciences de la nature, au baccalauréat en biologie ou au DESS qui ont réalisé des travaux d'initiation ou d'introduction à la recherche en utilisant les données récoltées dans mon projet doctoral. Merci à Salomé Bonnefoi, Gabrielle Robineau-Charrette, Noémie Martin-Chouinard, Maude Valois-Bérubé, Rosalie Allard, Marie-Élizabeth Coulombe, Catherine Gagnon, Laurence Landry, Rosalie Morin-Nadeau, Ji Woo Park, Emma Côté, Lydiane Parent, Sandrine St-Pierre-Lepage, Isabelle Demalsy, Alexia Tremblay, Laury-Ann Dumoulin, Angéline Robichaud, Vincent Benjamin, Josiane Lavoie-Bélanger, Laura Levesque Arsenault, Zoé Fournier, Juliette Deschenaux, Carole-Anne Michaud, Rosalie Pedneault, Gabrielle Pellerin, Andra Florea et Katherine Poisson. En explorant certaines pistes ou en testant certaines hypothèses de recherche avec eux, j'ai pu préciser l'orientation de mon projet de thèse.

Merci également à ma collègue du Laboratoire d'ornithologie marine de Rimouski, Pauline Martigny, pour toutes les discussions constructives.

Merci à la subvention CRSNG – Découverte obtenue par Magella Guillemette qui a permis de financer une partie des dépenses liées au terrain et au salaire des assistant-e-s de terrain.

Merci à Rémi Plourde et aux employé-e-s du Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé de m'avoir si bien accueilli à chaque année sur cette magnifique île. Merci à Thomas, Catherine, Lyne, Virginie, les deux Suzanne, Jacques et Stéphanie d'avoir agrémente mes séjours par leurs sourires et nos discussions. Merci aussi à tous les naturalistes stagiaires que j'ai côtoyés avec qui j'ai passé de belles soirées au Pub de Pit Caribou ou à la maison des naturalistes.

Merci à toutes les personnes qui m'ont partagé des données et octroyé du financement pour avancer certaines analyses au sein du ministère Environnement et Changement climatique Canada et Pêches et Océans Canada. Merci à Jean-François Rail, François Bolduc, François Grégoire, Andrew Smith, Thomas Doniol-Valcroze, Stéphane Plourde et Elisabeth Van Beveren.

Merci au groupe de recherche sur les environnements nordiques BORÉAS pour m'avoir octroyé une subvention afin de développer le protocole de mesure des télomères en qPCR.

Merci à François Criscuolo, Cécile Ribout et Sandrine Zahn de l'Institut Pluridisciplinaire Hubert CURIEN (IPHC) du Centre national de la recherche scientifique en France et de l'Université de Strasbourg, ainsi qu'à Thomas Zgirski, pour leurs précieux conseils quant au développement de la mesure de la longueur des télomères.

Merci à mes collègues du département de biologie au Cégep de Rimouski qui m'ont appuyé dans les démarches de retour aux études. Merci à Catherine, Martin, Louise, Sarah, Anne, les deux David et Jacob.

Cette thèse n'aurait également pas été possible sans la bourse Alexander-Graham-Bell du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, la bourse d'excellence en recherche de la Fondation de l'Université du Québec à Rimouski ainsi que le fonds de perfectionnement du Cégep de Rimouski.

Merci sincère et profond au travail d'Alexandra Assanovna Elbakyan qui m'a permis d'accéder facilement à toute la littérature scientifique publiée sur la planète. Elle m'a sauvé des heures de recherche!

Finalement, un grand merci à tous ces fous que j'ai côtoyés, capturés, mesurés, manipulés, équipés d'appareils et qui m'ont donné un peu de leur sang, de leurs plumes et de leur repas.

DÉDICACE

À tous les fous et moins fous qui m'ont accompagné et aidé
pendant toutes ces dernières années.

Qui a dit que c'étaient juste les fous qui ne changeaient pas
d'idées...?

AVANT-PROPOS

L'idée générale de ma thèse s'est développée au cours de mon travail de chercheur collégial financé par le Fonds de recherche du Québec – Nature et technologie entre 2011 et 2016. Dans le cadre des recherches réalisées au Laboratoire d'ornithologie marine de Rimouski (LOMR) en collaboration avec Magella Guillemette, de nombreux projets d'initiation à la recherche ont été développés avec des étudiant-e-s de sciences de la nature au Cégep de Rimouski. Ces projets avaient pour but de leur faire vivre une démarche complète de recherche (de la collecte de données à la communication scientifique écrite et orale), mais en adaptant les exigences pour le niveau collégial. Grâce au travail de ces étudiant-e-s et à la suite de discussions passionnantes avec Magella Guillemette, de nombreux questionnements ont émergé pour tenter de comprendre les difficultés de reproduction vécues par le fou de Bassan ces dernières années. Pour tenter d'y répondre, j'ai pris la décision de m'inscrire au doctorat afin de comprendre les causes du faible taux de reproduction de cette espèce dans le golfe du Saint-Laurent depuis 2010 et d'explorer les réponses comportementales et physiologiques de cette espèce faisant face aux changements globaux se déroulant actuellement dans l'écosystème marin. Considérant que les oiseaux marins subissent actuellement un déclin important (Palczny *et al.*, 2015), même si les populations nichant dans l'est du Canada sont actuellement stables, j'ai pensé qu'il était important de s'attarder à cette problématique afin de mettre en lumière les causes pouvant mener potentiellement à une chute de la population de fous de Bassan. Le cadre théorique proposé a été d'approfondir la problématique selon différents niveaux hiérarchiques du vivant (selon différentes sous-disciplines de la biologie) en allant de l'écosystème (écologie), à la population (biologie des populations), à l'organisme (comportement animal), à la cellule (hématologie) jusqu'au niveau biochimique (biomarqueurs sanguins : statut nutritionnel, stress oxydant, dynamique télomérique).

Toutefois, partant du principe que les fous de Bassan sont des monogames sociaux, lors de ma proposition de recherche, l'idée était de comparer les couples de meilleurs reproducteurs avec les couples de moins bons reproducteurs afin de mettre en lumière les caractéristiques comportementales et physiologiques expliquant leur résilience ou leur vulnérabilité face aux changements globaux. En explorant en profondeur les bases de données des premières années, et en ayant de la difficulté à suivre des couples sur plusieurs années en raison des changements de partenaires variables et importants, il a fallu que je change l'unité d'échantillonnage de mon étude : du couple vers l'individu.

Considérant l'étendue du territoire occupé par les fous de Bassan, de leur capacité migratoire et du concept des effets reportés, j'ai donc tenté de trouver des pistes explicatives en étudiant tout d'abord les effets de l'hivernage et des migrations sur la reproduction (le premier article présent dans le chapitre 2). Je me suis ensuite concentré sur la période de reproduction pour mettre en évidence les causes potentielles en cours pendant la période de reproduction. En parallèle avec ma thèse, j'ai collaboré à la rédaction d'un article portant sur les liens entre le succès de reproduction du fou de Bassan et de l'abondance du maquereau (Guillemette *et al.*, 2018). J'ai ensuite poussé l'analyse en ajoutant la seconde espèce préférée du fou de Bassan, le hareng atlantique, dans l'analyse ainsi que la variabilité du régime alimentaire et le changement de partenaires (*divorce*) comme exemples de flexibilité comportementale pour augmenter le succès de reproduction (le deuxième article présent dans le chapitre 3). Le chapitre suivant a mis en évidence les liens entre le divorce, le comportement alimentaire, l'effort parental et le stress (nutritionnel et oxydant) (le troisième article présent dans le chapitre 4). Dans le dernier chapitre, il a été proposé d'évaluer l'impact des conditions environnementales et du divorce sur la santé des individus en combinant différents biomarqueurs sanguins dont des marqueurs de stress oxydant et de la dynamique télomérique (le quatrième article présent dans le chapitre 5).

Réaliser cette thèse a demandé un travail monumental et un financement important considérant l'approche multidisciplinaire ainsi que le grand nombre de biomarqueurs sanguins mesurés. Pour y arriver, j'ai réussi à trouver de précieux collaborateurs pour chacune des étapes. J'ai eu la chance de travailler avec Magella Guillemette, Stephan Garthe, Richard Philips et Yannick Seyer, tous quatre experts de l'écologie des oiseaux marins et des effets reportés (chapitre 2). Dans le troisième chapitre, j'ai eu la chance d'avoir des commentaires fort constructifs d'André Desrochers, écologiste spécialisé entre autres dans la reproduction et le comportement des oiseaux. Pour les deux chapitres suivants, j'ai pu m'entourer d'une solide expertise dans les domaines de la physiologie aviaire (avec François Vézina), du stress oxydant et des profils lipidiques (avec Pierre Blier et Felix Christen) et de la génétique (avec France Dufresne et Frédérique Paquin). C'est sans compter également sur l'aide incommensurable de Véronique Desrosiers pour le développement et l'adaptation de nombreux protocoles de laboratoires, de Liette Régimbald grâce à qui j'ai pu acquérir les compétences pour les prélèvements sanguins et l'analyse du statut nutritionnel, ainsi qu'Emily Cornelius et Lyette Hachey avec qui j'ai appris à distinguer les globules sanguins chez les oiseaux. Je suis fier d'avoir réussi à mesurer moi-même plus d'une vingtaine de biomarqueurs sanguins dans les laboratoires de l'Université du Québec à Rimouski (UQAR) ou du Cégep de Rimouski. Je suis très reconnaissant de l'accueil que les Dr Blier, Dufresne et Vézina à l'UQAR ainsi que le département de

Technologie d'analyses biomédicales au Cégep de Rimouski m'ont fait afin que je puisse travailler dans leurs laboratoires. Réaliser ces analyses et acheter les appareils de suivi (géolocateurs et GPS) a également demandé un financement très important en provenance du Fonds de recherche du Québec – Nature et technologie, du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, du ministère Environnement et Changement climatique Canada et de BORÉAS-UQAR.

À aucun moment, je n'ai regretté d'avoir décidé de faire un doctorat à mon âge (j'ai débuté à temps partiel à 39 ans en 2016), mais j'ai quand même dû relever des défis importants pour y arriver. Tout d'abord, j'ai toujours continué à travailler comme enseignant et chercheur au cégep (entre 40% et 100% de tâches) sauf à l'hiver 2021 pendant lequel j'ai pris congé pour terminer mes analyses sanguines et pour avancer la rédaction de mes articles. J'ai également participé pendant mes études doctorales à un autre projet de recherche comme co-chercheur (financé par Odyssee Saint-Laurent), j'ai dirigé deux autres projets de recherche collégiaux (financés par le Programme d'aide à la recherche et au transfert du ministère de l'Enseignement supérieur et en collaboration avec le Centre de développement et de recherche en intelligence numérique du Cégep de Matane) et j'ai développé un projet d'initiation à la recherche et en éthique en milieu tropical en sciences de la nature (qui ne faisait pas partie de ma tâche d'enseignant). Je suis également père de trois enfants qui avaient 5, 7 et 11 ans lorsque j'ai débuté. Il a donc fallu que j'arrive à concilier famille, travail et études pendant ces dernières années (avec bien sûr l'aide immense de mon extraordinaire conjointe). Par ailleurs, la pandémie de COVID 19 a retardé mes analyses en laboratoire et il a fallu que je décale les analyses statistiques ainsi que la rédaction des deux derniers articles, ce qui a prolongé indûment ma thèse de quelques mois. Malgré tout, j'ai énormément appris à différents niveaux et je suis extrêmement fier des résultats que je présente dans cette thèse.

Ma thèse se compose de six sections incluant une introduction et une conclusion générale, rédigées en français, et de quatre chapitres centraux présentés sous forme d'articles scientifiques révisés par les pairs et rédigés en anglais. L'introduction présente une revue de littérature sur l'état des connaissances actuelles des principales thématiques abordées dans cette thèse et présente les objectifs de recherche de chaque chapitre. Les chapitres 2, 3 et 4 sont publiés et la version présentée dans la thèse est identique à la version publiée. Le chapitre 5 a été soumis à un numéro spécial de *PeerJ – Life and Environment* (article actuellement en révision). Le plan sommaire de la thèse est résumé dans la **figure avant-propos 1**.

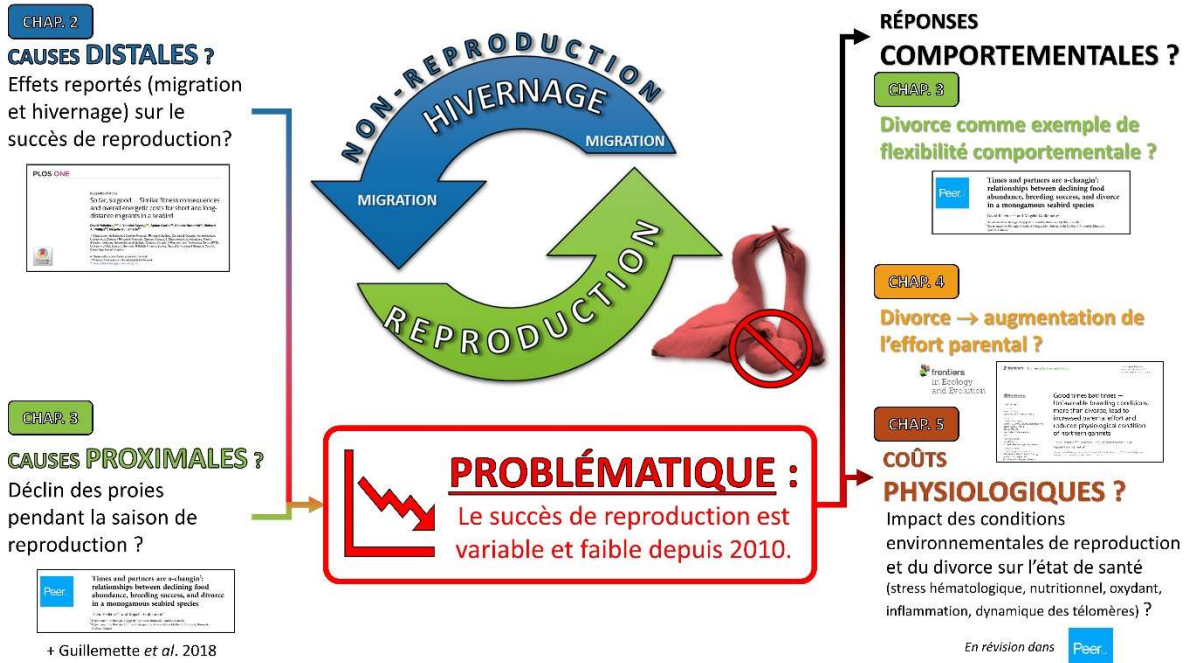


Figure avant-propos 1. Plan sommaire de la thèse doctorale de David Pelletier.

Pour chacun des articles, en tant que premier auteur, j'ai dirigé toutes les étapes de la conception des objectifs jusqu'à la publication en passant par la collecte des données sur le terrain et en laboratoire, les analyses statistiques et l'écriture des textes. Mon directeur de recherche, Magella Guillemette, a étroitement collaboré à chacune de ces étapes. Les autres coauteurs (Stephan Garthe, Richard A. Philips, Yannick Seyer, Salomé Bonnefoi, Pierre Blier, François Vézina, Felix Christen, France Dufresne, Frédérique Paquin) ont participé aux échanges pour élaborer le contenu des différents articles, approfondir l'interprétation des résultats, peaufiner la rédaction et parfois aider à l'analyse en laboratoire ou aux analyses statistiques.

La collecte de données sur le terrain dans le Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé a été réalisée entre 2009 et 2019 par de très nombreuses personnes mentionnées dans la section remerciements. Les analyses de laboratoire ont été réalisées à Rimouski (UQAR et Cégep de Rimouski) entre 2017 et 2021.

Le **chapitre 2** intitulé « **So far, so good... Similar fitness consequences and overall energetic costs for short and long-distance migrants in a seabird** » a été révisé par les pairs et publié le 16 mars 2020 dans la revue *PLoS ONE* (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230262>). Yannick Seyer (Université Laval) et Magella Guillemette sont les principaux coauteurs de ce chapitre. Salomé Bonnefoi (UQAR), Richard A. Phillips (British Antarctic Survey) et Stephan Garthe (University of Kiel) ont contribué également à titre de coauteurs.

Le **chapitre 3** intitulé « **Times and partners are a-changin': relationships between declining food abundance, breeding success, and divorce in a monogamous seabird species** » a été révisé par les pairs et publié le 8 avril 2022 dans la revue *PeerJ* (<https://doi.org/10.7717/peerj.13073>). Magella Guillemette est le seul autre coauteur.

Le **chapitre 4** intitulé « **Good times bad times — Unfavorable breeding conditions and divorce lead to increased parental effort and reduced physiological condition of northern gannets** » a été révisé par les pairs et publié le 9 mars 2023 dans la revue *Frontiers – Ecology and evolution* (<https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1108293>). Magella Guillemette est le principal coauteur de ce chapitre. Pierre Blier (UQAR) et François Vézina (UQAR) ont contribué également à titre de coauteurs.

Le **chapitre 5** intitulé « **Under pressure — A longitudinal, multi-year, multi-criteria approach to assessing the physiological status of a seabird species reveals links between reproductive conditions, divorce, oxidative stress and telomere dynamics** » a été soumis à un numéro spécial de la revue *PeerJ*. L'article est actuellement en révision. Magella Guillemette est le principal coauteur de ce chapitre. Pierre Blier (UQAR), François Vézina (UQAR), France Dufresne (UQAR), Felix Christen (UQAR) et Frédérique Paquin (UQAR) ont contribué également à titre de coauteurs.

Pendant mon doctorat, j'ai également contribué de manière significative à la rédaction de cinq autres articles révisés par les pairs à titre de coauteur. Les références pour ces publications sont :

Champoux, L., et al. (2020). "An investigation of physiological effects of the Deepwater Horizon oil spill on a long-distance migratory seabird, the northern gannet." *Mar Pollut Bull* **153**: 110953.
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.110953>

Guillemette, M., et al. (2016). "Does hyperthermia constrain flight duration in a short-distance migrant?" *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **371**(1704). <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0386>

Guillemette, M., et al. (2017). "It Takes Time to Be Cool: On the Relationship between Hyperthermia and Body Cooling in a Migrating Seaduck." *Front Physiol* **8**: 532. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00532>

Guillemette, M., et al. (2018). "Breeding failure of seabirds in relation to fish depletion: is there a single threshold of food abundance?" *Marine Ecology Progress Series* **587**: 235-245.
<https://doi.org/10.3354/meps12442>

Guillemette, M. and D. Pelletier (2022). "Egg-laying increases body temperature to an annual maximum in a wild bird." *Sci Rep* **12**(1681): 1-11. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-05516-0>

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	i
DÉDICACE	v
AVANT-PROPOS.....	vii
TABLE DES MATIÈRES	xiii
LISTE DES FIGURES.....	xix
LISTE DES TABLEAUX	xxiii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xxv
LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS	xxvii
RÉSUMÉ.....	xxix
ABSTRACT	xxx
CHAPITRE 1 – INTRODUCTION	1
1.1 Cadre théorique	3
1.1.1 Changements globaux dans les écosystèmes marins	3
1.1.1.1 Impact des changements climatiques	3
1.1.1.2 Impact des pêcheries commerciales.....	3
1.1.2 Théorie des histoires de vie, performance individuelle et flexibilité comportementale	5
1.1.3 Cycle annuel et effets reportés.....	7
1.1.4 Reproduction	8
1.1.4.1 Coût de la reproduction et succès de reproduction	8
1.1.4.2 Partage des tâches dans les couples monogames.....	11
1.1.4.3 Divorce.....	12
1.1.5 Réponses des oiseaux marins aux changements globaux	13
1.1.5.1 Réponse des populations.....	13
1.1.5.2 Réponses comportementales	15
1.1.5.3 Réponses physiologiques et stress	18
1.1.5.3.1 Concept de stress.....	18
1.1.5.3.2 Réponses physiologiques.....	19
1.1.5.3.3 Réponses hormonales	21
1.1.5.3.4 Stress oxydant.....	23
1.1.5.3.5 Dynamique télomérique.....	27
1.2 Modèle d'étude.....	29
1.2.1 Le fou de Bassan	29
1.2.2 Reproduction du fou de Bassan.....	29
1.2.3 Régime et quête alimentaires.....	30

1.2.4	Avantages de cette espèce modèle	32
1.3	Problématique, objectifs, hypothèses et prédictions de l'étude.....	33
1.4	Méthodologie générale.....	41
1.4.1	Aire d'étude	42
1.4.2	Mesure des déplacements et évaluation des activités et de l'énergétique en dehors de la période de reproduction	44
1.4.3	Estimation de l'abondance des proies du fou de Bassan dans le golfe du Saint-Laurent	46
1.4.4	Mesure du succès de reproduction et du statut des partenaires	48
1.4.5	Détermination du sexe des individus.....	51
1.4.6	Mesure des déplacements en mer pendant la période de reproduction	52
1.4.7	Prélèvements sanguins	53
1.4.8	Évaluation des indices hématologiques de stress	56
1.4.9	Évaluation du statut nutritionnel et des dommages musculaires.....	57
1.4.10	Évaluation du stress oxydant et inflammation	58
1.4.11	Évaluation de la dynamique télomérique.....	60
1.5	Le plan de la thèse	63
CHAPITRE 2 So far, so good... Similar fitness consequences and overall energetic costs for short and long-distance migrants in a seabird.....		65
2.1	Résumé.....	67
2.2	Abstract.....	68
2.3	Introduction	69
2.4	Materials and Methods.....	70
2.4.1	Study site and fieldwork	70
2.4.2	Global Location Sensor (or GLS) loggers	71
2.4.3	Data analysis	71
2.4.3.1	Survival.....	71
2.4.3.2	Phenology and hatching success	73
2.4.3.3	Geolocation.....	75
2.4.3.4	At-sea activity (wet/dry) and sea surface temperature	76
2.4.3.5	Energetics.....	76
2.4.3.6	Statistical analysis	77
2.5	Results.....	79
2.5.1	Survival.....	80
2.5.2	Phenology and hatching success	80
2.5.3	Non-breeding period and flight behaviour	84
2.5.4	Sea surface temperature	84
2.5.5	Energetics.....	84
2.6	Discussion.....	90
2.6.1	GLS loggers, migration strategies and wintering areas	90
2.6.2	Survival.....	91
2.6.3	Phenology and hatching success	91
2.6.4	Flight, thermoregulation and energy expenditure	92

2.7	Conclusion	94
2.8	Authors' contribution.....	95
2.9	Acknowledgements.....	95
CHAPITRE 3 Times and partners are a-changin': relationships between declining food abundance, breeding success, and divorce in a monogamous seabird species		97
3.1	Résumé.....	99
3.2	Abstract.....	100
3.3	Introduction	101
3.4	Materials and Methods.....	104
3.4.1	Study site and fieldwork	104
3.4.2	Sex determination.....	105
3.4.3	Mackerel and herring biomass	106
3.4.3.1	Atlantic mackerel	106
3.4.3.2	Atlantic herring	106
3.4.4	Quantification of diet, breeding success and divorce.....	107
3.4.5	Statistical analyses	108
3.4.5.1	Relationships between prey biomass and breeding success.....	108
3.4.5.2	Relationships between diet and breeding success.....	109
3.4.5.3	Granger-causality between breeding success and divorce rate.....	109
3.4.5.4	Annual differences in divorce rate.....	110
3.4.5.5	Differences in breeding success.....	110
3.5	Results.....	111
3.5.1	Prey biomass in marine ecosystem and breeding success	112
3.5.2	Diet of gannets and breeding success	113
3.5.3	Breeding success and divorce rate	115
3.5.4	Annual differences in divorce rate.....	116
3.5.5	Partnership status and breeding success.....	117
3.6	Discussion.....	119
3.7	Acknowledgements.....	123
3.8	Additional information and declarations.....	124
3.8.1	Funding	124
3.8.2	Grant Disclosures	124
3.8.3	Competing Interests.....	124
3.8.4	Author Contributions	125
3.8.5	Animal Ethics.....	125
3.8.6	Field Study Permissions	125
3.8.7	Data Availability	125
3.8.8	Supplemental Information.....	125

CHAPITRE 4 Good times bad times – Unfavorable breeding conditions and divorce lead to increased parental effort and reduced physiological condition of northern gannets	127
4.1 Résumé.....	129
4.2 Abstract.....	130
4.3 Introduction	131
4.4 Methods.....	134
4.4.1 Study site.....	134
4.4.2 Fieldwork, GPS loggers and sex determination	134
4.4.3 Blood analysis	135
4.4.3.1 Nutritional status and muscle damage.....	135
4.4.3.2 Oxidative stress.....	136
4.4.4 Data analysis	137
4.4.4.1 Partnership status.....	137
4.4.4.2 GPS.....	137
4.4.4.3 Statistical analysis	138
4.5 Results.....	139
4.5.1 Foraging effort	140
4.5.2 Body mass	143
4.5.3 Nutritional status and muscle damage.....	145
4.5.4 Oxidative stress.....	145
4.6 Discussion.....	148
4.6.1 Behavioral flexibility, partnership status and parental effort	148
4.6.2 Physiological condition	150
4.6.2.1 Nutritional status and muscle damage.....	150
4.6.2.2 Oxidative stress.....	151
4.7 Conclusion	152
4.8 Conflict of interest.....	153
4.9 Ethics statement	153
4.10 Author contributions.....	153
4.11 Funding.....	153
4.12 Acknowledgments.....	154
4.13 Supplementary material	154
4.14 Data availability statement	154

CHAPITRE 5 Under pressure – Exploring partner changes, physiological responses, and telomere dynamics in northern gannets across varying breeding seasons.....	155
5.1 Résumé.....	157
5.2 Abstract.....	158
5.3 Introduction	159
5.4 Material and methods.....	161
5.4.1 Study site and species.....	161
5.4.2 Fieldwork.....	162
5.4.3 Telomere length.....	162
5.4.4 Oxidative stress and inflammation	162
5.4.5 Hematological biomarkers.....	164
5.4.6 Nutritional status and muscle damage	165
5.4.7 Data analysis	166
5.4.7.1 Partnership status.....	166
5.4.7.2 Statistical analysis	166
5.5 Results.....	168
5.5.1 Telomere length.....	168
5.5.2 Oxidative stress and inflammation	168
5.5.3 Body mass	169
5.5.4 Hematology.....	170
5.5.5 Nutritional status and muscle damage	170
5.6 Discussion.....	177
5.6.1 Behavioral flexibility through partnership status	177
5.6.2 Telomeres and reproduction costs	177
5.6.3 Physiological status.....	178
5.7 Conclusions	182
5.8 Author contributions.....	182
5.9 Acknowledgments.....	183
5.10 Conflict of interest.....	183
5.11 Data availability statement	183
CHAPITRE 6 – CONCLUSION	185
6.1 Retour sur le but, les objectifs et les résultats saillants.....	187
6.2 Originalité et pertinence de l'étude.....	193
6.3 Limites de l'étude.....	197
6.4 Perspectives de recherche	199

ANNEXE A Théories et modèles décrivant la relation entre les populations de proies et de prédateurs ainsi que la réponse des prédateurs aux variations d'abondance de proies.....	217
ANNEXE B Résumé des méthodes qui peuvent être utilisées pour évaluer le dommage oxydant chez un animal à partir de différents types de matrice biologique.....	219
ANNEXE C Résumé des méthodes qui peuvent être utilisées pour évaluer la capacité antioxydante d'un animal à partir de différents types de matrice biologique.....	221
ANNEXE D Visualisation of cross-correlation analyses between reproductive success and partnership status of northern gannets and biomass of Atlantic mackerel and Atlantic herring.	222
ANNEXE E – TABLE S1 – Sommaire des résultats transversaux (chapitre 4).....	223
ANNEXE F – TABLE S1 – Sommaire des modèles linéaires mixtes sélectionnés (chapitre 5).....	225
ANNEXE G – TABLE S2 – Sommaire des résultats longitudinaux (chapitre 5).....	229
ANNEXE H – TABLE S3 – Analyses descriptives des données du chapitre 5.....	231
RÉFÉRENCES	235

LISTE DES FIGURES

Figure 1-1 Fusion schématisée de la théorie des histoires de vie (Stearns, 1992) et du concept de performance individuelle (Arnold, 1983) inspirée d'une figure de Jeschke (2007) et Lailvaux et Husak (2014).....	5
Figure 1-2 Relations théoriques prédites par Cairns (1987, 1992) entre les paramètres biologiques liés aux oiseaux marins (au niveau de la population et du comportement) et l'abondance ainsi que la disponibilité de leurs proies.	14
Figure 1-3 Réponse fonctionnelle d'un prédateur à la densité de proies disponibles dans laquelle il existe un seuil critique de proies en deçà duquel la mortalité adulte est fortement probable (zone rouge), un autre seuil en bas duquel le succès de reproduction est compromis (zone orange) et un autre en bas duquel le prédateur doit modifier son comportement afin d'ingérer une quantité de proies profitables suffisante (zone jaune).....	16
Figure 1-4 Changement séquentiel théorique de la concentration en glucose, bêta-hydroxybutyrate, triglycérides, acide urique et urée en fonction de la durée d'un jeûne ainsi que la diminution journalière de masse	20
Figure 1-5 Représentation schématique et simplifiée des interactions moléculaires entre les molécules antioxydantes (EN VERT) et quelques-uns des biomarqueurs les plus communs du dommage oxydant (EN ROUGE).	23
Figure 1-6 La capacité antioxydante d'un animal peut être illustrée comme un filtre qui intercepte les dérivés réactifs de l'oxygène (DRO) produits par différents facteurs de stress.....	26
Figure 1-7 Photos de fous de Bassan (<i>Morus bassanus</i>) prises sur l'île Bonaventure située dans le Parc national de l'île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé.	29
Figure 1-8 Suivi quotidien de la reproduction des fous de Bassan dans le Parc national de l'île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé.	32
Figure 1-9 Schématisation de la méthodologie des quatre articles de la thèse.	41
Figure 1-10 Aire d'étude : a) golfe du Saint-Laurent (région mauve sur la carte) (modifiée de DFO, 2016) et b) île Bonaventure dans le Parc national de l'île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé.	42
Figure 1-11 a) Géolocateur (GLS) MK-15 du British Antarctic Survey, b) GLS attaché à la bague métallique (les extrémités sont coupées avant de relâcher l'oiseau) et c) vue d'un fou de Bassan suivi dans la colonie (l'encadré rouge met en lumière la position du GLS)	45
Figure 1-12 Principales proies du fou de Bassan dans le golfe du Saint-Laurent, Canada.....	46
Figure 1-13 Divisions et subdivisions établies selon la convention de l'Organisation des pêches de l'Atlantique nord-ouest (OPANO).	47

Figure 1-14 Suivi annuel réalisé de la survie, de la phénologie et de la reproduction des fous de Bassan nichant à la colonie du Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé : a) suivi quotidien de la reproduction par David Pelletier, b) photo avec marques et indices pour reconnaître les nids, c) carte des nids dans un des secteurs (avec données de succès de reproduction pluriannuel), d) feuille de terrain pour la capture des adultes	49
Figure 1-15 Étapes réalisées lors de la capture de chacun des fous de Bassan étudié dans les chapitres 4 et 5 de la thèse: a) préparation, b) capture avec la perche, c) réception par les assistantes de terrain, d) baguage, mesure du tarse, de la demi-envergure et pesée, e) prélèvement sanguin sur la veine métatarsienne, f) fixation du GPS sur la queue et g) relâchement dans la colonie, près du nid.	50
Figure 1-16 a) Prélèvement de 4 tectrices afin d'extraire l'ADN des cellules épithéliales présentes dans le bout des plumes. b) Migration des allèles de gène CHD obtenue par électrophorèse sur gel d'agarose avec le colorant GelRed (deux barres correspondent aux femelles et une barre, aux mâles).	51
Figure 1-17 Emballage des GPS : a) iGotU GT-120 emballé sous vide et b) CatLog Gen 2 emballé dans du tube plastique thermorétractable.....	53
Figure 1-18 Prélèvements sanguins et préparation des aliquots sur le terrain: a) matériel complet nécessaire pour la capture, b) matériel pour les prélèvements sanguins, c) matériel de laboratoire nécessaire pour la préparation des aliquots et des mesures hématologiques et d) centrifugeuses et blocs d'alimentation.	54
Figure 1-19 L'ensemble des biomarqueurs sanguins mesurés dans la thèse pour : a) l'hématologie (ratio hétérophiles/lymphocytes [HL], hémocrite (HCT), HCT contrôlé pour la concentration plasmatique en protéines [HCT/TP]); b) le statut nutritionnel (concentrations plasmatiques en triglycérides [TRIG], en protéines [TP], en acide urique [URIC], en bêta-hydroxybutyrate [BHB], en albumine [ALB] et en globulines [GLOB], et l'activité plasmatique de la créatine kinase [CK]); c) le stress oxydant (concentrations plasmatiques en substances réactives à l'acide thiobarbiturique divisée par TRIG [TBARSt] et en 8-hydroxyguanosine [8-OHdG], la capacité oxydante totale [TAC] et l'indice de peroxydation des lipides dans le plasma [PI _p] et dans les cellules sanguines [PI _c]; d) la dynamique télomérique (longueur relative des télomères [rTL] et le taux de changement annuel des télomères [TROC]).....	55
Figure 1-20 Identification des leucocytes de fou de Bassan à partir d'un frottis sanguin préparé avec la coloration modifiée de Wright-Giemsa à un grossissement 400 X	56
Figure 2-1 Example of long-term monitoring of daily activity patterns and temperature recorded using a combined Global Location Sensor (GLS), immersion and temperature logger attached for 260 days on a Northern Gannet nesting on Bonaventure Island and wintering off the northeast coast of the U.S.....	74
Figure 2-2 Centroid of wintering location (Dec. 15th – Feb. 15th, mean ± 95% CI) of 58 Northern Gannets nesting on Bonaventure Island, Canada, equipped with a Global Location Sensor (GLS) logger and tracked in 2010-2011 or in 2011-2012. Red dots presented individuals wintering in the Gulf of Mexico, yellow dots in southeast coast of the USA and blue dots in northeast coast of the USA.	79

Figure 2-3 Annual survival rates of Northern Gannets nesting on Bonaventure Island, Canada, and wintering in the Gulf of Mexico (GM), southeast coast of the U.S. (SE), northeast coast of the U.S. (NE) and all individuals together from 2009 to 2017. 81

Figure 2-4 Multi-year hatching success (%; number of chicks hatched/eggs laid) of three migrant groups of Northern Gannets nesting on Bonaventure Island, Canada, and wintering in the Gulf of Mexico (GM), southeast coast of the U.S. (SE) and northeast coast of the U.S. (NE) from 2009 to 2017..... 83

Figure 2-5 a) Duration of the non-breeding period (migrations and winter seasons) and b) time spent flying per day of three migrant groups of Northern Gannets nesting on Bonaventure Island, Canada..... 86

Figure 2-6 Mean sea surface temperature (SST) recorded by loggers on Northern Gannets nesting on Bonaventure Island, Canada, throughout the annual cycle. 87

Figure 2-7 Comparison of energy expended during the non-breeding period (fall migration, winter and spring migration) between three migrant groups of Northern Gannets nesting on Bonaventure Island. 88

Figure 2-8 Comparison of total energy spent during the non-breeding period (fall migration, winter and spring migration) between three migrant groups of Northern Gannets nesting on Bonaventure Island, Canada. 89

Figure 3-1 Location of the Bonaventure Island’s northern gannet colony. 104

Figure 3-2 Relationships between gannet breeding success and (A) biomass of Atlantic mackerel, (B) proportion of Atlantic mackerel in diet, (C) proportion of Atlantic herring in diet, and (D) diet diversity (according to the Shannon H-index calculation where the lowest values characterize a less diversified diet)..... 114

Figure 3-3 Time series of divorce rate and breeding success in northern gannets, and normalized mackerel biomass in the Gulf of St. Lawrence between 2009 and 2019. 115

Figure 3-4 Percentage of individuals that retained, lost their mate or divorced at year t , according to the breeding success at year $t - 1$ 117

Figure 3-5 Breeding success comparison between partnership status of northern gannets and time, where t is the year of the partnership status determination, $t - 1$ is the previous year, and $t + 1$ is 1 year later..... 118

Figure 4-1 Variation in foraging trip distance during breeding season by northern gannets that changed or retained their mates in 2017 ($N = 16$), 2018 ($N = 20$), and 2019 ($N = 28$). 141

Figure 4-2 (A) Body mass (BM) and (B) body mass variation (BMvar) measured in breeding northern gannets that changed and retained their mates in 2017, 2018 and 2019. 143

Figure 4-3 Plasma biomarkers concentration of nutritional status ([A] glucose [GLU], [B] triglycerides [TRIG], [C] beta-hydroxybutyrate [BHB], [D] total protein content [TP], [E] albumin [ALB], [F] globulins [GLOB], [G] albumin/globulins ratio [A/G], [H] uric acid [URIC]) and muscle damage ([I] creatine kinase activity [CK]) in northern gannets that changed and retained their mates in 2017, 2018 and 2019. 144

Figure 4-4 Biomarkers of (A) oxidative damage in plasma (thiobarbituric acid reactive substance concentration corrected for triglycerides – TBARSt) and (B) total antioxidant capacity of plasma (TAC) in northern gannets that changed and retained their mates in 2017, 2018 and 2019..... 146

Figure 5-1 Summary of the longitudinal tests computed for annual differences calculated for each physiological biomarker studied (log-transformed and standardized) in northern gannets ($n = 38$). 172

Figure 5-2 a) Annual telomere rate of change (TROC) in northern gannets ($n = 38$) that changed and retained their mates in 2017, 2018 and 2019. Results shown are estimated marginal means ($\pm 95\%$ CI) by year obtained from a mixed linear model with bird ID as random parameter and these fixed parameters: partnership status and year..... 174

Figure 5-3 Annual differences in biomarkers measured in northern gannets ($n = 38$) for which the predictor "year" was not present in any of the best linear mixed models selected (see Table S1 – annexe E), but for which "breeding stage" and "partnership status" were included. 175

Figure 6-1 Typologie de développement des pistes de recherche possibles découlant de la thèse doctorale. 201

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.1 Résumé des impacts des changements globaux dans les écosystèmes marins.....	4
Tableau 1.2 Proportion des jeunes à l’envol qui se reproduisent et proportions des adultes reproducteurs qui élèvent un jeune et qui contribuent au recrutement tout au long de leur vie chez plusieurs espèces d’oiseaux marins.	10
Tableau 1.3 Mesures potentielles d’évaluation de la qualité phénotypique des individus qui pourraient être utilisées pour prédire la performance reproductrice des individus a priori	11
Tableau 1.4 Aperçu schématisé des niveaux relatifs de métabolites plasmatiques en fonction de cinq états physiologiques (modifié de Jenni-Eiermann et Jenni, 1998).....	21
Table 2.1 Results from the goodness-of-fit test of the Cormack-Joly-Seber (CJS) model comparing effects of migration strategy on survival in Northern Gannets nesting on Bonaventure Island, Canada.	73
Table 2.2 Models testing for differences in survival probabilities of Northern Gannets nesting on Bonaventure Island, Canada, from 2009 to 2017.....	82
Table 2.3 Arrival and departure dates (at or from the colony) of Northern Gannets nesting on Bonaventure Island, Canada, that wintered in the Gulf of Mexico (GM), southeast coast of the U.S. (SE) and northeast coast of the U.S. (NE) in winters 2010-2011 and 2011-2012.....	82
Table 3.1 Total number of pairs of northern gannets monitored between 2009 and 2019 on Bonaventure Island colony and percentage of pairs with partners retained, lost or divorced per year.....	108
Table 3.2 Summary statistics for prey biomass, diet, breeding success and divorce rate of northern gannets: biomass of Atlantic mackerel and Atlantic herring in the Gulf of St. Lawrence between 1979 and 2008 ($n = 8$ years), and 2009 and 2019 ($n = 11$ years); proportion of mackerel and herring in diet, and Shannon H-index calculated to evaluate diet diversity (from 2004 to 2019, $n = 10$); breeding success between 1979 and 2008 ($n = 8$) and between 2009 and 2019 ($n = 11$); and divorce rate between 2009 and 2019 ($n = 11$ years).	112
Table 3.3 Generalized additive models between the breeding success (BrS) of northern gannets and the smoothed function of biomass of Atlantic mackerel ($s(\text{Mack})$) and Atlantic herring (spring population: $s(\text{HerrS})$ and fall population: $s(\text{HerrF})$).	113
Table 3.4 Results of the Granger-causality tests for pairwise comparisons of stationary time series for Northern gannet breeding success and divorce rate showing the F-statistic and P for one lag (expressed in years).....	116
Table 4.1 Mean \pm SEM of 15 behavioral and physiological biomarkers compared between northern gannets that changed or retained their mates in 2017, 2018 and 2019..	142
Table 4.2 Summary of the most parsimonious linear mixed models including partnership status calculated for behavioral and physiological variables (parental effort, body mass, nutritional status, muscle	

damage, oxidative stress) with year, partnership status, breeding stage, sex, and interactions as fixed factors, and bird ID as random parameters.	147
Tableau 6.1 Résumé des hypothèses évaluées dans cette thèse.	187
Tableau 6.2 Exemples de pistes de recherche découlant de la thèse doctorale en biologie de David Pelletier	212

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

8-OHdG :	8-hydroxy-2'-deoxyguanosine concentration in plasma / concentration plasmatique en 8-hydroxy-2'-désoxyguanosine (ng.ml ⁻¹)
A/G ratio :	albumin/globulin ratio in plasma / ratio albumin/globulin dans le plasma
AIC :	Akaike Information Criterion / critère d'information d'Akaike
ALB :	albumin concentration in plasma / concentration plasmatique en albumine (g.L ⁻¹)
BHB :	β-hydroxybutyrate concentration in plasma / concentration plasmatique en β-hydroxybutyrate (mmol.L ⁻¹)
BM :	body mass / masse corporelle (g)
BMvar :	body mass variation during the breeding season / variation de la masse corporelle pendant la saison de reproduction (g)
CK :	creatine kinase activity in plasma / activité plasmatique de la créatine kinase (U.L ⁻¹)
GAM :	generalized additive model / modèle additif généralisé
GLS :	global location system / géolocateur ou consignateur d'intensité lumineuse
GLMM :	generalized linear mixed model / modèle linéaire généralisé mixte
GLOB :	globulin concentration in plasma / concentration plasmatique en globuline (g.L ⁻¹)
GLU :	glucose concentration in plasma / concentration plasmatique en glucose (mmol.L ⁻¹)
HCT :	hematocrit / hématocrite (%)
HL ratio :	heterophils/lymphocytes ratio / ratio hétérophiles/lymphocytes
LMM :	linear mixed model / modèle linéaire mixte
ω-6/ω-3 ratio :	omega-6/omega-3 fatty acids ratio in plasma or blood cells / ratio des acides gras oméga-6/oméga-3 dans le plasma ou dans les cellules sanguines

PI :	peroxidation index in plasma or blood cells / indice de peroxydation dans le plasma ou dans les cellules sanguines
TAC :	total antioxidant capacity of plasma / capacité antioxydante totale du plasma (mmol.L ⁻¹ Trolox)
TBARSt :	thiobarbituric acid reactive substance concentration divided by triglycerides concentration in plasma / concentration plasmatique en substances réactives à l'acide thiobarbiturique divisée par la concentration en triglycérides dans le plasma (μmol.mmol ⁻¹)
TP :	total protein concentration in plasma / concentration plasmatique en protéines (g.L ⁻¹)
TRIG :	triglycerides concentration in plasma / concentration plasmatique en triglycérides (mmol.L ⁻¹)
TL :	telomere length / longueur des télomères (pas d'unités)
TROC :	annual telomere rate of change / taux annuel de changement des télomères
T/S ratio :	relative telomere length ratio / ratio de la longueur relative des télomères
URIC :	uric acid concentration in plasma / concentration plasmatique en acide urique (μmol.L ⁻¹)

LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS

g	gramme
$\text{kJ.kg}^{-1}.\text{d}^{-1}$	kilojoule par kilogramme par jour
km	kilomètre
J	joule
L	litre
mL	millilitre
mmol	millimole
ω	oméga
μmol	micromole
ng	nanogramme
U.L^{-1}	unité par litre
W	watts ou joule par seconde

RÉSUMÉ

Les changements globaux tels que la surpêche et les changements climatiques affectent les écosystèmes marins. Ils sont impliqués dans la réduction des stocks de poissons pélagiques, ce qui nuit à l'alimentation et au succès de reproduction des oiseaux marins piscivores. Toutefois, les effets qu'ont ces changements sur leur comportement et leur physiologie restent encore à être élucidés alors que les mécanismes d'ajustement sont mal connus. L'objectif général de cette thèse était d'identifier les causes distales et proximales qui influencent le succès de reproduction du fou de Bassan (*Morus bassanus*) et de mettre en relief les modes d'ajustements phénotypiques ainsi que les coûts physiologiques sous-jacents. Cette étude a permis d'approfondir les liens entre l'abondance de nourriture, la reproduction, la flexibilité comportementale (quête alimentaire, divorce), les réponses physiologiques associées aux changements comportementaux et l'impact sur la santé individuelle (via des marqueurs hématologiques, de statut nutritionnel, de stress oxydant et de dynamique télomérique).

Pour cela, j'ai utilisé les données du suivi de la reproduction initié en 2008 par le Laboratoire d'ornithologie marine de Rimouski dans 181 nids de fous de Bassan à la colonie située dans le Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé (48,5°N, 64,2°O), combiné à l'utilisation de séries temporelles de la biomasse de ses deux principales proies (maquereau bleu, *Scomber scombrus*, et hareng atlantique, *Clupea harengus*). De 2010 à 2012, des géolocateurs (*Global Location Sensor* ou *GLS*) ont été déployés sur des fous de Bassan afin d'étudier les effets reportés de l'aire d'hivernage et de la migration sur le succès de reproduction et la survie. De 2017 à 2019, j'ai équipé les fous de Bassan avec des GPS afin d'évaluer leur comportement d'alimentation et j'ai effectué des prélèvements sanguins afin de mesurer 23 biomarqueurs liés à la santé physiologique.

Dans le **chapitre 2 (article 1)**, l'objectif était de déterminer l'influence de la période de non-reproduction sur la survie et la reproduction des fous de Bassan. Pour ce faire, j'ai combiné l'utilisation d'un suivi démographique (survie, phénologie, succès d'éclosion) et de GLS pour estimer les budgets d'activité et d'énergie pendant la période de non-reproduction. Les résultats indiquent que les dépenses énergétiques cumulées annuellement ne sont pas influencées par la distance des aires d'hivernage et qu'il n'y a pas d'effets reportés apparents de la saison de non-reproduction sur la saison de reproduction. Ceci s'expliquerait en raison des coûts quotidiens d'entretien et de thermorégulation plus faibles en hiver pour les migrants du golfe du Mexique comparativement à ceux hivernant sur la côte atlantique.

Au **chapitre 3 (article 2)**, l'objectif était d'étudier les causes proximales (pendant la saison de reproduction) du faible succès reproducteur et de tester l'hypothèse selon laquelle le divorce est un exemple de flexibilité comportementale permettant aux espèces monogames d'améliorer leur succès de reproduction. Au niveau de la population, j'ai détecté et quantifié la relation entre les séries temporelles du taux de divorce et du succès de reproduction ainsi que la relation entre le succès de reproduction et la biomasse de maquereau et de hareng. Les résultats indiquent que le succès de reproduction est principalement influencé par la biomasse du stock de maquereau et qu'une diminution du succès de la reproduction est suivie d'une augmentation du taux de divorce avec un décalage d'un an. Au niveau individuel, les résultats montrent que le succès de reproduction augmente l'année suivant un divorce, supportant ainsi l'hypothèse que le changement de partenaire est une stratégie adaptative chez les espèces monogames sociales. Les résultats suggèrent donc que la flexibilité comportementale exprimée par le divorce serait une solution efficace à court terme pour maintenir la performance reproductive.

Dans le **chapitre 4 (article 3)**, l'objectif était d'étudier la relation entre l'effort parental, le statut nutritionnel, les dommages musculaires et le stress oxydant en comparant 13 biomarqueurs physiologiques chez des fous de Bassan qui avaient conservé leur partenaire et d'autres qui avaient changé de partenaire. Les trois années très contrastées en termes de reproduction ont permis de mettre en lumière que l'effort parental lié à l'alimentation du poussin augmente pendant les années de faible abondance de nourriture et qu'il augmente plus chez les individus qui ont changé de partenaire, avec des conséquences négatives sur leur état de santé (perte de masse corporelle accrue, catabolisme protéique plus élevé et dommages oxydants plus importants pendant la période d'élevage des poussins). Les résultats suggèrent également que le changement de partenaire n'est pas susceptible de diminuer la qualité à long terme ainsi que le fitness (ou valeur adaptative) des fous de Bassan.

Enfin dans le **chapitre 5 (article 4)**, l'objectif principal consistait à étudier la relation entre le changement de partenaire et le stress physiologique selon une approche longitudinale (intraindividuelle) et multicritère (23 biomarqueurs physiologiques liés au stress [indicateur hématologique], à la capacité aérobie, au stress oxydant, au stress nutritionnel, à l'inflammation et à la dynamique télomérique). Lorsque les conditions environnementales de reproduction étaient favorables, les individus qui changeaient de partenaire diminuaient le niveau de capacité antioxydante, la concentration plasmatique de glucose et les dommages musculaires, mais ils augmentaient leur capacité aérobie et stabilisaient la longueur de leurs télomères. A l'inverse, lorsque les individus se reproduisaient dans des conditions de reproduction défavorables, ils diminuaient leur capacité aérobie, ils stabilisaient leur capacité antioxydante, ils augmentaient leurs dommages musculaires et ils réduisaient la longueur de leurs télomères. Cette étude montre que la flexibilité comportementale telle que le changement de partenaire offrirait un moyen d'atténuer certains des facteurs de stress associés à la variabilité de la nourriture pendant la reproduction. En revanche, la reproduction dans des conditions difficiles aurait un impact négatif potentiel à long terme sur l'état de santé.

En conclusion, ma thèse a permis de démontrer l'influence des conditions d'alimentation du fou de Bassan pendant la saison de reproduction sur le succès de reproduction et l'importance de la flexibilité phénotypique comme facteur de résilience face à la faible abondance de proies dans l'écosystème marin. Ma thèse souligne la fonction essentielle des suivis à long terme de la reproduction et de la survie des oiseaux marins, des études menées à l'échelle du cycle annuel complet, des études inter- et intraindividuelles à long terme pour l'étude de la flexibilité comportementale et pour la mesure des coûts physiologiques ainsi que pour l'utilisation du taux de raccourcissement des télomères comme marqueur de stress à long terme chez les animaux en milieu naturel.

Mots clés : *Flexibilité phénotypique, succès de reproduction, effets reportés, divorce, comportement alimentaire, stress oxydant, statut nutritionnel, télomères, fou de Bassan*

ABSTRACT

Global changes such as overfishing and climate change are affecting marine ecosystems. They are implicated in the reduction of pelagic fish stocks, which affects the feeding and reproductive success of piscivorous seabirds. However, the effects of these changes on their behavior and physiology have yet to be fully understood and the mechanisms of adjustment to be identified. The overall objective of this thesis was to determine the distal and proximal causes that influence the breeding success of northern gannets (*Morus bassanus*) and to highlight the phenotypic adjustment patterns that result in physiological costs. This study allowed us to further investigate the links between food abundance, reproduction success, behavioral flexibility (foraging, divorce), physiological responses associated with behavioral changes and impact on individual health (via hematological markers, nutritional status, oxidative stress, and telomere dynamics).

To achieve this, I used data from breeding monitoring initiated in 2008 by the Laboratoire d'ornithologie marine de Rimouski in 181 gannet nests at the colony located in Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé (48.5°N, 64.2°W), combined with the use of time series of the biomass of its two main prey (Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, and Atlantic herring, *Clupea harengus*). From 2010 to 2012, global location sensors (GLS) were deployed on gannets to study the carry-over effects of wintering area and migration on breeding success and survival. From 2017 to 2019, I equipped gannets with GPS to assess their foraging behavior and collected blood samples to measure 23 blood biomarkers related to physiological health.

In **Chapter 2 (Article 1)**, the objective was to determine the influence of the non-breeding period on gannet survival and reproduction. To do so, I combined the use of demographic monitoring (survival, phenology, hatching success) and GLS to estimate activity and energy budgets during the non-breeding period. Results indicate that annual cumulative energy expenditures are not influenced by distance from wintering grounds, suggesting no apparent carry-over effects of the non-breeding season on the breeding season. This would be due to lower daily maintenance and thermoregulation costs in winter for Gulf of Mexico migrants compared to those wintering on the Atlantic coast.

In **Chapter 3 (Article 2)**, the objective was to investigate the proximal (during the breeding season) causes of low reproductive success and to test the hypothesis that divorce is an example of behavioral flexibility for monogamous species to improve reproductive success. At the population level, I detected and quantified relationship between the time series of divorce rate and breeding success and between breeding success and biomass of mackerel and herring. The results indicate that breeding success is primarily influenced by mackerel stock biomass and that a decrease in breeding success is followed by an increase in divorce rate with a one-year lag. At the individual level, the results indicate that reproductive success increases in the year following a divorce, supporting the hypothesis that divorce is an adaptive strategy in social monogamous species. Finally, the results suggest that the behavioral flexibility expressed by divorce would be an effective short-term solution to maintain reproductive performance.

In **Chapter 4 (Article 3)**, the objective was to investigate the relationship between parental effort, nutritional status, muscle damage and oxidative stress by comparing 13 physiological biomarkers in gannets that had retained their partners and those that had changed partners. The three highly contrasting reproductive years highlighted that parental effort related to chick feeding increases in years of low food

abundance and increases more in individuals that have switched partners, triggering negative impacts on their health status (increased body mass loss, higher protein catabolism and greater oxidative damage during the chick rearing period). Despite such results, it is suggested that mate changing is unlikely to decrease the long-term quality as well as fitness of gannets.

Finally, in **Chapter 5 (Article 4)**, the main objective was to study the relationship between mate changing and physiological stress using a longitudinal (intra-individual) and multi-criteria approach (23 physiological biomarkers related to stress [hematological indices], aerobic capacity, oxidative stress, nutritional stress, inflammation, and telomere dynamics). When environmental conditions for reproduction were favorable, individuals who changed partners decreased the level of antioxidant capacity, plasma glucose concentration, and muscle damage, but increased aerobic capacity and stabilized telomere length. Conversely, when individuals bred under unfavorable breeding conditions, they decreased their aerobic capacity, stabilized their antioxidant capacity, increased their muscle damage, and decreased their telomere length. This study showed that mate changing as a behavioral strategy provides a means to mitigate some of the stressors associated with food stochasticity during reproduction. However, breeding under difficult conditions would have a potential long-term negative impact on physiological health status.

In conclusion, my thesis has demonstrated the influence of feeding conditions of northern gannets during the breeding season on breeding success and the importance of phenotypic flexibility as a resilience factor in the face of global changes. My thesis highlights the critical role of long-term monitoring of seabird reproduction and survival, full-year cycle studies, long-term inter- and intra-individual studies for the study of behavioral flexibility and physiological costs, and the use of telomere shortening rates as a marker of long-term stress in animals in the wild.

Keywords: *Phenotypic flexibility, breeding success, carry-over effects, divorce, foraging behavior, oxidative stress, nutritional status, telomeres, northern gannet*

CHAPITRE 1 – INTRODUCTION



Fou de Bassan (*Morus bassanus*) se reposant à la colonie du Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé (crédit photo : Ryan Boswarthick).

1.1 Cadre théorique

Couvrant plus du deux tiers de la surface de la Terre, les écosystèmes marins sont à la fois les lieux où la vie a pris place (Oparin, 1938; Miller *et al.*, 1997; Penny, 2005) et où elle continue d'y foisonner. Ce sont également ces écosystèmes qui jouent un rôle dominant dans la régulation du climat planétaire (Lovelock et Kump, 1994). Sur une longue échelle temporelle, il est juste de dire que le changement a été la norme sur la Terre, passant par une variété d'états dans lesquels la vie a prospéré, diminué ou connu des déclin catastrophiques. Dans ce dernier cas, des événements intrinsèques (ex. : l'activité volcanique) ou extrinsèques (ex. : chute de météorites) ont parfois conduit à l'augmentation du taux d'extinction des espèces et à l'effondrement de certains écosystèmes. Il y a cependant maintenant des preuves évidentes que les activités humaines entraînent des changements rapides et d'une dimension similaire à ces événements passés (Hoegh-Guldberg et Bruno, 2010; IPCC, 2013, 2019).

1.1.1 Changements globaux dans les écosystèmes marins

1.1.1.1 Impact des changements climatiques

L'augmentation rapide du dioxyde de carbone atmosphérique (CO₂) est l'une des pressions anthropiques actuelles la plus critique, omniprésente et potentiellement irréversible qui affecte les écosystèmes marins (NRC, 2011; IPCC, 2013, 2019). Les conséquences directes et indirectes sont diverses et importantes autant sur le plan physicochimique que biologique (résumées dans le **Tableau 1.1**).

1.1.1.2 Impact des pêcheries commerciales

La croissance exponentielle des populations humaines au 20^e siècle a intensifié la pression sur les écosystèmes marins (Brander *et al.*, 2010) et presque plus aucune région du monde n'est maintenant exempte de l'influence de l'activité humaine. La surexploitation des ressources marines a été identifiée comme étant le facteur dominant affectant le plus la biodiversité et l'abondance des organismes marins (Reid *et al.*, 2005; Lotze *et al.*, 2006). En synergie avec les changements climatiques, la surexploitation anthropique des populations de poissons a pour effet de fragiliser l'écosystème en abaissant la capacité de résilience des populations de proies et en perturbant également les prédateurs de haut niveau trophique comme les oiseaux marins (Walther *et al.*, 2002; Hemery *et al.*, 2008; Grémillet *et al.*, 2018). Le résumé des impacts des pêcheries commerciales est également présenté dans le **Tableau 1.1**.

Tableau 1.1 Résumé des impacts des changements globaux dans les écosystèmes marins.

Changements globaux	Impacts sur les écosystèmes marins	Références
Augmentation du gaz carbonique atmosphérique et changements climatiques	<p>IMPACTS PHYSICOCHEMISTIQUES</p> <ul style="list-style-type: none"> • Augmentation de la température des océans • Augmentation de l'acidité des océans • Augmentation de la stratification océanique • Élévation du niveau de la mer • Diminution de l'étendue des glaces de mer • Modifications de la circulation océanique, des précipitations et des apports d'eau douce • Diminution de la concentration en O₂ dans l'eau de surface <p>IMPACTS BIOLOGIQUES</p> <ul style="list-style-type: none"> • Rythme rapide des changements diminuant les capacités d'adaptation des organismes • Modification des fonctions physiologiques et du comportement • Changement dans la structure, la taille, la productivité, la répartition spatiale et l'abondance saisonnière des populations (du phytoplancton aux prédateurs des niveaux trophiques supérieurs en passant par le zooplancton et les espèces de poissons pélagiques, pêchées ou non) • Perturbations des interactions biologiques et trophiques • Changement dans la structure des communautés • En particulier sur les oiseaux : <ul style="list-style-type: none"> ○ Modification de la distribution et de la répartition des espèces ○ Changements observés dans la phénologie (excepté la date de ponte, Keogan <i>et al.</i> [2018]) ○ Modification du succès de reproduction et de la survie ○ Modification de la distribution et de l'abondance des proies 	<p>Bindoff <i>et al.</i> (2007), Doney <i>et al.</i> (2009), Keeling <i>et al.</i> (2010), NRC (2011)</p> <p>Briggs et Chu (1987); Ainley (1990); Duffy (1993); Kitaysky et Golubova (2000); Bertram <i>et al.</i> (2001); Jacobson <i>et al.</i> (2001); Lehodey (2001); Attrill et Power (2002); Hedd <i>et al.</i> (2002); McFarlane <i>et al.</i> (2002); Chavez <i>et al.</i> (2003); Brander <i>et al.</i> (2003); Lehodey <i>et al.</i> (2003); Atkinson <i>et al.</i> (2004); Crick (2004); Edwards et Richardson (2004); Richardson et Schoeman (2004); Perry <i>et al.</i> (2005); Schmittner (2005); Brander (2010); Doney <i>et al.</i> (2012); Keogan <i>et al.</i> (2018)</p>
Pêcheries commerciales et surexploitation	<ul style="list-style-type: none"> • 50 % des stocks de poissons sont exploités à leur maximum dans le monde et 22 % sont surexploités • Réduction importante de la biomasse des communautés marines et des poissons prédateurs supérieurs • Réduction de la biodiversité marine • Augmentation de vulnérabilité des espèces pêchées aux pressions de pêche additionnelle (diminution de leur capacité de récupération), à la mortalité additionnelle et à la variabilité environnementale • Perturbation importante de la dynamique des populations (réduction du recrutement et augmentation de la mortalité) • Modification de la distribution ainsi que des voies de dispersion et de migration • Réduction de la diversité géographique et génétique • Dérangement des interactions présentes dans les réseaux trophiques pendant de longues périodes • Perturbation des prédateurs de haut niveau trophique tels que les oiseaux marins 	<p>Atkinson <i>et al.</i> (1997); Botsford <i>et al.</i> (1997); Warren (1997); McFarlane <i>et al.</i> (2002); Pauly <i>et al.</i> (2002); Hilborn <i>et al.</i> (2003); Myers et Worm (2003); Reid <i>et al.</i> (2005); Lotze <i>et al.</i> (2006); Ottersen <i>et al.</i> (2006); Anderson <i>et al.</i> (2008); Bolster (2008); Brander (2010); Perry <i>et al.</i> (2010); Planque <i>et al.</i> (2010); Grémillet <i>et al.</i> (2018)</p>

1.1.2 Théorie des histoires de vie, performance individuelle et flexibilité comportementale

La théorie des histoires de vie est le cadre conceptuel idéal pour prédire les réponses possibles aux changements globaux chez une espèce donnée (Stearns, 1992). Cette théorie permet de comprendre comment les animaux font des compromis d'allocation d'énergie entre les processus liés à l'entretien, à la protection et au maintien de l'organisme (le soma) et les processus liés à la reproduction. Dans un contexte où les ressources sont limitées (la nourriture, l'eau, le territoire de nidification, etc.), les organismes doivent faire des compromis afin de maximiser leur succès de reproduction à long terme, c'est-à-dire leur valeur adaptative (*fitness*, Clutton-Brock, 1988). Par exemple, en cas de stress alimentaire, une augmentation de l'investissement dans la reproduction peut avoir un impact négatif sur la survie, et vice versa. Ces compromis ne peuvent être faits qu'en tenant compte des contraintes génétiques, énergétiques, physiologiques ou développementales liées à l'espèce. Ces caractéristiques sont englobées dans le concept de performance individuelle, qui peut être défini de manière générale comme toute mesure quantitative de la capacité d'un individu à accomplir une tâche dynamique et écologiquement



Figure 1-1 Fusion schématisée de la théorie des histoires de vie (Stearns, 1992) et du concept de performance individuelle (Arnold, 1983) inspirée d'une figure de Jeschke (2007) et Lailvaux et Husak (2014). Les facteurs extrinsèques (ex. : ressources limitées) ainsi que les facteurs intrinsèques (ex. : contraintes génétiques, physiologiques, etc.) influencent la performance d'un individu à investir dans sa survie ou dans sa reproduction.

pertinente mesurée au niveau de l'organisme (ex. : acquisition de nourriture, prédation, acquisition d'un partenaire, etc.; Lailvaux et Husak, 2014). La fusion des deux concepts est illustrée dans la **Figure 1-1**.

Dans un contexte où l'énergie métabolisable (celle disponible pour l'organisme) est stable, une espèce peut investir plus d'énergie dans la reproduction mais avoir une espérance de vie moins longue (comme les espèces qui pondent beaucoup d'œufs mais ne vivent que quelque temps – espèce à stratégie r comme la mouche à fruits) ou investir plus dans la survie à long terme et produire moins de jeunes au courant de leur vie (les espèces à stratégies K comme l'être humain) (Pianka, 1970). Cependant, quand les conditions environnementales sont fluctuantes et variables, différents scénarios peuvent se manifester. Lorsque l'énergie disponible et métabolisable augmente, l'investissement peut alors augmenter pour la survie et pour la reproduction (Van Noordwijk et de Jong, 1986). Toutefois, lorsque l'énergie diminue, comme ça peut être le cas lors de la réduction de l'abondance des proies, l'animal doit faire un choix entre survivre et se reproduire (Zera et Harshman, 2001). Ce choix sera certes influencé par l'énergie disponible dans le milieu et par la qualité des sources de nourriture, mais également par la capacité intrinsèque des organismes à s'ajuster.

La plasticité phénotypique est décrite comme la capacité d'un génotype à produire différents phénotypes selon différentes conditions environnementales (Stearns, 1992; Pigliucci *et al.*, 2006). Les phénomènes de plasticité peuvent être classés de différentes manières, selon la nature du trait qui est étudié (par exemple, comportemental, morphologique et physiologique), selon la nature de la contrainte environnementale (régime alimentaire, densité de population, température et photopériode) interprétée par le système plastique impliqué ou de la performance de l'organisme concerné (évitement/défense des prédateurs, dispersion et exploitation des ressources) dans un contexte écologique donné (Fusco et Minelli, 2010). Au niveau comportemental, on peut utiliser le terme de « flexibilité comportementale », ce qui suggère des changements potentiellement réversibles, contrairement au concept de « plasticité ». Lea *et al.* (2020) définissent la « flexibilité comportementale » comme étant « une qualité ou un trait qui libère un animal des contraintes de l'instinct et lui permet de s'ajuster efficacement aux variations de l'environnement ». La flexibilité comportementale peut d'ailleurs s'exprimer de différentes façons (revues par Audet et Lefebvre, 2017): la variation dans la néophilie/néophobie chez les primates, l'utilisation d'outils chez les primates, le choix des sites de ponte chez les tortues, la division du travail entre les membres d'une colonie de fourmis ou entre les parents chez les grenouilles, l'allocation de temps aux différentes activités quotidiennes chez les poissons, la répartition des niches écologiques chez les rats, les

poissons et les oiseaux, le moment de la parade nuptiale chez les araignées, le comportement d'exploration chez les oiseaux, etc.

1.1.3 Cycle annuel et effets reportés

En général, chez les organismes à reproduction saisonnière, le cycle annuel est composé des périodes suivantes : la reproduction, la période post-reproduction (récupération), la mue, la migration, l'hivernage et la période pré-reproduction (préparation de la période de reproduction suivante) (Marra *et al.*, 2015). Une multitude de processus écologiques et physiologiques, qui varient dans le temps, sous-tendent les cycles annuels de ces organismes. Par exemple, les animaux subissent des fluctuations saisonnières de la disponibilité des ressources et des conditions environnementales et, comme ces périodes sont inextricablement liées les unes aux autres, les événements qui surviennent dans l'une peuvent affecter les processus physiologiques et comportementaux qui surviennent dans les périodes qui suivent (Buehler et Piersma, 2008). Afin d'affronter les conditions environnementales variables associées au cycle annuel, les animaux doivent faire preuve de flexibilité comportementale et équilibrer leur acquisition et leur dépense d'énergie (Karasov, 1986).

Les effets reportés (*carry-over effects*) ont été démontrés chez de nombreuses espèces d'oiseaux et de mammifères (Harrison *et al.*, 2011) et semblent être courants chez les espèces migratrices (Norris et Taylor, 2006). Ces effets se produisent lorsque les processus de la période de non-reproduction influencent les caractéristiques et le succès de la période de reproduction suivante ou à l'inverse, lorsque la période de reproduction influence la période de non-reproduction (pour une revue : Harrison *et al.*, 2011). Par exemple, des conditions favorables pendant les hivers peuvent entraîner une date d'arrivée plus précoce sur les sites de reproduction et favoriser la reproduction (Saino *et al.*, 2004). On en sait toutefois peu sur les menaces qui surviennent pendant la migration (Cohen *et al.*, 2017) ou pendant l'hiver (Rockwell *et al.*, 2012; Akresh *et al.*, 2019) ou sur la façon dont ces périodes interagissent ensuite avec la période de reproduction (Marra *et al.*, 2015).

Inversement, les reproducteurs qui n'ont pas réussi à se reproduire peuvent être en meilleure condition physique à la fin de la période de reproduction et, comme leurs coûts de reproduction sont plus faibles, ils peuvent investir plus de temps et d'énergie dans la migration à longue distance (Bogdanova *et al.*, 2011). Cependant, Bogdanova *et al.* (2017) n'ont trouvé aucune preuve d'un lien entre le choix des sites d'hivernage et le succès de la reproduction en étudiant 10 colonies de mouettes rieuses (*Rissa*

tridactyla) dans l'Atlantique nord-est. Ils ont émis l'hypothèse que leurs résultats pourraient être influencés par des différences dans les conditions environnementales dominantes. En effet, les conséquences des effets reportés peuvent être modulés par les conditions environnementales, augmentant lorsque les conditions sont moins favorables (Legagneux *et al.*, 2012; Harrison *et al.*, 2013). Ramos *et al.* (2018) n'ont pas détecté d'effets clairs de l'effort de reproduction sur le comportement migratoire ou les tentatives de reproduction ultérieures chez le puffin de Cory (*Calonectris borealis*), ce qui suggère que les coûts de la reproduction chez cette espèce peuvent être amortis pendant la période de non-reproduction par des changements dans d'autres phases du cycle annuel (par exemple, la mue). La théorie des histoires de vie prédit que les espèces longévives ne devraient pas investir trop dans un seul événement de reproduction, car cela pourrait réduire leur survie et leurs futures perspectives de reproduction (Stearns, 1992). Toutefois, les effets de report pourraient n'apparaître que les années où les conditions environnementales sont très mauvaises pendant ou en dehors de la reproduction (Bogdanova *et al.*, 2017; Ramos *et al.*, 2018).

1.1.4 Reproduction

1.1.4.1 Coût de la reproduction et succès de reproduction

D'un point de vue évolutif, les individus d'une espèce donnée tentent de maximiser le nombre total de rejetons qu'ils produiront tout au long de leur vie (Newton, 1992). D'un point de vue énergétique, la reproduction est toutefois une activité coûteuse en énergie qui doit se faire au détriment d'autres activités ou d'autres fonctions (Williams, 1966; Martin, 1987; Newton, 2011). L'investissement d'énergie dans la survie des jeunes (par exemple, pour les nourrir et les protéger) peut diminuer leur probabilité de se reproduire à nouveau dans le futur (Erikstad *et al.*, 1998; Dhondt, 2012). Ce compromis négatif entre l'effort reproductif d'une année et le rendement reproductif à long terme est l'idée maîtresse de la théorie des traits d'histoire de vie décrite plus haut (Stearns, 1992). Il a également été démontré expérimentalement chez les oiseaux que plus les coûts associés à la reproduction augmentent lors d'une saison de reproduction plus le taux de survie est faible par la suite (Linden et Møller, 1989; Graves, 1991; Roff, 1992) et moins la probabilité de succès est importante lors de la tentative de reproduction ultérieure (Gustafsson et Sutherland, 1988). Des mécanismes ont été proposés pour expliquer les effets à long terme de ces coûts : suppression du système immunitaire lors d'un investissement important en énergie pendant la période de reproduction (Gustafsson *et al.*, 1994), diminution de l'investissement en énergie pour le renouvellement des plumes lors de la mue et augmentation ultérieure des coûts de thermorégulation pendant l'hiver (Nilsson et Svensson, 1996), etc. Or, l'influence de l'augmentation d'énergie investie dans

la mue, en particulier chez les oiseaux de plus grande taille, peut parfois faire que le renouvellement des plumes s'étale sur plus d'une année, empêchant ainsi la reproduction (Rohwer *et al.*, 2009).

Selon la théorie des histoires de vie, une question centrale et récurrente reste donc de savoir comment les compromis entre la reproduction et la survie se produisent au niveau intraindividuel (Stearns, 2000). Cet aspect mécanistique reste l'un des problèmes les plus fondamentaux et non résolus de la théorie (Flatt et Heyland, 2011). Cette relation négative entre la reproduction et la future reproduction ou la durée de vie future, également appelée « coût de la reproduction » (Williams, 1966), doit être explorée d'un point de vue physiologique pour comprendre les mécanismes individuels sous-jacents.

Considérant le coût de la reproduction, il a été observé chez plusieurs espèces longévives qu'il est parfois avantageux de ne pas se reproduire certaines années, lorsque les conditions ne sont pas favorables, afin d'éviter de compromettre la probabilité de se reproduire dans le futur. Pour étudier le succès de reproduction sur l'ensemble d'une vie d'un individu, on utilise alors le calcul du nombre total de jeunes produits dans sa vie, le succès de reproduction à vie (exprimé en anglais par lifetime reproductive success, Williams, 1966; Charnov et Krebs, 1974; Calow, 1979; Newton, 1992, 1995; Erikstad *et al.*, 1998; Moreno, 2003). Newton (1992, 1995) a présenté et résumé plusieurs études à long terme concernant plus de 20 espèces d'oiseaux. Selon ces études, de 16 et 32 % des reproducteurs seulement produiraient la moitié de la prochaine génération. Si on considère seulement les oiseaux marins et qu'on les sépare par sexe, un tiers des reproducteurs n'élève aucun jeune alors qu'un reproducteur sur cinq à un reproducteur sur deux contribuerait effectivement au recrutement dans une population (**Tableau 1.2**).

Parmi les facteurs affectant le succès de reproduction à vie, l'espérance de vie semble expliquer une grande part de la variabilité et ce, dépendamment des espèces (de 29 à 98 %) (Newton, 1992). Par conséquent, les individus qui vivent le plus vieux au sein d'une population seraient également ceux qui contribueraient le plus au recrutement ainsi qu'au futur pool génétique. Ceci pourrait être le résultat de deux éléments : (1) plus de saisons de reproduction impliquent plus de chances d'élever un jeune et (2) plus les adultes sont expérimentés, plus ils présentent un succès de reproduction annuel élevé, principalement pendant les dernières années de vie (Klemming, 1998). Il existe cependant également une part importante de la variation du succès de reproduction à vie qui n'est pas reliée à la longévité. Moreno (2003), tel que proposé dans différentes études qu'il présente, énumère entre autres ces facteurs : la

fécondité, la taille des œufs, la date de ponte ou d'éclosion, la survie des jeunes et la rétention du partenaire.

Tableau 1.2 Proportion des jeunes à l'envol qui se reproduisent et proportions des adultes reproducteurs qui élèvent un jeune et qui contribuent au recrutement tout au long de leur vie chez plusieurs espèces d'oiseaux marins*.

Espèces	Sexe	Proportion des jeunes à l'envol qui se reproduisent	Proportion des reproducteurs qui élèvent un jeune	Proportion des reproducteurs qui contribuent au recrutement
Manchot pygmée <i>Eudyptula minor</i>	Mâles	0,35	0,57	0,20
	Femelles	0,28	0,64	0,18
Puffin à bec grêle <i>Ardenna tenuirostris</i>	Mâles	0,73	0,28	
	Femelles	0,69	0,31	
Mouette scopuline <i>Chroicocephalus scopulinus</i>	Mâles	0,22	0,64	0,17
	Femelles	0,18	0,61	0,24
Mouette tridactyle <i>Rissa tridactyla</i>	Mâles	0,34	0,95	0,41
	Femelles	0,42	0,96	0,50

*Basé sur les études de Dann et Cullen (1990), Wooller *et al.* (1988), Mills (1989) et Coulson (1988a) et répertoriées dans Newton (1992).

La répétabilité de la performance reproductrice individuelle a été interprétée comme étant le résultat de différences présentes entre les adultes reproducteurs et s'exprimant dans la propriété difficile à définir de « qualité parentale » (Nisbet *et al.*, 1998; Wendeln et Becker, 1999). Si on définit cette expression en utilisant le succès de reproduction, la description devient rapidement très circulaire. Dans quelques études, la qualité parentale est simplement exprimée comme étant la performance reproductrice et ne peut pas être expliquée par d'autres variables mesurées (ex. : Coulson et Porter, 1985; Sæther *et al.*, 1997). Il s'avère donc nécessaire de définir la qualité parentale des individus d'une espèce donnée en utilisant d'autres caractéristiques que le succès de reproduction. Comme mentionné par Moreno (2003), et d'abord proposé par le philosophe de la biologie Robert N. Brandon (1990), il serait important de définir la qualité parentale d'un individu non pas comme étant strictement le succès de reproduction, mais plutôt par la « *propension* à obtenir le succès de reproduction le plus élevé dans un environnement donné ». D'un point de vue opérationnel, cette définition pose toutefois un défi intéressant, mais pourrait mener à des avancées cruciales dans l'étude des oiseaux marins à deux niveaux : (1) en écologie fondamentale, la détermination des traits qui sous-tendent la qualité parentale permettrait de comprendre comment la variation de ces traits fortement sélectionnés est maintenue et (2) en écologie appliquée, cette compréhension permettrait d'aider à identifier la fraction de la population qui réussit à produire plus de jeunes, pour ensuite pouvoir les protéger ou maximiser le développement ou la présence

de ces traits dans une population. Moreno (2003) propose plusieurs mesures intéressantes de la qualité phénotypique des individus qui pourraient être utilisées afin de prédire la performance reproductrice ou la propension à obtenir un succès de reproduction élevé (**Tableau 1.3**).

Tableau 1.3 Mesures potentielles d'évaluation de la qualité phénotypique des individus qui pourraient être utilisées pour prédire la performance reproductrice des individus a priori (telles que proposées par Moreno, 2003)

-
- **Indice de condition corporelle** (peut être par exemple, la masse en relation avec la taille d'une ou de quelques structures anatomiques; mesure problématique à court terme parce qu'elle fluctue beaucoup)
 - **Réserves lipidiques et protéiques** (autre mesure de qualité mais nécessite une standardisation effectuée en fonction du stade de reproduction puisque les réserves énergétiques et leur utilisation varient selon les stades)
 - **Asymétrie fluctuante** (mesure très difficile à effectuer visant à comparer la taille de structure anatomique présente sur le côté droit et le côté gauche; l'augmentation de l'asymétrie serait le résultat de stress ou d'instabilité survenant pendant le développement)
 - **Ptilochronologie** (méthode évaluant la croissance des plumes en fonction des conditions présentes pendant la mue ou indirectement pendant la reproduction; méthode proposée par Grubb (1989) fortement critiquée par Murphy et King (1991))
 - **Capacité locomotrice** (elle peut indiquer la propension à fuir les prédateurs ou à chercher de la nourriture efficacement; cependant difficile à mesurer dans la nature de manière standardisée)
 - **État de santé** (les individus les plus en santé ont apparemment les ressources nécessaires pour se défendre contre les agents pathogènes; on peut l'évaluer en utilisant des mesures hématologiques)
 - **Immunocompétence** (substrat pour l'état de santé; une bonne santé peut être due à une immunocompétence élevée ou à une absence de pathogènes)
-

1.1.4.2 Partage des tâches dans les couples monogames

Les oiseaux marins sont normalement des monogames sociaux, c'est-à-dire que les deux partenaires partagent les tâches liées à la reproduction pendant une saison de reproduction, comme c'est le cas chez 90% des espèces d'oiseaux (Lack, 1968; Black, 1996). Dans la plupart des cas, les deux partenaires s'occupent à tour de rôle du ou des jeunes (Schreiber et Burger, 2002). Le partage des tâches liées à la reproduction (incubation des œufs, nourrissage et élevage des poussins) est avantageux pour les oiseaux marins (Elliott *et al.*, 2010) afin de réduire les coûts de reproduction de chacun des individus d'un couple et d'augmenter sa propre survie (Navarro-Cañas, 2010). Dans des conditions optimales de reproduction, les couples avec les succès de reproduction les plus élevés auraient tendance à rester plus longtemps ensemble (Mills *et al.*, 1996) ou inversement, le succès de reproduction augmenterait plus lorsque les individus restent en couple longtemps (Sydeman *et al.*, 1996). L'avantage de ces longues unions serait tout

d'abord d'augmenter le succès de reproduction (Greenwood et Harvey, 1982; Domjan, 1992) et ensuite de réduire les coûts potentiels liés au changement de partenaire (liés au choix du partenaire [incluant blessure et prédation], aux délais à trouver un partenaire et au fait de manquer une opportunité de se reproduire) (Bried et Jouventin, 2002). Par conséquent, la fidélité à un partenaire permettrait d'augmenter la fécondité et la survie des individus (Lack, 1968; Pianka et Parker, 1975). Il arrive cependant qu'il pourrait être avantageux pour des individus en couple avec des individus de mauvaise qualité de se séparer et de trouver un partenaire de meilleure qualité afin d'augmenter le succès de reproduction (Jouventin et Mougín, 1981; Choudhury, 1995).

1.1.4.3 Divorce

Le divorce a été enregistré chez 92% des espèces d'oiseaux socialement monogames (Jeschke et Kokko, 2008), les taux de divorce étant très variables à la fois entre et au sein des espèces (Black, 1996). Le terme « divorce » a été utilisé en biologie pour désigner les cas où au moins un partenaire s'est remis en couple avec un autre individu, même si les deux partenaires sont encore en vie (Coulson, 1966). Bien qu'il ait des connotations humaines émotionnelles (mais voir Gowaty, 1982), le « divorce » est le seul terme (comparé à « ré-accouplement », « ré-appariement », « changement de partenaire » et « division du couple ») à avoir été le plus largement et le plus régulièrement utilisé dans la littérature zoologique (par exemple Coulson, 1966; Ens *et al.*, 1993; Choudhury, 1995).

Diverses hypothèses ont été proposées concernant les coûts et les avantages associés à la rétention du partenaire par rapport au divorce (Choudhury, 1995). Étant donné que les soins biparentaux (et donc la monogamie sociale) sont essentiels chez la plupart des espèces d'oiseaux monogames (Bennett et Owens, 2002), le divorce représenterait un moyen d'améliorer les partenariats potentiellement problématiques qui peuvent résulter de différents types de facteurs impliqués dans le choix initial du partenaire (Johnston et Ryder, 1987; Moller, 1992; Sullivan, 1994; Choudhury, 1995; Botero et Rubenstein, 2012), et/ou d'obtenir une progéniture plus diversifiée génétiquement (voir les références dans Arnqvist et Kirkpatrick, 2005). Deux groupes principaux d'hypothèses ont été proposés pour expliquer le divorce. Le divorce pourrait être une stratégie adaptative qui augmente le succès de la reproduction d'au moins un des deux partenaires ou être un événement aléatoire qui résulte d'une autre stratégie (voir la revue de Choudhury, 1995). Pour que le divorce soit une stratégie adaptative dans la sélection du partenaire, les conditions sont que le succès de reproduction soit faible avant le changement de partenaire (Dubois et Cézilly, 2002) ou que le succès de reproduction augmente ensuite avec le nouveau partenaire (Choudhury,

1995; Black, 1996), ou les deux. En d'autres termes, le divorce pourrait être considéré comme une réponse à des conditions environnementales et de reproduction défavorables et ainsi, une forme de flexibilité comportementale.

Cependant, le début d'une relation avec un nouveau partenaire est associé à différents types de coûts. Comme décrit par Ens *et al.* (1996), au moins quatre types de coûts différents peuvent être envisagés : les coûts liés à la recherche d'un nouveau partenaire, à la lutte contre les rivaux, au fait de se retrouver avec un partenaire de moindre qualité et les coûts liés à une inefficacité initiale de la reproduction avec un nouveau partenaire. Au niveau individuel, ces conséquences peuvent augmenter le stress physiologique, notamment si un individu d'une espèce à soins biparentaux obligatoires doit compenser la diminution de l'effort parental de son partenaire (Houston *et al.*, 2005). En d'autres termes, le coût ou le bénéfice qui résulte de la qualité des soins ou de l'effort d'un parent peut dépendre du comportement de son partenaire. Par exemple, dans une étude expérimentale, le taux de visite du nid comme indicateur de l'effort parental d'un étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) a été réduit (en attachant de petits poids à la base des plumes de la queue de l'oiseau), suivi d'une augmentation du niveau de soins par son partenaire (Wright et Cuthill, 1989). Cette compensation parentale observée chez de nombreuses espèces montre que les parents réagissent au comportement de l'autre (Harrison *et al.*, 2009) et, comme les soins parentaux impliquent un niveau élevé de dépenses énergétiques, toute augmentation de l'effort parental (ou de la recherche de nourriture) pourrait réduire l'état de santé du parent à la fin de la saison de reproduction. On en sait toutefois peu sur les coûts physiologiques associés au divorce et à l'appariement avec un nouveau partenaire.

1.1.5 Réponses des oiseaux marins aux changements globaux

1.1.5.1 Réponse des populations

Comme chez plusieurs espèces animales, la demande énergétique des oiseaux marins est très importante pendant la période de reproduction et la disponibilité de la ressource alimentaire influence de manière importante leur succès de reproduction (Shaffer *et al.*, 2003; Markones *et al.*, 2010). La réduction de l'acquisition de proies amène une diminution du succès reproducteur chez plusieurs espèces : chez le pétrel bleu *Halobaena caerulea* (Chastel *et al.*, 1995), le manchot du Cap *Spheniscus demersus* (Crawford *et al.*, 2006), la mouette tridactyle *Rissa tridactyla* (Wanless *et al.*, 2007) et le fou du Cap *Morus capensis* (Pichegru *et al.*, 2010). Chez plusieurs espèces d'oiseaux marins, il a été observé que plus la durée des voyages alimentaires augmente, plus la progéniture est laissée à elle-même et plus il y a des risques de

prédation, par exemple, chez le fou de Bassan *Morus bassanus* (Hamer *et al.*, 2007), le grand labbe *Catharacta skua* (Hamer *et al.*, 1991) et le guillemot marmette *Uria aalge* (Wanless *et al.*, 2005). Au niveau des populations de prédateurs supérieurs, tels que les oiseaux marins, les réductions progressives de l'abondance et de la disponibilité des ressources ont souvent une incidence qui est seulement mineure sur la dynamique des populations en raison des différentes possibilités de flexibilité comportementale des individus (décrite dans la section suivante). Il existe cependant des seuils critiques dans la disponibilité des proies en deçà desquels il n'est plus possible de compenser pour la diminution des proies disponibles. Plusieurs études théoriques et empiriques ont proposé l'existence de tels seuils (ex. : Cairns, 1987; Piatt,

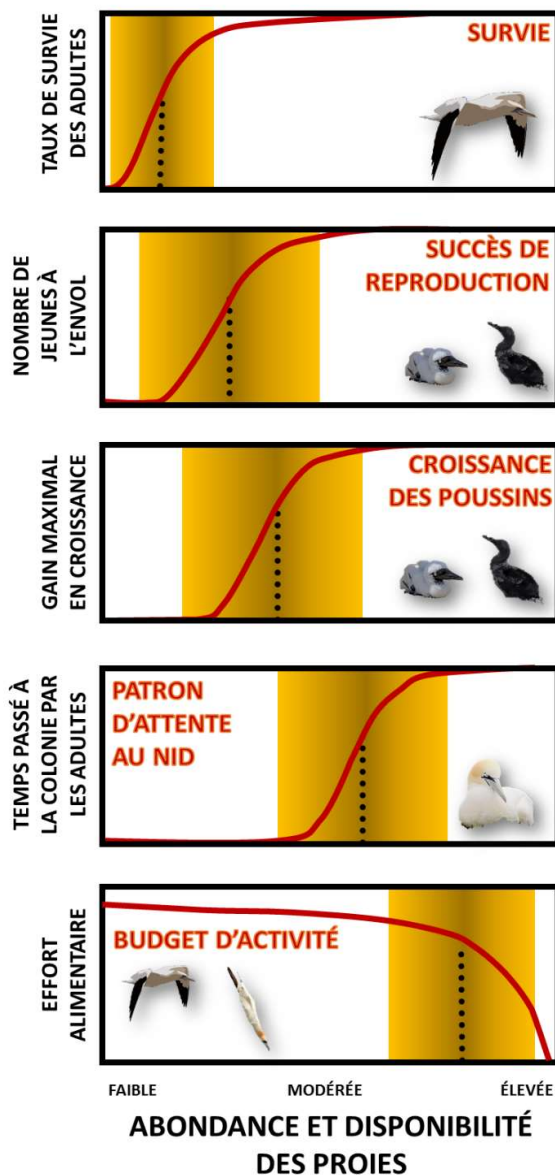


Figure 1-2 Relations théoriques prédites par Cairns (1987, 1992) entre les paramètres biologiques liés aux oiseaux marins (au niveau de la population et du comportement) et l'abondance ainsi que la disponibilité de leurs proies. Les lignes pointillées indiquent le seuil critique approximatif moyen de réponse du paramètre biologique à l'abondance ou à la disponibilité des proies. L'encadré coloré présente les limites minimale et maximale entre lesquelles les oiseaux marins devront compenser au niveau comportemental pour subvenir à leurs besoins.

1990; Cairns, 1992; Erikstad *et al.*, 1998), mais rares sont celles qui ont pu en déterminer (Piatt *et al.*, 2007; Cury *et al.*, 2011; Guillemette *et al.*, 2018).

Cairns (1987, 1992) a proposé un modèle intéressant pour déterminer des seuils critiques pour différents paramètres biologiques liés à la reproduction (**Figure 1-2**). Ce modèle répond aux deux objectifs suivants : (1) concevoir un système intégré de mesures permettant l'évaluation des densités de proies à différentes échelles temporelles et (2) stimuler le développement d'un cadre théorique rigoureux permettant de tester la relation prédateurs-proies (réponse fonctionnelle) des oiseaux dans le milieu marin. En théorie, le temps passé à s'alimenter devrait augmenter si la densité de proies disponibles diminue sur une courte échelle de temps (en heures et en jours), tandis qu'on devrait observer une diminution du temps passé au nid par les parents si cette diminution perdure (en jours). Plus une densité faible de nourriture se maintient longtemps et plus il y a des risques que les autres paramètres reproductifs soient affectés : la croissance des poussins et ensuite le succès de reproduction. C'est en deçà d'un seuil très faible de densité de proies, maintenus pendant une longue période de temps, que la survie des adultes peut être affectée, sachant que les espèces longévives favorisent toujours leur survie aux dépens de leur reproduction (Erikstad *et al.*, 1998).

1.1.5.2 Réponses comportementales

Le comportement alimentaire des oiseaux marins en période de reproduction est fortement influencé par l'utilisation double de la terre ferme et de la mer et par le fait qu'ils s'alimentent toujours à partir du même point central (ex.: central-place foragers; Orians et Pearson, 1979; voir l'**annexe 1** pour le résumé des modèles et des théories qui décrivent les relations prédateurs-proies pouvant influencer la dynamique des populations et l'écologie alimentaire des oiseaux marins). En raison de la compétition qui existe autour d'une colonie pour les ressources alimentaires, le comportement alimentaire des oiseaux marins est également dépendant de la taille de la population. On note les caractéristiques suivantes : (1) la taille des zones d'alimentation est directement proportionnelle à la taille des colonies d'oiseaux (Ainley *et al.*, 2004); (2) dans les colonies de grande taille, les zones d'alimentation prennent de l'expansion au fur et à mesure que la saison de reproduction avance afin de subvenir aux besoins grandissants des poussins et des parents (Ainley *et al.*, 2004; Lyver *et al.*, 2011); (3) dans les colonies de grande taille, la charge des aliments ramenés aux poussins diminue également à mesure que la durée des voyages d'alimentation augmente (en raison du point 2) (Ainley *et al.*, 1998); (4) l'arrivée de compétiteurs tend à accroître l'effort consacré à l'alimentation (Ainley *et al.*, 2006) et (5) le coût énergétique lié à la quête alimentaire est normalement

plus élevé qu'en dehors de la période de reproduction (Ballance *et al.*, 2009). La séparation spatiale entre le lieu de reproduction et le lieu d'acquisition de nourriture a pour conséquence que le *fitness* (ou valeur adaptative) des individus ainsi que l'efficacité de leurs stratégies de quête alimentaire détermineront la répartition équilibrée de l'énergie entre l'acquisition et les dépenses, afin de survivre, de croître et de se reproduire (Lack, 1968; Boggs, 1992).

Les oiseaux marins sont donc soumis à des pressions importantes, mais leur flexibilité comportementale leur permet de varier leurs stratégies pour s'ajuster aux variations de disponibilité des proies. Or, la réponse fonctionnelle des prédateurs peut également être adaptée et utilisée au niveau individuel (Hassell *et al.*, 1977) afin d'étudier les processus décisionnels de compensation comportementale liés à la réduction de la densité des proies disponibles (**Figure 1-3**). En bas d'une certaine densité de proies ou lorsque les conditions environnementales se dégradent, les oiseaux marins ne peuvent subvenir à leurs besoins et leur survie est menacée (zone rouge dans la Figure 1-3; Barbraud *et*

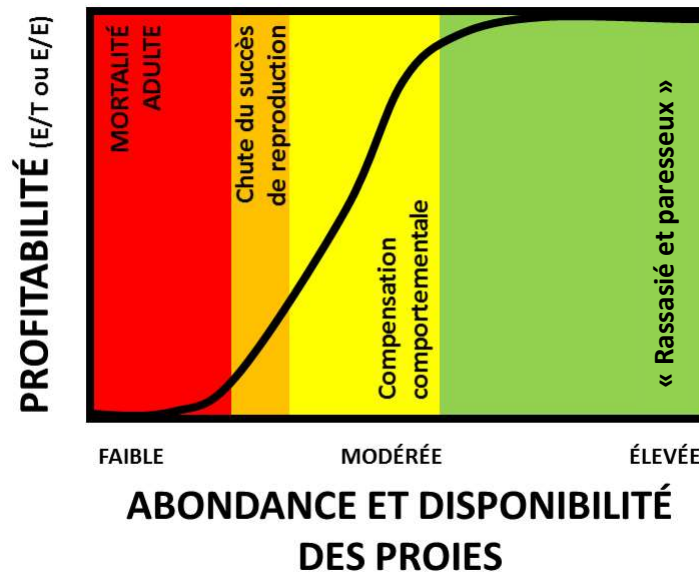


Figure 1-3 Réponse fonctionnelle d'un prédateur à la densité de proies disponibles dans laquelle il existe un seuil critique de proies en deçà duquel la mortalité adulte est fortement probable (zone rouge), un autre seuil en bas duquel le succès de reproduction est compromis (zone orange) et un autre en bas duquel le prédateur doit modifier son comportement afin d'ingérer une quantité de proies profitables suffisante (zone jaune). Au-delà de ce seuil, le prédateur est « rassasié et paresseux » (*full and lazy*) (adapté de Hassell *et al.*, 1977; par Jeschke, 2007). La profitabilité peut s'exprimer en énergie acquise par unité de temps (E/T) ou par énergie acquise par énergie dépensée (E/E).

al., 2000; Oro et Furness, 2002). Lorsque les conditions s'améliorent et que la densité de proies augmente, plus d'énergie peut être investie dans la reproduction, mais il faut l'atteinte d'un seuil minimal (à la frontière de la zone orange et de la zone jaune) pour que les parents n'aient pas de difficultés à nourrir leurs jeunes et que le succès de reproduction soit assuré (Furness et Tasker, 2000; Frederiksen *et al.*, 2004). Entre le seuil critique inférieur et le seuil critique supérieur (illustré par la zone jaune), les prédateurs devront modifier leur effort de recherche alimentaire afin de répondre aux modifications des conditions environnementales. Ces seuils varient en fonction des coûts énergétiques liés aux déplacements et de leur performance prédatrice (Furness et Tasker, 2000). Au-delà du seuil critique supérieur, les prédateurs atteignent les conditions optimales pour se reproduire (Furness, 2007) et ils adoptent un comportement de « rassasiés et paresseux » (full and lazy; Jeschke, 2007).

La capacité de compenser les variations de la disponibilité des ressources alimentaires est variable au sein d'une population. Cette flexibilité comportementale dépend des caractéristiques de l'espèce et des individus comme : leurs méthodes d'alimentation (Monaghan, 1992; Oedekoven *et al.*, 2001; Carscadden *et al.*, 2002), leur stade de reproduction (incubation ou élevage des poussins; Shaffer *et al.*, 2003; Green *et al.*, 2005), leur expérience (Forslund et Pärt, 1995; Ratcliffe *et al.*, 1998; Daunt *et al.*, 2007), leur condition corporelle (Weimerskirch, 1999), le potentiel reproducteur de la progéniture (c'est-à-dire l'âge du poussin; Erikstad *et al.*, 1997) et leur personnalité (Patrick et Weimerskirch, 2014).

Les oiseaux marins peuvent modifier leur comportement d'acquisition des ressources de différentes manières :

- **Variation du régime alimentaire.** Ils peuvent varier leur régime alimentaire en s'alimentant des proies de substitutions disponibles même si elles sont moins profitables (Litzow *et al.*, 2002; Lescroël et Bost, 2005; Pinaud *et al.*, 2005; Wilson *et al.*, 2005). Quand un type de proies fait preuve d'un changement dans sa distribution (ex. : Montevecchi et Myers, 1997) ou son abondance (par la pêche, Furness, 2007), certaines espèces d'oiseaux marins choisissent des proies de moins grande valeur nutritive ou nécessitant plus de temps de manipulation (Hamer *et al.*, 2007). Certaines espèces comme les fulmars boréaux (*Fulmarus glacialis*), bénéficieraient également des déchets de pêche dans certaines zones où les pêcheries industrielles se sont développées (Garthe *et al.*, 1996; Phillips et Hamer, 1999). Toutefois, d'autres espèces ou populations changeraient parfois de régime alimentaire pour des proies moins profitables et ceci produirait une réduction significative du succès

reproducteur (junk-food hypothesis; Alverson, 1992; Anderson et Piatt, 1999; Benson et Trites, 2002; Romano *et al.*, 2006).

- **Modulation de l'effort alimentaire.** Quand les proies deviennent moins accessibles ou disponibles à proximité des colonies, les oiseaux marins peuvent consacrer une plus grande part de leur budget de temps à la recherche alimentaire, en diminuant toutefois le temps passé au nid (Ojowski *et al.*, 2001; Lewis *et al.*, 2004a). Certaines espèces vont par exemple augmenter la durée des voyages alimentaires (Becker et Beissinger, 2003; Pinaud *et al.*, 2005; Harding *et al.*, 2007; Pichegru *et al.*, 2010; Guillemette *et al.*, 2018). Chez les oiseaux plongeurs, certaines espèces vont adapter leur profondeur de plongée en fonction des profondeurs des proies et d'autres vont augmenter leur temps passé à plonger, la durée des plongées et le nombre de plongées (Green *et al.*, 2005; Grémillet *et al.*, 2005; Hedd *et al.*, 2009).
- **Changement de zones d'alimentation.** Lorsque les conditions dans certains endroits se détériorent ou que la compétition intraspécifique est forte, certaines espèces d'oiseaux marins ont la capacité de se déplacer sur de très longues distances sans affecter leur succès de reproduction (Lewis *et al.*, 2001; Becker et Beissinger, 2003; Shaffer *et al.*, 2003; Hamer *et al.*, 2007).
- **Ajustement des déplacements.** Les oiseaux marins ont la capacité de modifier leur trajectoire en fonction de la densité des proies, puisque leurs proies sont souvent en parcelles concentrées (banc de poissons) et que plusieurs espèces possèdent des facultés olfactives développées (Nevitt et Bonadonna, 2005), une capacité de détection visuelle des congénères en train de pêcher (*local enhancement*; Fauchald, 2009) et une aptitude à mémoriser les zones d'alimentation connues (Davoren *et al.*, 2003). Lorsque la densité de proies est faible, les oiseaux marins peuvent augmenter la vitesse et la linéarité de leur déplacement afin de trouver une zone d'alimentation plus profitable. Lorsque la densité est forte, ils peuvent ralentir et les mouvements deviennent plus sinueux (Benhamou, 1992).

1.1.5.3 Réponses physiologiques et stress

1.1.5.3.1 Concept de stress

Historiquement, le terme « stress » a été utilisé pour référer à différents concepts incluant : (1) stimulus nuisible auquel un individu est exposé, (2) réponses physiologique et comportementale d'adaptation à ces stimuli et (3) stimulation excessive des réponses d'adaptation qui se traduit en maladie (Toates, 1995; Moberg et Mench, 2000). La première définition correspond plutôt à des « facteurs de stress », la

deuxième à la « réponse au stress » tandis que la troisième serait le « stress chronique » selon Romero (2004). Il propose donc la définition suivante du « stress » : « l'ensemble des réactions non spécifiques (physiologique, métabolique et comportementale) d'un organisme soumis à des pressions ou à des contraintes de l'environnement ». En d'autres termes, le stress est un mécanisme de survie, une réponse physiologique nécessaire pour répondre aux changements environnementaux et s'y ajuster.

1.1.5.3.2 Réponses physiologiques

La performance physiologique, conjointement avec la flexibilité comportementale décrite plus haut, constitue un déterminant majeur de la tolérance d'une espèce (et par le fait même d'un individu) à la variabilité et au changement de l'environnement (Doney *et al.*, 2012). De nouvelles conditions environnementales qui émergent peuvent être tolérées sur le plan physiologique, et ainsi permettre l'acclimatation (ajustement de la physiologie au sein d'un individu) ou l'adaptation (augmentation du nombre et de la reproduction des génotypes tolérants au cours des générations), ou bien intolérables et entraîner la dispersion (des individus ou des populations), la modification de la phénologie, la mort et même l'extinction (Parmesan, 2006). Les changements globaux peuvent bénéficier à certaines espèces ou populations en raison d'une plus grande disponibilité de la nourriture, d'une réduction des coûts physiologiques d'entretien (ex. : thermorégulation) ou de la diminution de la compétition et de la prédation (Doney *et al.*, 2012). Certains peuvent donc connaître une survie, une reproduction et une croissance plus élevée et donc, être qualifiés de « gagnants » dans cet environnement en mutation. Dans de nombreux cas en revanche, le changement des conditions environnementales en dehors de la gamme normale de variabilité est stressant, entraînant ainsi des performances physiologiques suboptimales et créant ainsi les « perdants » des changements globaux. Pour ces individus, les conditions plus stressantes peuvent conduire à une mortalité plus élevée, une croissance plus faible, une taille plus petite, un état de santé plus faible et une reproduction plus réduite (Doney *et al.*, 2012; Dorresteijn *et al.*, 2012; Barrett *et al.*, 2015).

Chez les animaux caractérisés par une longue période de reproduction, tels les oiseaux marins, les réserves corporelles sont essentielles pour maintenir les fonctions vitales durant des périodes de jeûne (Drent et Daan, 1980; Ricklefs, 1983; Stearns, 1992). Trois phases illustrant la réponse physiologique à ce facteur de stress peuvent être détectées par des variations de certains marqueurs sanguins nutritionnels (**Figure 1-4**) et peuvent différer en fonction du niveau d'activité dans chacune de ces phases (**Tableau 1.4**). Dans la première phase suivant la prise d'un repas (phase I : postprandiale), le glycogène hépatique et

musculaire est utilisé comme principale source d'énergie (Alonso-Alvarez et Ferrer, 2001). Ensuite, dans la seconde phase, la bêta-oxydation des lipides permet d'aller mobiliser d'importantes réserves d'énergie (Cherel et Le Maho, 1985; Caloin, 2004). On constate alors une augmentation des concentrations plasmatiques de glycérol et de β -hydroxybutyrate (un corps cétonique) ainsi qu'une diminution de la concentration des triglycérides (Castellini et Rea, 1992). Dans la dernière phase, les animaux commencent à dégrader leurs protéines afin de les utiliser comme source d'énergie. Par conséquent, une augmentation de la concentration des déchets azotés (urée, acide urique, ammoniac, créatinine) peut être observée lorsque les métabolites lipidiques sont à leur minimum (Cherel *et al.*, 1988; Castellini et Rea, 1992; Caloin, 2004). Le contrôle de ces différentes phases est principalement stimulé par les hormones produites par l'axe hypothalamo-hypophyso-surrénalien (HPA pour *hypothalamic-pituitary-adrenal axis*) (Romero et Remage-Healey, 2000; Love *et al.*, 2004; Chastel *et al.*, 2005).

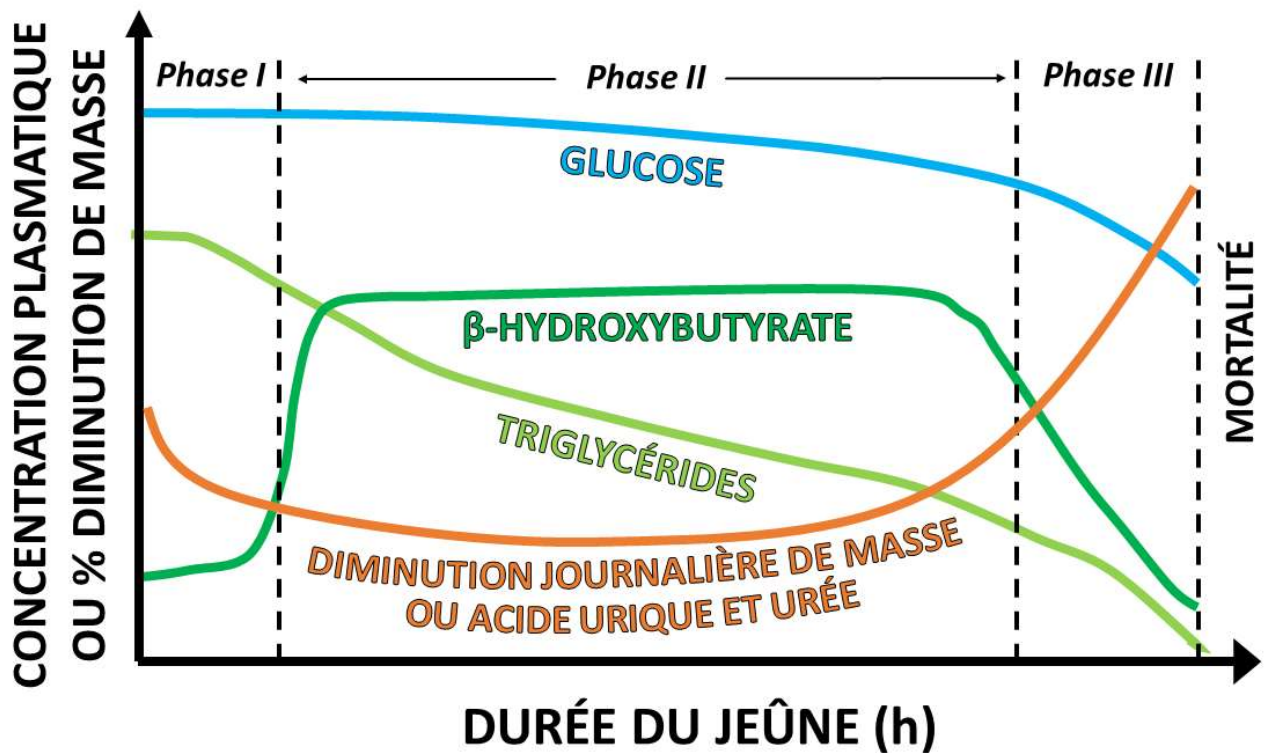


Figure 1-4 Changement séquentiel théorique de la concentration en glucose, bêta-hydroxybutyrate, triglycérides, acide urique et urée en fonction de la durée d'un jeûne ainsi que la diminution journalière de masse (modifié de Alonso-Alvarez et Ferrer, 2001; et de Khalilieh *et al.*, 2012).

Tableau 1.4 Aperçu schématisé des niveaux relatifs de métabolites plasmatiques en fonction de cinq états physiologiques (modifié de Jenni-Eiermann et Jenni, 1998)

Métabolites	PHASE I	PHASE II		PHASE III	
	(POST-PRANDIAL)	Activité faible	Activité élevée	Activité faible	Activité élevée
Triglycérides (TRIG)	++	-	++ ^a - et + ^b	nd	↓ ^a
Acides gras libres	-	++	++	↓	↓ ^a
Glycérol	-	++	++	nd	↓ ^a
β-hydroxy-butyrate (BHB)	-	++	+ ^a ++ ^c	↓	+ ^a
Acide urique (URIC)	++	-	++	↑↑	↑↑ ^a

^a chez les petits passereaux, ^b chez des oiseaux plus gros, ^c chez les pigeons, - : faible, + : intermédiaire, ++ : élevé, ↓ : diminution, ↑ : augmentation

1.1.5.3.3 Réponses hormonales

Chez les vertébrés, la réponse hormonale aux facteurs de stress implique deux voies principales chez les oiseaux : (i) la libération de catécholamines par la médullosurrénale, provoquée par une réponse rapide et quasi instantanée du système nerveux autonome, et (ii) une libération plus lente de glucocorticoïdes suite à l'activation de l'axe HPA, qui soutient une réponse à plus long terme (Blas et Fairhurst, 2022). Les glucocorticoïdes produites par l'axe HPA sont utilisées comme biomarqueurs des effets combinés de la santé, des contraintes physiologiques, de l'allocation énergétique, de la qualité de l'habitat et des perturbations anthropogéniques (Romero, 2004; Wingfield et Boonstra, 2013). On note entre autres l'utilisation des hormones stéroïdes surrénaliennes telles que le cortisol (chez les poissons et les mammifères) et la corticostérone (chez les reptiles et les oiseaux) (Wingfield *et al.*, 1997). Chez les oiseaux, une augmentation de la sécrétion de corticostérone est corrélée à différents événements à court terme (ex. : en période de disette, Wingfield, 1994) et à plus long terme (pendant l'hivernage, les migrations et la reproduction, Romero *et al.*, 1997). Cette hormone régule plusieurs processus physiologiques, ayant ainsi comme conséquence de modifier les comportements des individus dans certaines périodes critiques. Par exemple, elle permet de moduler l'effort alimentaire, de déclencher promptement une migration et de mobiliser les réserves énergétiques stockées afin d'augmenter les activités locomotrices (Astheimer *et*

al., 1992; Bray, 1993; Wingfield *et al.*, 1997). Elle peut donc augmenter les chances de survies pendant une période de pénurie des ressources alimentaires (Astheimer *et al.*, 1992), mais elle peut aussi conduire à un échec de la reproduction (Silverin, 1986). Chez les espèces longévives, comme chez les oiseaux marins, le niveau de corticostérone est maintenu à un niveau élevé tout au long de la période de reproduction probablement pour assurer leur survie post-reproduction et la possibilité d'une future reproduction (Wingfield *et al.*, 1995; Kitaysky *et al.*, 1999; Kitaysky *et al.*, 2007). Le phénomène est différent chez les passereaux : ils augmentent leur niveau de corticostérone au début de l'incubation (Romero *et al.*, 1997) et le réduisent considérablement pendant l'élevage des poussins (Astheimer *et al.*, 1994; Wingfield *et al.*, 1995). Il a également été remarqué que lorsque les réserves en lipides diminuent chez les oiseaux marins en période de reproduction, la sécrétion de corticostérone augmente (Cherel *et al.*, 1988; Kitaysky *et al.*, 1999), ce qui est censé augmenter l'effort alimentaire (Astheimer *et al.*, 1995) et permettre la mobilisation des ressources énergétiques stockées (Romero et Ramage-Healey, 2000).

Les variations des concentrations de corticostérone comme biomarqueurs de santé et de la réponse individuelle (ex. : Romero, 2004; Wingfield et Boonstra, 2013) et populationnelle (Busch et Hayward, 2009) aux changements globaux ont souvent été utilisées dans les études en conservation. Plusieurs facteurs mènent cependant à une difficulté à interpréter les résultats pour les animaux qui ne sont pas en captivité (Johnstone *et al.*, 2012). De plus, quoi que l'étude de la corticostérone soit impliquée dans la mobilisation des réserves énergétiques, la quête alimentaire, la survie et la reproduction (Romero, 2004), elle ne tient pas compte du fait que l'acquisition d'énergie doit se faire au détriment d'autres fonctions physiologiques, comme par exemple, en diminuant les capacités reproductrices et en ayant un effet immunosuppresseur (Romero, 2004; Wingfield et Boonstra, 2013). Leur potentiel comme molécules bioindicatrices de l'état de santé général d'un organisme reste donc plutôt limité et hasardeux.

1.1.5.3.4 Stress oxydant

Puisque les hormones stéroïdes liées au stress augmentent également le métabolisme, un autre coût potentiel de la réponse aux facteurs de stress découlant des changements globaux est d'augmenter la production de dérivés réactifs de l'oxygène (DRO ou ROS – *reactive oxygen species*). Les DRO sont produits principalement par le métabolisme mitochondrial lors d'activités aérobies. Lorsqu'ils sont produits en grande quantité, ils peuvent causer des dommages importants en oxydant les composés organiques cellulaires si les défenses antioxydantes ne sont pas suffisantes. Ce déséquilibre entre la production excessive de DRO et les capacités antioxydantes est ce que l'on appelle le stress oxydant (**Figure 1-5**) (Sies, 1997; Halliwell et Gutteridge, 2015).

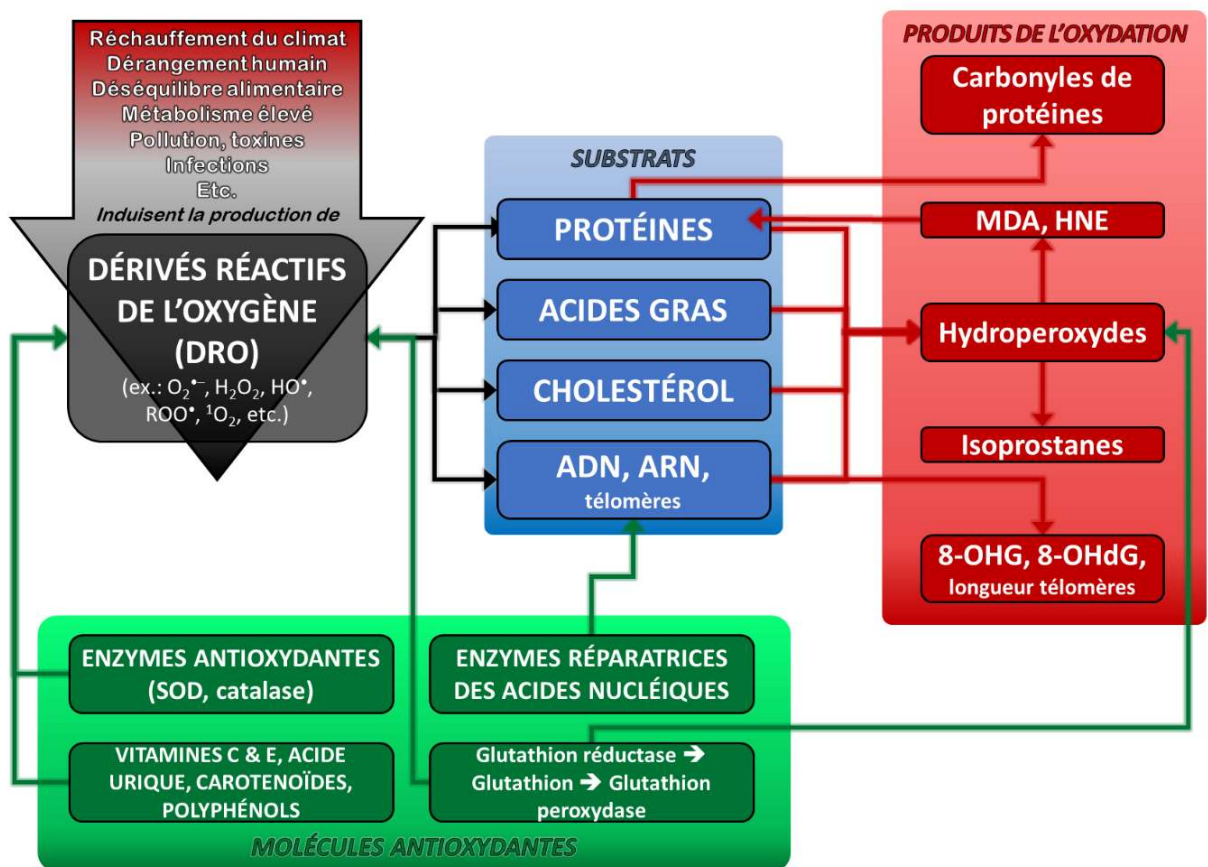


Figure 1-5 Représentation schématique et simplifiée des interactions moléculaires entre les molécules antioxydantes (EN VERT) et quelques-uns des biomarqueurs les plus communs du dommage oxydant (EN ROUGE). Ce dernier est causé par l'augmentation des dérivés réactifs de l'oxygène (DRO) dans l'organisme. Lorsque ceux-ci augmentent au détriment de la capacité antioxydante, c'est ce que l'on appelle le stress oxydant. *Légende : MDA : malondialdéhyde, HNE : 4-hydroxy-2-nonenal, 8-OHG : 8-hydroxyguanosine, 8-OHdG : 8-Hydroxydeoxyguanosine, SOD : superoxyde dismutase* (schéma inspiré et modifié de Beaulieu et Costantini, 2014).

La mesure du stress oxydant est particulièrement pertinente comme mesure du fitness, parce que des niveaux élevés peuvent compromettre directement la croissance, la survie et la reproduction (Monaghan *et al.*, 2009; Costantini, 2014). C'est une nécessité importante pour les individus de gérer de manière efficace le stress oxydant afin d'optimiser les compromis entre la reproduction et la survie. En effet, un investissement important dans la reproduction résulte en une augmentation importante du stress oxydant, laquelle peut se traduire en des effets dommageables importants qui peuvent mener à une diminution de la survie (Costantini, 2014).

Plusieurs perturbations environnementales, d'origine anthropique ou naturelle, peuvent affecter le statut oxydant d'un animal. Pour des raisons anxiogènes, la présence directe des humains et le dérangement qu'ils peuvent causer ainsi que l'augmentation des risques de prédation augmentent les dommages oxydants et diminuent les défenses antioxydantes (Bouayed *et al.*, 2009; Travers *et al.*, 2010). Plusieurs pesticides agissent en augmentant la production de DRO chez les organismes qui sont ciblés (ex. : le paraquat augmente la production de DRO des plantes afin de les éliminer; Jones et Vale, 2000). On observe le même phénomène avec les métaux (Koivula et Eeva, 2010) et les radiations ionisantes (Bonisoli-Alquati *et al.*, 2010). Les effets sont souvent les mêmes chez les animaux qui y sont exposés, c'est-à-dire que le dommage oxydant augmente et peut nuire à des fonctions physiologiques importantes (van Oers *et al.*, 2005). Les dommages oxydants augmentent également, en même temps que les défenses antioxydantes diminuent, lorsque des organismes ecto- ou endothermes sont soumis à des stress thermiques et à un déséquilibre hydrique (França *et al.*, 2007; Sahin *et al.*, 2012; Dai, 2013). Les infections, lorsqu'elles sont couplées à une condition pro-oxydante, augmentent également le stress oxydant. Il a par exemple été observé chez la rousserolle des Seychelles (*Acrocephalus sechellensis*), infectée ou non par la malaria, que les capacités antioxydantes ainsi que les dommages oxydants étaient les mêmes pendant l'incubation, mais que lorsque l'effort alimentaire augmentait pendant la période de nourrissage des poussins, les parents infectés présentaient un stress oxydant beaucoup plus important que ceux qui ne l'étaient pas (van de Crommenacker *et al.*, 2012). Comme les changements climatiques et les perturbations anthropiques peuvent également influencer la distribution des proies, ils peuvent par conséquent diminuer leur disponibilité et affecter les prédateurs en augmentant leur effort alimentaire ainsi que le stress oxydant (Beaulieu *et al.*, 2011). Il a d'ailleurs été observé que le jeûne prolongé pouvait entraîner une augmentation du stress oxydant chez plusieurs espèces animales (Morales *et al.*, 2004; van de Crommenacker *et al.*, 2011).

La résistance au stress oxydant a été évaluée dans une méta-analyse de 100 articles présentant 82 espèces, des poissons aux mammifères en passant par les oiseaux et les reptiles (Costantini, 2017). Les différences sexuelles concernant le stress oxydant seraient plus importantes chez les espèces ovipares et chez celles pour qui la progéniture reçoit des soins des deux parents, mais il n'y aurait pas de différences entre les mâles et les femelles concernant leur résistance au stress oxydant (chez les poissons, les oiseaux et les mammifères).

Plusieurs biomarqueurs peuvent être utilisés pour quantifier le dommage oxydant (voir le tableau de l'annexe 2; Beaulieu et Costantini, 2014). Ceux-ci répondent non seulement aux augmentations de glucocorticoïdes (comme la corticostérone), mais aussi à d'autres facteurs physiologiques (ex. : réponse immunitaire), physiques (augmentation de température) et chimiques (ex. : pesticides, toxines; Beaulieu et Costantini, 2014). Il a également été démontré que, à l'instar des glucocorticoïdes, les biomarqueurs du stress oxydant permettent de distinguer la réponse immédiate à un facteur de stress (*acute exposure*) de la réponse prolongée (*chronic exposure*). Par exemple, dans leur méta-analyse, Costantini *et al.* (2011) ont démontré que le stress oxydant augmente avec la durée d'un stress d'origine physiologique et que lors d'une exposition aiguë à un facteur de stress, la réponse résulte plus en une augmentation des défenses antioxydantes.

Pour éviter les effets néfastes du stress oxydant, les animaux ont la possibilité de produire et/ou de mobiliser des défenses antioxydantes d'origine endogène et/ou exogène (revues par Beaulieu et Costantini, 2014) (**annexe C**). La capacité antioxydante d'un organisme peut être comprise comme un « filtre » qui intercepte les dérivés réactifs de l'oxygène afin de prévenir les dommages oxydants dans les organismes. Devant les mêmes facteurs de stress, un même individu subit plus de dommage oxydant s'il a des défenses antioxydantes moins importantes et vice-versa (**Figure 1.6**, Skrip et McWilliams, 2016). Bien que les capacités enzymatiques antioxydantes puissent être stimulées chez certaines espèces (Ji, 2008), plusieurs espèces d'oiseaux modifieraient plutôt leur régime alimentaire pour maximiser la quantité d'antioxydants, au détriment de proies plus énergétiques, dans des périodes critiques comme les migrations (Catard *et al.*, 2000; Finkel et Holbrook, 2000). En effet, les capacités antioxydantes

plasmatiques non enzymatiques sont déterminées en grande partie par la concentration d'antioxydants présents dans les aliments (Cohen et McGraw, 2009).

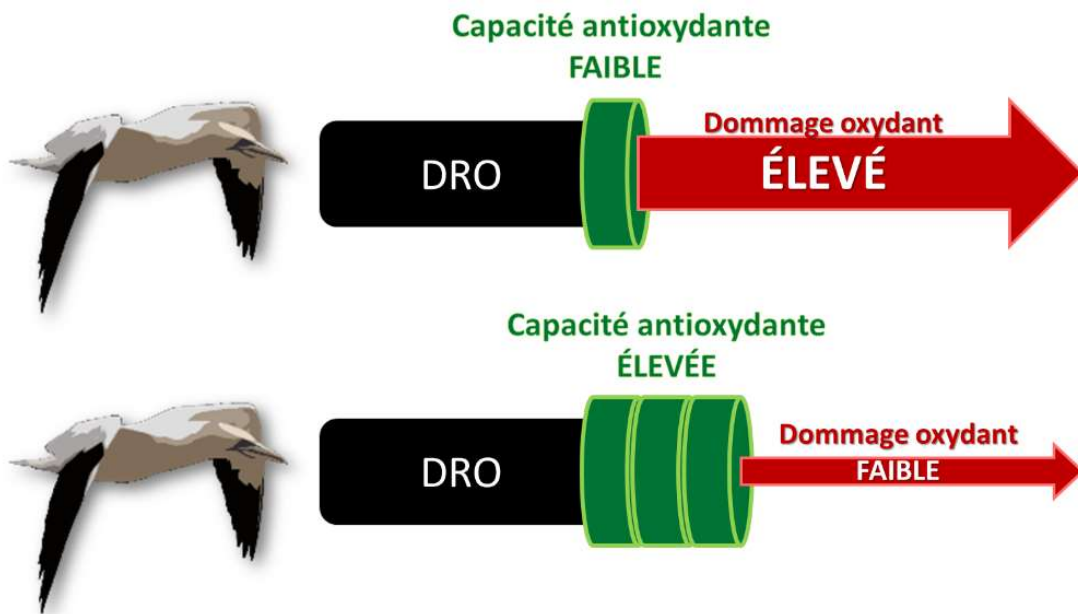


Figure 1-6 La capacité antioxydante d'un animal peut être illustrée comme un filtre qui intercepte les dérivés réactifs de l'oxygène (DRO) produits par différents facteurs de stress. Pour une même quantité de DRO et/ou pour une situation similaire, un individu possédant une plus grande capacité antioxydante subira des dommages oxydants moins importants (modifiée de Skrip et McWilliams, 2016).

De plus, au niveau cellulaire, la susceptibilité au stress oxydant, ou à la peroxydation, peut être amplifiée par le nombre croissant de doubles liaisons sur la chaîne carbonée des acides gras qui composent les membranes cellulaires. Les acides gras polyinsaturés (*polyunsaturated fatty acids*, PUFA) sont des cibles plus facilement endommagées par les DRO et sont également des amplificateurs du stress oxydant (Halliwell et Gutteridge, 2015). Des proportions plus élevées de PUFA dans les membranes ont tendance à augmenter le stress oxydant dans les tissus des vertébrés et à favoriser l'accélération du vieillissement en réduisant la durée de vie potentielle (revue par Hulbert *et al.*, 2007; Blier *et al.*, 2017). Or, la composition membranaire en acides gras varie en fonction de l'alimentation (Hulbert *et al.*, 2007; Abbott *et al.*, 2012). Lorsque le régime alimentaire d'un animal contient principalement des PUFAs à longue chaîne (par exemple, les poissons gras comme le maquereau et le hareng), on peut s'attendre à ce que le régime alimentaire et la composition en acides gras jouent un rôle important dans la modulation du stress oxydant. Les PUFAs contiennent des familles d'acides gras oméga-3 (ω 3) et oméga-6 (ω 6) connues pour être impliquées dans les performances cognitives chez les mammifères (Joffre *et al.*, 2014) et chez les oiseaux (Lamarre *et al.*, 2021). Chez l'être humain, les ω 3 seraient bénéfiques pour la cognition grâce à leurs propriétés anti-inflammatoires qui contribuent à maintenir un flux sanguin élevé vers le cerveau (Calder,

2013; Bazinet et Layé, 2014). Les ω_6 sont quant à eux les précurseurs des médiateurs pro-inflammatoires et stimulent la production et l'activité des facteurs pro-inflammatoires (Innes et Calder, 2018). Bien que l'inflammation soit un processus normal, des niveaux excessifs peuvent entraîner des dommages tissulaires incontrôlés, des pathologies et des maladies. Par conséquent, l'étude du rapport ω_6/ω_3 dans le sang peut contribuer à fournir des informations intéressantes sur le statut de susceptibilité à l'inflammation (potentiel pro- vs anti-inflammatoire) chez les animaux (Larsson *et al.*, 2004). En outre, la variation de la concentration plasmatique en albumine (ALB) et en globuline (GLOB), ainsi que le rapport ALB/GLOB (rapport A/G) sont utilisés pour informer sur l'inflammation survenue chez un animal (Całkosiński *et al.*, 2016).

Comme le stress oxydant a un effet significativement néfaste sur le fitness des individus, il pourrait même être étudié non seulement pour décrire des phénomènes, mais également pour prédire les perspectives individuelles liées au recrutement, au succès à l'envol ou à la survie chez quelques espèces d'oiseaux (Saino *et al.*, 2011; Noguera *et al.*, 2012; Losdat *et al.*, 2013). Pour leur caractère prédictif, et parce qu'on constate également des différences marquées dans le niveau de stress oxydant de différentes populations (Beaulieu *et al.*, 2013), les biomarqueurs du stress oxydant sont des outils de plus en plus utilisés pour qualifier la santé des individus ainsi que des populations (Cooke *et al.*, 2013).

1.1.5.3.5 Dynamique télomérique

Les hauts niveaux de stress oxydant sont directement reliés au taux de raccourcissement des télomères et à la sénescence cellulaire (Weinert et Timiras, 2003). Les télomères sont des séquences répétées de nucléotides (TTAGGG_n) qui ne contiennent aucun gène et qui coiffent les extrémités de chacun des chromosomes (Aubert et Lansdorp, 2008). Ils jouent un rôle important dans la protection de l'intégrité des chromosomes (Blackburn, 1991). La longueur des télomères est hétérogène au sein d'un organisme, elle varie en fonction de l'exposition au stress d'un tissu, du potentiel répliatif d'une cellule, ainsi qu'au sein même d'un noyau (ex. : chez l'être humain, les chromosomes 4q, 1p, 3p et 5p ont des télomères plus longs que la moyenne, alors que les chromosomes 17p, 22q, 19p, et 20q ont des télomères plus courts que la moyenne (Martens *et al.*, 1998)). La fonction primaire des télomères est de protéger le génome en empêchant la dégradation de l'extrémité de l'ADN grâce à sa structure en forme de boucle qui camoufle l'extrémité de la molécule et inhibe simultanément l'action des nucléases (Blackburn, 1991; Giraud-Panis *et al.*, 2013).

Les télomères sont particulièrement vulnérables à l'attaque des DRO et par conséquent, une augmentation du stress oxydant peut provoquer leur raccourcissement (Von Zglinicki, 2002; Rubio *et al.*, 2004; Richter et von Zglinicki, 2007; Houben *et al.*, 2008). Or, le raccourcissement des télomères jusqu'à une longueur minimale critique induit un arrêt permanent du cycle cellulaire (Hornsby, 2006; Capper *et al.*, 2007), et ainsi la sénescence cellulaire (Bodnar *et al.*, 1998; Wright et Shay, 2001). Il a été démontré chez les souris que les individus avec des télomères courts présentaient de multiples troubles causés par une régénération tissulaire défailante (Blasco, 2007). Chez l'être humain, des télomères courts ont également été identifiés comme étant un facteur de risque pour les maladies cardiovasculaires (Samani *et al.*, 2001), la cirrhose hépatique (Mason *et al.*, 2005), la fibrose pulmonaire (Armanios *et al.*, 2007), le diabète (Valdes *et al.*, 2005) et la maladie d'Alzheimer (Honig *et al.*, 2006). Des études réalisées avec des oiseaux en milieu naturel ont également démontré que les individus avec les plus petits télomères ou avec les taux les plus élevés de raccourcissement présentaient les perspectives de survie les plus faibles (Hausmann *et al.*, 2005; Pauliny *et al.*, 2006; Bize *et al.*, 2009; Salomons *et al.*, 2009). Le taux de changement des télomères (*telomere rate of change*, TROC) a d'ailleurs été décrit comme un meilleur prédicteur de la survie adulte que l'âge chez les oiseaux vivant en liberté (Bize *et al.*, 2009; Salomons *et al.*, 2009) et comme un biomarqueur de stress cumulé (Asghar *et al.*, 2015; Bateson, 2016) permettant d'explorer les mécanismes impliqués dans les coût physiologiques de la reproduction (Williams, 2018).

1.2 Modèle d'étude

1.2.1 Le fou de Bassan

Le fou de Bassan (*Morus bassanus*) est un oiseau marin migrateur imposant (88 à 102 cm de longueur) (Chapdelaine, 1995; Nelson, 2002), caractérisé par son physique majestueux ainsi que par sa capacité à plonger d'une hauteur de 20 à 40 m pour se nourrir (Nelson, 2002) (**Figure 1-7**). On le retrouve tout le long de la côte est américaine jusqu'au golfe du Mexique en dehors de la période de reproduction (Moisan et Scherrer, 1973; Fifield *et al.*, 2014). Il est considéré comme un migrateur différentiel puisqu'on observe une grande variabilité des distances de migration au sein des individus nichant sur les mêmes colonies (Cristol *et al.*, 1999).

Avec des longues ailes étroites, ses courtes pattes palmées à 4 doigts et son bec conçu pour capturer facilement des poissons, il réussit à attraper ses proies en plongeant à grande vitesse dans l'eau (Garthe *et al.*, 2000). Il est la plupart du temps en mer, sauf pendant la reproduction. Il existe présentement 6 colonies bien établies au Canada (Chardine *et al.*, 2013). C'est un oiseau qui niche dans les falaises et sur les plateaux supérieurs de certaines îles. Les populations étant habituellement très denses, il existe donc une cohabitation importante entre les fous. Cela entraîne une compétition entre les individus. Cet oiseau peut être agressif envers ses voisins et d'autres espèces pour défendre son nid. Les nids sont plus hauts que le niveau du sol dû aux matériaux dont ils sont faits (de la boue bien tapée, des algues marines et divers débris marins) qui s'accumulent au fil du temps (Nelson, 2002).

1.2.2 Reproduction du fou de Bassan

Le fou de Bassan est monogame social et se reproduit en moyenne à partir de l'âge de 5 ans. La femelle ne pond qu'un œuf à chaque fois et celui-ci est incubé par les parents en alternance pendant 44 jours. Ensuite, le poussin est élevé et nourri entre 82 et 99 jours par les adultes. La vitesse de croissance du poussin est directement reliée à son alimentation (Bouillet, 2018). Le mâle et la femelle jouent un rôle



Figure 1-7 Photos de fous de Bassan (*Morus bassanus*) prises sur l'île Bonaventure située dans le Parc national de l'île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé. (Crédits photo : Yannick Seyer, Maude Valois-Bérubé et David Pelletier)

primordial dans l'élevage de leur poussin étant donné qu'ils partagent les tâches pour le nourrir et le défendre. En effet, d'autres fous de Bassan ainsi que d'autres espèces peuvent être agressifs envers celui-ci. Selon Nelson (2002), c'est généralement le mâle qui passe plus de temps auprès du poussin que la femelle. En effet, il pourrait rester jusqu'à 40 heures d'affilées, alors que la femelle ne dépasserait rarement que 28 heures. De ce fait, la femelle ferait de plus longs voyages de pêche afin de se nourrir et de nourrir son poussin. Le nourrissage du poussin s'effectue en régurgitant une partie de la nourriture recueillie (Chapdelaine, 1995; Nelson, 2002). Lewis *et al.* (2002) notent également une différence dans le comportement alimentaire des fous de Bassan en période de reproduction : les femelles sont plus sélectives dans les zones d'alimentation, elles effectuent de plus longues et profondes plongées et passent plus de temps à la surface de la mer que les mâles, mais il n'a cependant pas observé de différences quant au temps passé à voler ainsi que pour la durée totale des voyages d'alimentation. Clark *et al.* (2021), grâce à un suivi à long terme de 11 ans, ont plutôt démontré que ces différences mâles-femelles variaient d'une année à l'autre et que les variations environnementales influençaient plus le comportement d'alimentation.

À la colonie de l'île Bonaventure, un suivi annuel de la reproduction de la population de fou de Bassan est effectué depuis 2008 par des étudiant·e·s du Laboratoire d'ornithologie marine de Rimouski. À chaque année les paramètres suivants sont mesurés : le taux de survie, le succès de reproduction (ponte, éclosion et succès à l'envol), le patron d'attente, la croissance des poussins et la variation de la masse corporelle des adultes. Le suivi du régime alimentaire (via l'analyse des régurgitations) et le déploiement d'appareils (GPS et enregistreurs de plongées) sont également effectués tout au long de la période de reproduction. De 1979 à 2005, le succès de reproduction a été très stable, avec une moyenne de productivité de 73 ± 3 %, mais entre 2008 et 2014, il a chuté dramatiquement jusqu'à 3% en 2012 (moyenne de 31 ± 18 entre 2008 et 2014) (Guillemette *et al.*, 2018). Cette diminution continue a été mise en relation avec la chute importante de la biomasse de maquereau bleu dans le golfe du Saint-Laurent (Guillemette *et al.*, 2018), mais le faible résultat de 2012 pourrait également s'expliquer par une vague de chaleur océanique qui est survenue cette année-là (Montevecchi *et al.*, 2021)

1.2.3 Régime et quête alimentaires

Pendant la période d'incubation des œufs, les fous de Bassan s'alimentent habituellement de poissons tels que le capelan (*Mallotus villosus*) et le hareng atlantique (*Clupea harengus*) et ensuite, pendant le nourrissage et l'élevage des poussins, le maquereau bleu (*Scomber scombrus*) vient à dominer le régime

alimentaire des adultes et de leur poussin (Taylor et Nettleship, 1974; Rail *et al.*, 2013; Guillemette *et al.*, 2018). On note également depuis quelques années la présence de lançon d'Amérique (*Ammodytes americanus*) dans les proies rapportées au poussin (Guillemette *et al.*, 2018). De toutes ces proies, le maquereau bleu est celle qui présente la plus grande densité énergétique ($10,3 \text{ kJ.g}^{-1}$ masse humide Montevecchi *et al.* (1984) et c'est également celle qui est la plus abondante et présente dans les études qui se sont attardées au régime alimentaire du fou de Bassan (Poulin, 1968; Lafleur, 1969; Montevecchi *et al.*, 1984; Garthe *et al.*, 2014; Guillemette *et al.*, 2018). Parce que le maquereau bleu domine son régime alimentaire pendant les mois de juillet et août, on peut donc supposer que cette espèce est sa proie préférée dans le golfe du Saint-Laurent pendant la période de nourrissage des poussins.

La méthode de pêche des fous de Bassan consiste tout d'abord à voler jusqu'à des parcelles d'alimentation afin de repérer des bancs de poissons. Ils peuvent voler à environ $58 \pm 2 \text{ km.h}^{-1}$ ($43 - 84 \text{ km.h}^{-1}$) (Garthe *et al.*, 2007b). Cette vitesse leur permet d'aller pêcher jusqu'à plusieurs centaines de kilomètres de leur colonie pour trouver une proie (Nelson, 2002). Puis, ils tournoient à environ $37 \pm 3 \text{ m}$ au-dessus de la surface de l'eau avant d'effectuer un piqué vertical à des vitesses allant jusqu'à 194 km.h^{-1} . Selon Garthe *et al.* (2014), pendant la période de nourrissage des poussins (début à mi-juillet, les proies étant principalement des maquereaux), les plongées sont courtes (moyenne de 6,3 s et maximum de 23 s) et effectuées 1,6 fois par heure de l'aube au crépuscule (entre 3 h 48 et 20 h 52, mais jamais durant la nuit). Les plongées sont également peu profondes (91% des plongées en bas de 7 m de profondeur, moyenne de 4,2 m). En général, les fous de Bassan, comme tous les membres des Sulidés, poursuivent leurs proies sous l'eau en utilisant leurs pattes ou leurs ailes (Schreiber et Clapp, 1987; Adams et Walter, 1993). Ils peuvent alors atteindre des vitesses moyennes de $1,2 \text{ m.s}^{-1}$ (43 km.h^{-1}), suffisamment pour dépasser la vitesse de nage soutenues des harengs ($1,03 \text{ m.s}^{-1}$), des maquereaux ($1,16 \text{ m.s}^{-1}$) (Wardle et He, 1988) et des capelans ($1,16 \text{ m.s}^{-1}$) (Montevecchi et Davoren, données non publiées et citées par Garthe *et al.*, 2000). Enfin, afin de trouver le plus de nourriture possible, les fous pêchent dans des parcelles d'alimentation de très grande taille. Par exemple, les aires d'alimentation des fous de Bassan de la colonie de Bass Rock en Écosse était de $96\,290 \text{ km}^2$ en 1998, $211\,120 \text{ km}^2$ en 2002 et $45\,890 \text{ km}^2$ en 2003 (Hamer *et al.*, 2007).

1.2.4 Avantages de cette espèce modèle

Le fou de Bassan est l'espèce modèle idéale pour étudier l'influence des changements environnementaux dans l'écosystème marin sur un prédateur pour de multiples raisons. Il est d'ailleurs considéré comme l'**espèce sentinelle et bioindicatrice** de la qualité de l'écosystème marin du golfe du Saint-Laurent (Chapdelaine et Rail, 2014). Nichant dans des **colonies denses et populeuses** (Chapdelaine, 1995; Nelson, 2002), il est facile d'obtenir des échantillons de taille importante. Puisque la colonie de l'île

Bonaventure est **située dans un parc national**, il est plus aisé d'accéder à la colonie en utilisant les infrastructures du parc et les bateaux utilisés par les touristes, comparativement aux autres colonies d'oiseaux situées sur des îles inaccessibles. Le fou de Bassan est également considéré comme une espèce **facile à capturer et résistante au dérangement humain (Figure 1-8)** (Samia *et al.*, 2015; mais voir Allbrook et Quinn, 2020). Le fou de Bassan est également **hautement philopatric** et donc très fidèle à son site de nidification d'une année à l'autre (Nelson, 2002). Cette caractéristique permet les suivis longitudinaux à long terme sur les mêmes individus. Comme chez la plupart des oiseaux marins, les parents conservent un **lien d'attachement important à leur nid** tout au long de la saison de reproduction (Gaston, 2004), ce qui permet d'effectuer des captures-recaptures au sein d'une même saison. Cette espèce est également l'oiseau marin possédant **la taille et la masse la plus importante** dans l'hémisphère nord (Schreiber et Burger, 2002). Cette caractéristique permet d'utiliser des enregistreurs de données sans surcharger l'oiseau et augmenter ses coûts de vol (Tobalske *et al.*, 2003). Il est aussi possible de recueillir des quantités de sang suffisantes pour effectuer des analyses sanguines pour une variété de biomarqueurs sanguins tout en limitant l'impact sur le système cardiovasculaire et la santé de l'oiseau. Selon les lignes directrices du Conseil canadien de protection des animaux (procédure PNF-08-O Prise de sang chez les oiseaux), jusqu'à 10% du volume sanguin (1% du poids d'un oiseau), peut être prélevé sans danger (CCPA, 1993). Considérant qu'un fou de Bassan pèse en moyenne 3000 g, jusqu'à 30 mL de sang peut être prélevé sans danger. Par contre, par principe de précaution et ne connaissant pas le niveau de déshydratation des individus capturés, jamais plus de 5 mL de sang par individu a été prélevé, ce qui a tout de même laissé une **quantité de sang suffisante pour réaliser de très nombreux tests**.



Figure 1-8 Suivi quotidien de la reproduction des fous de Bassan dans le Parc national de l'île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé.

1.3 Problématique, objectifs, hypothèses et prédictions de l'étude

Tel que présenté précédemment, l'impact des changements globaux (ex. : changements climatiques, surpêche) sur les écosystèmes marins est maintenant bien documenté. Il a notamment été démontré que la réduction des stocks de poissons affecte la reproduction des prédateurs marins. Toutefois, les effets qu'ont ces changements sur leur comportement et leur physiologie restent encore à être approfondis. Parmi les prédateurs marins, les oiseaux marins sont de bons candidats pour étudier les interactions entre les changements environnementaux et les individus en raison notamment de leur fort attachement à la terre ferme pendant la saison de reproduction. Mieux encore, les espèces de forte taille comme le fou de Bassan présentent de nombreuses caractéristiques qui leur permettent d'être des candidates idéales pour mesurer les réponses comportementales et physiologiques via l'utilisation d'appareils électroniques miniatures et de prélèvements sanguins (voir section 1.2.4 ci-dessus). L'acquisition d'informations liées au comportement et à la physiologie des oiseaux marins en milieu naturel permet donc d'observer et d'expliquer les mécanismes liés à la théorie des histoires de vie, à la flexibilité comportementale et aux coûts physiologiques de reproduction.

Par conséquent, cette thèse a pour **objectif principal d'identifier les causes distales et proximales qui influencent le succès de reproduction du fou de Bassan et de mettre en relief les modes d'ajustements phénotypiques ainsi que les coûts physiologiques sous-jacents**. Cette étude permettra d'approfondir les liens entre les changements globaux, l'impact sur la reproduction, la flexibilité comportementale, les réponses physiologiques associées aux changements comportementaux et l'impact sur la santé individuelle.

Sachant que les populations d'oiseaux marins ont chuté de 70% depuis les années 50 (Paleczny *et al.*, 2015), que les oiseaux marins sont parmi les groupes d'oiseaux les plus menacés en Amérique du Nord (IOCAN, 2016) et que, malgré une certaine stabilité relative de leur population dans l'est du Canada, les fous de Bassan ont subi un déclin de leur reproduction dans la dernière décennie (Guillemette *et al.*, 2018), il s'avère donc primordial de les étudier afin de contribuer au maintien de la population.

Les objectifs spécifiques, les hypothèses et les prédictions de la thèse sont :

Objectif 1 Évaluer les causes distales du faible succès reproducteur du fou de Bassan

Le **premier objectif (chapitre 2)** de la thèse est d'évaluer les effets reportés de la saison de non-reproduction (causes distales) sur la saison de reproduction en comparant la survie, le succès d'éclosion et la phénologie des fous de Bassan selon la localisation des différentes zones d'hivernage. Un sous-objectif est d'étudier les coûts et les avantages de la migration à courte et longue distances en termes de thermorégulation et d'énergie dépensés en vol vers et dans les zones d'hivernage.

La stratégie de migration observée chez le fou de Bassan (Moisan et Scherrer, 1973), la migration différentielle (Cristol *et al.*, 1999), offre un cadre intéressant pour étudier les effets reportés d'une saison sur une autre (Harrison *et al.*, 2011; Catry *et al.*, 2013; Fayet *et al.*, 2016; Grist *et al.*, 2017). La migration différentielle est définie comme un type de migration selon lequel une grande variation est observée au sein d'une population au niveau de la distance et du moment de la migration (Cristol *et al.*, 1999). Cette ségrégation de la population pendant la migration et l'hivernage peut être déterminée entre autres selon une réponse dépendant des conditions, reflétant les réserves corporelles, le statut social ou l'abondance de nourriture locale pendant la période de reproduction (Cristol *et al.*, 1999; Boyle et Conway, 2007; Newton, 2008). Par ailleurs, l'utilisation de différentes zones d'hivernage pourrait ainsi affecter la condition physique ou la survie à court terme, ainsi que le succès de la reproduction et la phénologie au cours de la période de reproduction suivante (Norris et Taylor, 2006; Harrison *et al.*, 2011; Grist *et al.*, 2017).

Dans ce chapitre, nous avons évalué l'hypothèse de recherche (**H1**) selon laquelle **la zone d'hivernage affecte la survie et la reproduction des fous de Bassan**. Il a été prédit que les fous de Bassan migrant vers une zone d'hivernage plus éloignée de l'aire de reproduction présentent un taux de survie et un succès de reproduction plus faible.

Nous avons également évalué l'hypothèse (**H2**) selon laquelle **les fous de Bassan qui migrent le plus loin profitent d'un avantage sur le plan énergétique dans les zones d'hivernage éloignées** afin de pouvoir se rendre si loin. Il a été prédit que les fous de Bassan qui migrent dans le golfe du Mexique profitent d'une eau plus chaude réduisant les coûts énergétiques liées à la thermorégulation et qu'ils présentent un effort alimentaire moindre comparativement aux fous de Bassan qui hivernent le long des côtes atlantiques.

Le **second objectif (chapitre 3)** de la thèse est d'étudier les causes proximales du faible succès reproducteur (pendant la période de reproduction) et de mettre en lumière la flexibilité comportementale du fou de Bassan. Le premier sous-objectif est d'évaluer, au niveau de la population, la relation entre l'abondance des proies (maquereau bleu, hareng atlantique), le régime alimentaire et le succès de la reproduction des fous de Bassan, puis la relation entre le succès de la reproduction et le statut de partenariat des fous de Bassan.

La saison de reproduction est une période énergétiquement coûteuse dans le cycle annuel des animaux afin de répondre aux besoins d'alimentation et de protection des jeunes (Bryant, 1997). L'acquisition de nourriture est alors un facteur clé dans le succès de reproduction (Shaffer *et al.*, 2003; Markones *et al.*, 2010). Ainsi, la réduction des ressources alimentaires amène souvent à une diminution du succès reproducteur chez de nombreuses espèces, tel qu'observé chez le fou de Bassan (Guillemette *et al.*, 2018). D'autre part, les oiseaux marins sont des monogames sociaux chez qui les deux partenaires s'occupent à tour de rôle du ou des jeunes (Schreiber et Burger, 2002). Le partage des tâches liées à la reproduction serait avantageux pour les oiseaux marins (Elliott *et al.*, 2010) afin de réduire les coûts de reproduction de chacun des individus d'un couple et d'augmenter sa propre survie (Navarro-Cañas, 2010). Dans des conditions optimales de reproduction (ex. : lorsque les ressources alimentaires sont suffisantes), les couples avec les succès de reproduction les plus élevés auraient tendance à rester plus longtemps ensemble (Mills *et al.*, 1996; Sydeman *et al.*, 1996). Cependant, lorsque les conditions de reproduction sont suboptimales (ex. : lorsque la disponibilité ou l'abondance des ressources alimentaires est réduite), le divorce pourrait agir comme un exemple de flexibilité comportementale selon lequel le changement de partenaire permettrait d'augmenter le succès de reproduction individuel (Choudhury, 1995; Black, 1996; Dubois et Cézilly, 2002).

Dans ce chapitre, nous avons évalué l'hypothèse (**H3**) selon laquelle **le succès de reproduction est affecté par l'abondance des proies préférentielles et par la composition du régime alimentaire pendant la période de reproduction**. Afin de tester cette hypothèse, les prédictions suivantes ont été évaluées : les fous de Bassan présentent un succès de reproduction plus faible 1- lorsque l'abondance de maquereau bleu et de hareng atlantique sont faibles et 2- lorsque que le régime alimentaire est plus hétérogène (comportant une proportion plus faible des proies préférentielles).

Au niveau de la population, nous avons également évalué l'hypothèse (H4) selon laquelle **la prévalence du divorce chez les fous de Bassan est influencée par le succès de reproduction annuel**. Afin de tester cette hypothèse, il a été prédit que le taux de divorce augmente dans la population les années suivant de faibles taux de reproduction.

Au niveau individuel, nous avons évalué l'hypothèse (H5) selon laquelle **le divorce est un exemple de flexibilité comportementale lorsque les fous de Bassan se reproduisent dans des conditions suboptimales de reproduction** (lorsque les ressources alimentaires sont réduites). Afin de tester cette hypothèse, il a été prédit que : 1- les individus divorcent plus fréquemment après un échec de la reproduction et 2- le succès de reproduction des individus qui divorcent augmente après un changement de partenaire.

Objectif 3

Déterminer si le divorce, comme exemple de flexibilité comportementale, entraîne une augmentation de l'effort parental chez le fou de Bassan

Le **troisième objectif (chapitre 4)** est d'étudier la relation entre le statut de partenariat, l'effort parental, le statut nutritionnel et le stress oxydant chez le fou de Bassan en comparant 13 biomarqueurs physiologiques chez des individus qui ont conservé leur partenaire et d'autres qui ont changé de partenaire.

Tel que décrit précédemment, les oiseaux marins présentent une grande capacité à survivre et à récupérer lors de perturbations environnementales (Williams *et al.*, 2008) via différentes stratégies telle que la flexibilité comportementale. Par exemple, les parents peuvent modifier leur présence au nid et leur comportement d'alimentation lorsque l'abondance des proies est faible (Piatt *et al.*, 2007). Lorsque les conditions de reproduction sont optimales les oiseaux marins partagent les efforts d'alimentation et de protection du poussin (Bried et Jouventin, 2002; Shaffer *et al.*, 2003). Toutefois, lorsque les conditions sont suboptimales, les deux parents en arrivent à quitter en même temps le nid afin de parcourir de grandes distances en quête de proies (Regehr et Montevecchi, 1997; Guillemette *et al.*, 2018). Lorsqu'un oiseau marin change de partenaire afin de tenter d'optimiser son succès de reproduction individuel (Choudhury, 1995; Black, 1996; Dubois et Cézilly, 2002), il se peut toutefois qu'il ait à faire face à différents coûts : coûts pour chercher un nouveau partenaire, pour combattre les rivaux, pour mettre fin à une relation avec un partenaire de mauvaise qualité ou pour compenser l'inefficacité initiale d'une nouvelle relation (Wright et Cuthill, 1989; Ens *et al.*, 1996; Houston *et al.*, 2005). Malgré le bénéfice

potentiel que peut amener un changement de partenaire sur le plan de la reproduction, les coûts reliés à ce changement pourraient se traduire par une augmentation du stress physiologique en raison de l'augmentation de l'effort investi dans la reproduction (Norte *et al.*, 2010; Guindre-Parker et Rubenstein, 2018; Williams, 2018).

En utilisant un groupe de fous de Bassan suivis pendant trois années très contrastées sur les plans de la reproduction et du comportement d'alimentation, nous avons évalué l'hypothèse (**H6**) selon laquelle **le changement de partenaire, comme exemple de flexibilité comportementale, augmente l'effort parental**. Afin de tester cette hypothèse, il a été prédit que les individus qui changent de partenaires augmentent le temps et les distances parcourues pour alimenter leur poussin.

Nous avons évalué la seconde hypothèse (**H7a**) selon laquelle **l'état de santé physiologique des fous de Bassan est affecté par le stress induit par ce changement de partenaire**. Afin de tester cette hypothèse, il a été prédit que les individus qui changent de partenaire augmentent 1) leur stress nutritionnel, 2) leurs dommages musculaires et 3) leur dommage oxydant et 4) diminuent leur capacité antioxydante.

Enfin, nous avons évalué la troisième hypothèse (**H8a**) selon laquelle **l'impact du changement de partenaire sur le stress physiologique est modulé par les conditions globales de reproduction de la population**. Or, pour tester cette hypothèse, il a été prédit que l'effort parental et le stress physiologique liées au changement de partenaire augmentent plus les années où les taux de reproduction de la population sont les plus faibles, c'est-à-dire quand les conditions de reproduction sont suboptimales.

Objectif 4	Évaluer les coûts physiologiques de la flexibilité comportementale chez le fou de Bassan selon une approche longitudinale et multicritère
-------------------	--

Le **quatrième objectif (chapitre 5)** de cette thèse est d'étudier la relation entre le changement de partenaire (comme exemple de flexibilité comportementale) et le stress physiologique au cours d'années contrastées en termes de conditions environnementales de reproduction, selon une approche longitudinale (intra-individuelle) et multicritère. Le premier sous-objectif est de présenter un aperçu des conséquences du changement de partenaire à court et à long terme sur la régulation du stress et l'état de santé individuel. Le second sous-objectif de ce chapitre est également d'améliorer notre compréhension

des mécanismes moléculaires intrinsèques impliqués dans le processus de compromis entre la reproduction et la survie dans le cadre de la théorie des histoires de vie.

Selon la théorie des histoires de vie, les organismes font des compromis d'allocation d'énergie entre les différents composants du *fitness* (c'est-à-dire la survie et la reproduction) lorsque les ressources sont limitées (Stearns, 1992). D'un point de vue physiologique, lorsqu'un animal fait le compromis d'augmenter les processus en lien avec la reproduction, ceux-ci causent des dommages au soma (croissance) ou suppriment les mécanismes de réparation et de protection (entretien) (processus testé chez les drosophiles; Salmon *et al.*, 2001; Wang *et al.*, 2001), ce qui nuit à leur propre survie. Il a été suggéré récemment que le stress oxydant pouvait être le mécanisme physiologique primaire permettant de moduler les compromis à court et à long terme entre la performance reproductive, la croissance, la sénescence et la survie (Costantini, 2008; Metcalfe et Alonso - Alvarez, 2010; Williams, 2012; Lin *et al.*, 2022). Le lien entre les coûts de reproduction et le stress oxydant s'explique par les effets délétères des dérivés réactifs de l'oxygène sur les molécules clés (c'est-à-dire les dommages oxydants sur les lipides, les protéines, l'ADN, etc.), qui sont amplifiés par une augmentation du métabolisme, du stress et de l'activité physique (Costantini, 2014). Le stress oxydant déclenche la mort cellulaire via des dommages membranaires (nécrose cellulaire) ou en activant les voies cellulaires apoptotiques (Finkel, 2003) et cette activation peut être déclenchée par la perturbation des télomères, l'extrémité des molécules d'ADN (Von Zglinicki, 2002). Le taux de réduction des télomères a d'ailleurs été décrit comme un meilleur prédicteur de la survie adulte que l'âge chez les oiseaux vivant en liberté (Bize *et al.*, 2009 ; Salomons *et al.*, 2009), et comme un biomarqueur du stress cumulé (Asghar *et al.*, 2015 ; Bateson, 2016).

Les hypothèses testées dans ce chapitre sont similaires aux deuxième et troisième hypothèses (**H7a et H8a**) du chapitre précédent. Toutefois, l'approche longitudinale (intraindividuelle) et les types de biomarqueurs mesurés pendant deux à trois années consécutives chez les mêmes individus permettent d'aller plus loin dans l'explication du coût physiologique associé à la flexibilité comportementale.

Nous avons évalué la première hypothèse (**H7b**) suivante selon laquelle **l'état de santé physiologique des fous de Bassan est affecté par le changement de partenaire**. Afin de tester cette hypothèse, il a été prédit que les individus qui changent de partenaire augmentent 1) leur stress (réponses hématologiques et nutritionnelles), 2) leurs dommages musculaires, 3) leurs dommages oxydants, 4) leur susceptibilité au stress oxydant 6) leur susceptibilité à l'inflammation, 7) leur taux de réduction des télomères et 8) diminuent leur capacité à transporter l'oxygène, 9) ainsi que leur capacité antioxydante.

Nous avons également évalué l'hypothèse (**H8b**) suivante selon laquelle **l'impact du changement de partenaire sur le stress physiologique est modulé par les conditions globales de reproduction de la population**. Or, pour tester cette hypothèse, il a été prédit que l'augmentation du stress physiologique lié au changement de partenaire est plus élevée les années où les conditions sont les plus défavorables à la reproduction.

1.4 Méthodologie générale

La méthodologie spécifique à chaque objectif est détaillée en anglais dans chacun des chapitres suivants. Toutefois, considérant que cette thèse est présentée dans une université francophone et qu'elle comporte de nombreuses mesures, il s'avère selon moi essentiel de présenter certains détails en français dans l'introduction de la thèse. Par conséquent, voici les éléments généraux qui seront présentés dans cette section : l'aire d'étude dans laquelle le fou de Bassan a été étudié, les technologies utilisées pour évaluer les déplacements en dehors de la période de reproduction (géolocateurs dans l'article 1 [chapitre 2]) et pendant la période de reproduction (GPS dans l'article 3 [chapitre 4]) ainsi que les méthodes pour évaluer l'abondance des principales proies du fou de Bassan (chapitre 3), les méthodes de suivi de la reproduction

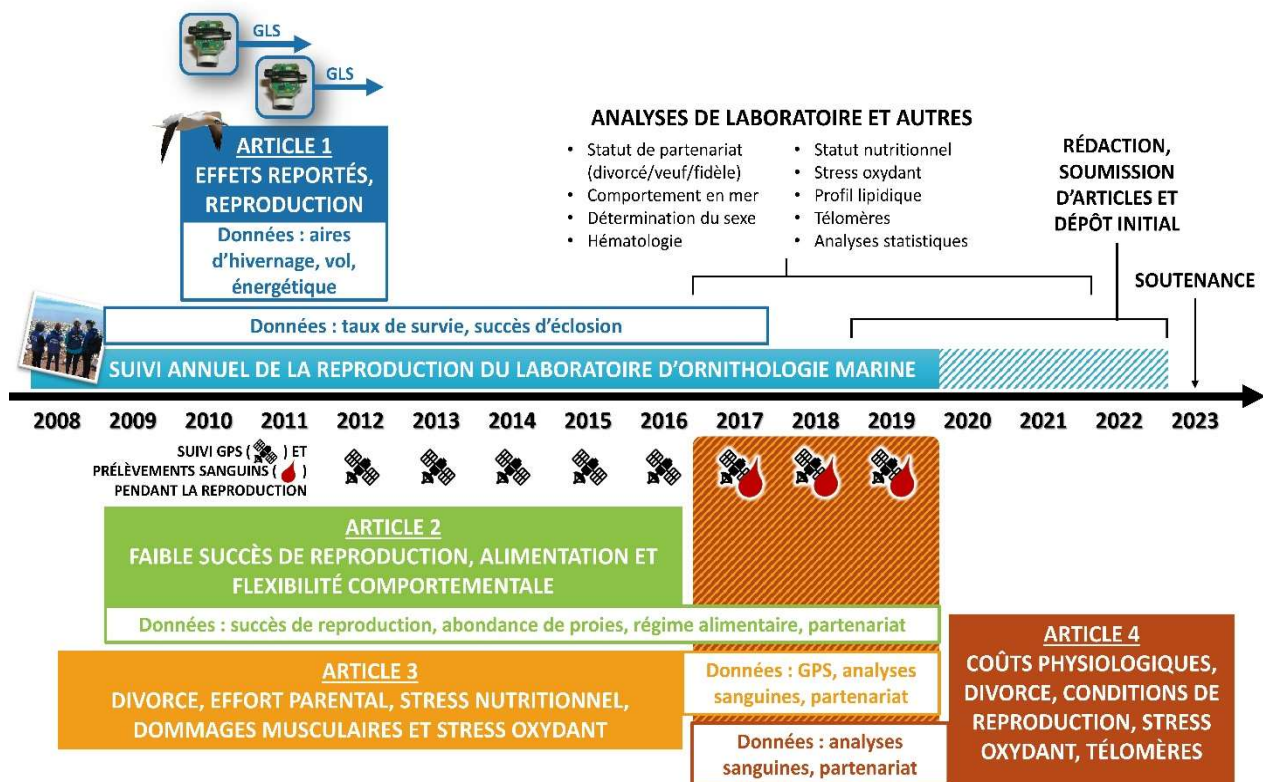


Figure 1-9 Schématisation de la méthodologie des quatre articles de la thèse. Le suivi annuel de la reproduction a été réalisé par des étudiant-e-s du laboratoire d'ornithologie marine depuis 2009. Il continue à se faire depuis 2019, mais les données de 2020 à 2022 ne sont pas incluses dans la thèse. La longueur des cadres avec fond blanc indique les années ainsi que les données qui ont été utilisées dans les analyses des articles. À noter que l'article 1 correspond au chapitre 2, l'article 2 au chapitre 3 et ainsi de suite. Voir le texte pour plus de détails. (Légende : GLS [global location sensor], GPS [global positioning system])

à la colonie (chapitres 2 et 3) ainsi que les analyses des biomarqueurs sanguins utilisées dans la thèse (chapitres 4 et 5) (**Figure 1-9**).

1.4.1 Aire d'étude

L'étude prend place dans l'écosystème marin du golfe du Saint-Laurent, une mer intérieure d'environ 240 000 km² qui présente deux ouvertures sur l'océan Atlantique nord : le détroit de Belle-Isle au nord-est et le détroit de Cabot au sud-est (**Figure 1 -10**) (MPO, 2013). Le chenal Laurentien, caractéristique majeure de ce système, est un profond canyon sous-marin d'environ 300 mètres de profondeur qui s'étend du plateau continental en Atlantique, où il peut atteindre une profondeur de près de 500 mètres, jusqu'à l'embouchure de la rivière Saguenay. Dans l'estuaire, le chenal Laurentien longe la côte nord et effectue une remontée abrupte à la hauteur de Tadoussac, formant un seuil d'une profondeur approximative de 50 mètres. Entre Terre-Neuve et Anticosti, il se divise en deux chenaux secondaires : le chenal Anticosti, qui s'étend vers le détroit de Jacques-Cartier localisé au nord de l'île d'Anticosti et le chenal Esquiman, qui s'étend vers le détroit de Belle-Isle. Plus au sud, le golfe présente une bathymétrie très différente avec un

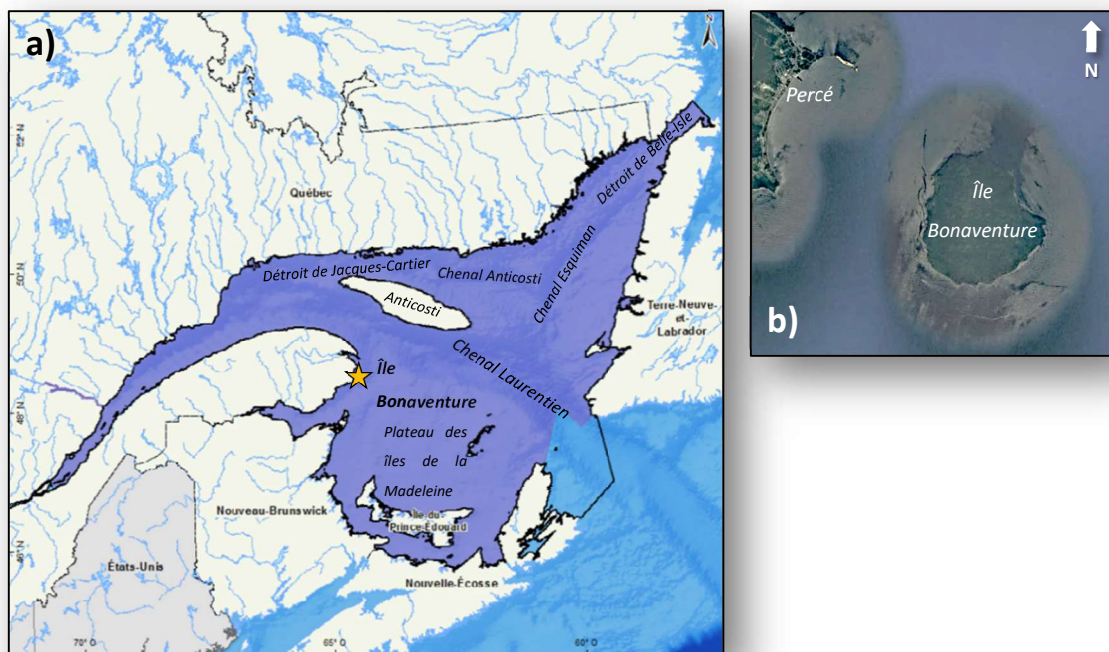


Figure 1 -10 Aire d'étude : a) golfe du Saint-Laurent (région mauve sur la carte) (modifiée de DFO, 2016) et b) île Bonaventure dans le Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé. (Image : Google Maps).

plateau dépassant rarement les 80 mètres de profondeur, le plateau des îles de la Madeleine (Koutitonsky et Bugden, 1991).

Les patrons de circulation et les propriétés des masses d'eau sont complexes et présentent une variabilité importante tant sur une échelle temporelle, allant de l'heure à l'année, que spatiale, variant du mètre au kilomètre. Ils sont contrôlés par les forçages atmosphériques, océaniques et hydrologiques, combinés à la topographie du milieu (Koutitonsky et Bugden, 1991; Saucier *et al.*, 2003). En général, le golfe présente une circulation de type estuarienne stratifiée. Les eaux denses et salées en provenance du plateau continental du Labrador et de l'océan Atlantique entrent dans le golfe en profondeur via les chenaux et sont transportées vers les têtes de ceux-ci, alors que l'eau douce en provenance du fleuve et des différents tributaires se dirige, en surface, vers l'océan Atlantique (Koutitonsky et Bugden, 1991). Ainsi, le golfe est un système stratifié dont la colonne d'eau présente trois couches distinctes l'été et seulement deux l'hiver. De densité peu élevée en raison de sa faible salinité (27-32 g/L) et sa température relativement élevée (pouvant atteindre les 20°C sur le plateau des îles de la Madeleine), la couche de surface occupe les 30 premiers mètres et se superpose à la couche intermédiaire froide (Dickie et Trites, 1983; Koutitonsky et Bugden, 1991). Celle-ci, qui s'étend ensuite jusqu'à 100-150 mètres, est formée en grande partie d'une eau froide issue du refroidissement hivernal à l'intérieur même du golfe à laquelle se combine une fraction de l'eau du plateau continental du Labrador qui entre par le détroit de Belle-Isle. Ceci explique la température très froide (-2 °C à + 1 °C) et la salinité modérée (31,5 à 33 g/L) de cette couche (Banks, 1966; Saucier *et al.*, 2003; Smith *et al.*, 2006). La couche profonde plus chaude (4 à 6 °C) et plus salée (33 à 35 g/L) est constituée d'eau riche en sels nutritifs de l'Atlantique qui pénètre via le détroit de Cabot et circule, tout comme la couche intermédiaire froide, vers l'amont du chenal (Dickie et Trites, 1983; Koutitonsky et Bugden, 1991; Saucier *et al.*, 2003).

En raison de ces particularités topographiques et physiques, le golfe du Saint-Laurent est caractérisé par la présence de quelques zones d'upwelling particulièrement productives qui ont été définies au niveau de la tête du chenal Laurentien, du détroit de Jacques-Cartier, tout autour de l'île d'Anticosti ainsi que le long de la Côte-Nord (Rose et Leggett, 1988; Koutitonsky et Bugden, 1991). Ces zones sont reconnues comme étant le lieu de fortes concentrations en krill (Lavoie *et al.*, 2000; Cotté et Simard, 2005; Sourisseau *et al.*, 2006) consommé entre autres par le hareng atlantique et le capelan.

Selon l'étude de Halpern *et al.* (2008) portant sur 20 types d'écosystèmes marins et s'intéressant aux effets des pressions générées par 17 facteurs anthropogéniques de changement écologique (pollution, changement climatique, pêcheries, transport maritime et construction de structures benthiques), le golfe

du Saint-Laurent serait une région subissant un impact anthropique de moyen à élevé (allant jusqu'à très élevé dans certaines zones). Les paramètres d'influence anthropique qui contribueraient le plus à ce niveau d'impact dans ce secteur seraient l'augmentation de la température de l'eau de surface ainsi que les pêcheries commerciales (les deux changements globaux affectant le plus l'écosystème marin de l'est du Canada).

La population de fous de Bassan du golfe du Saint-Laurent est composée de trois colonies : l'île du Rocher-aux-Oiseaux 47,83°N, 61,15°O, l'île Bonaventure (située dans le Parc national de l'île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé), 48,50°N, 64,15°W, et sur l'île d'Anticosti, 49,15°N, 61,70°W). L'île Bonaventure, située à 3,5 km du village de Percé, est constituée d'une grosse masse de conglomérats recouverte d'une mince couche de sol. Le climat est de type maritime avec des hivers froids et des étés frais. Le paysage est composé de forêt de conifères, de prairies, de falaises et de plages. On y retrouve peu de mammifères (renard roux, lièvre d'Amérique, souris à pattes blanches et campagnol à doux roux), mais des milliers d'oiseaux marins nicheurs dont le fou de Bassan (*Morus bassanus*), le goéland argenté (*Larus argentatus*), le goéland marin (*Larus marinus*), la mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*), le guillemot de Troil (*Uria aalge*), le macareux moine (*Fratercula arctica*), le guillemot à miroir (*Cephus grylle*), le petit pingouin (*Alca torda*) et l'océanite cul-blanc (*Oceanodroma leucorhoa*).

1.4.2 Mesure des déplacements et évaluation des activités et de l'énergétique en dehors de la période de reproduction

Des géolocaliseurs MK-15 (GLS - *Global location sensor* développés par le British Antarctic Survey, **Figure 1-11**) ont été utilisées pour répondre à l'objectif du chapitre 1. Les GLS sont des consigneurs qui enregistrent les données en provenance de trois capteurs : lumière, température et immersion dans l'eau. Ils pèsent 2,5 g (< 0,1 % de la masse corporelle moyenne des fous de Bassan [moyenne ± SE : 3030 ± 302 g]) et les dimensions sont de 16 x 14 x 6 mm. Ils ont été fixés à la bague métallique pendant au moins un an. Les GLS ont mesuré l'intensité lumineuse à toutes les minutes et l'ont enregistrée à toutes les 10 minutes. Brièvement, les heures du lever et du coucher ont été enregistrées à chaque jour, ce qui a permis d'estimer la latitude (dérivée de la durée du jour) et la longitude (dérivée du moment de la mi-journée) à chaque jour avec une précision d'environ 200 km (Phillips *et al.*, 2004; Lisovski *et al.*, 2020). L'immersion dans l'eau salée (capteur mouillé: ON, capteur sec: OFF) a été mesurée à toutes les trois secondes et les données ont été intégrées sur une période de 10 minutes, ce qui a permis d'évaluer la proportion de temps passé dans l'eau (nage, plongée, repos sur l'eau) et la proportion de temps passé au sec (en vol ou à la colonie). Ces données ont été utilisées pour construire des budgets d'activité en dehors de la période de

reproduction, tel que vu dans d'autres études (Mackley *et al.*, 2011; Mosbech *et al.*, 2011; Magnúsdóttir *et al.*, 2014; Cherel *et al.*, 2016). Les GLS ont aussi enregistré la température de l'eau après 20 minutes consécutives d'immersion.

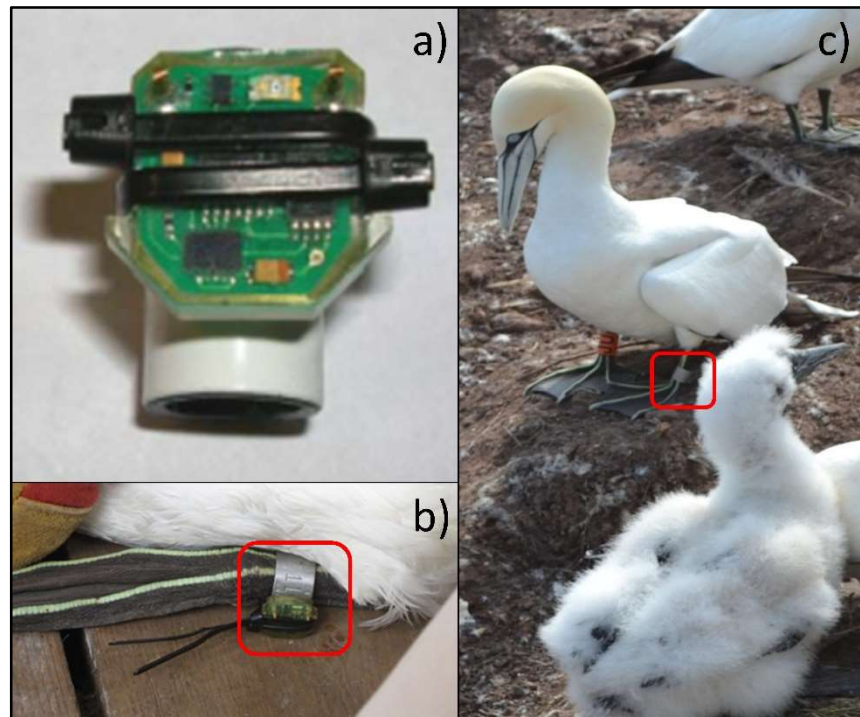


Figure 1-11 a) Géolocateur (GLS) MK-15 du British Antarctic Survey, b) GLS attaché à la bague métallique (les extrémités sont coupées avant de relâcher l'oiseau) et c) vue d'un fou de Bassan suivi dans la colonie (l'encadré rouge met en lumière la position du GLS) (crédit photo : LOMR).

Les aires d'hivernage ont été identifiées en utilisant des estimations de la densité du noyau (*kernel density estimation*, KDE) de 50% (Laver et Kelly, 2008; Bachler *et al.*, 2010) avec le logiciel Geospatial Modelling Environment (Version 0.6.0.0) dans ArcGIS 10 (ESRI, Canada). Les aires d'hivernage ont ensuite été séparées en trois catégories (voir chapitre 2 : **Figure 2-2**) : 1) golfe du Mexique (GM), c'est-à-dire à l'ouest de la Floride (méridien : 81° O), 2) la côte sud-est des États-Unis (SE), de l'est de la Floride jusqu'à l'extrémité nord de la Caroline du Sud (au sud de 34°N) et 3) la côte nord-est des États-Unis (NE), entre la Caroline du Nord et le Maine. Ces zones ont été choisies en fonction des régimes thermiques typiques et

des systèmes de courant qui les décrivent et qui influencent les communautés de proies (Rabalais et Boesch, 1987; Fifield *et al.*, 2014).

Les dépenses énergétiques pendant la période de non-reproduction ont été estimées à partir de modèles théoriques et empiriques. Parce que les fous de Bassan sont exclusivement pélagiques en dehors de la période de reproduction (Nelson, 2002), le temps non immergé a servi à estimer le temps passé en vol en migration ou à estimer l'effort d'alimentation pendant l'hiver (Garthe *et al.*, 2012). Le modèle aérodynamique développé par Collin J. Pennycuick (Pennycuick, 1989) et intégré dans le logiciel Flight v. 1.24 a été utilisé en apportant certaines corrections quant au paramètre d'efficacité musculaire intégré dans le modèle tel que proposé par Pelletier (2006). Les estimations pour les coûts de vol se sont donc situées entre $84 \text{ J}\cdot\text{s}^{-1}$ pour les vols de quête alimentaire pendant l'hiver et $103 \text{ J}\cdot\text{s}^{-1}$ pour les vols migratoires, correspondant à $10 \times$ and $12 \times$ le taux métabolique de base. L'estimation des coûts de thermorégulation a également été réalisée en utilisant la méthode proposée par Garthe *et al.* (2012) et résumée par l'équation suivante : $\text{conductivité thermique} \times (\text{température corporelle centrale} - \text{température de surface de l'eau}) \times \text{temps passé dans l'eau par jour} \times \text{masse corporelle}$. La conductivité thermique mesurée sur deux carcasses (positionnées en train de nager dans un réservoir d'eau) était de $0.93 \text{ J}\cdot\text{C}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ où la température corporelle centrale était de $39 \text{ }^\circ\text{C}$ (Garthe *et al.*, 2012).

1.4.3 Estimation de l'abondance des proies du fou de Bassan dans le golfe du Saint-Laurent

Lors de la rédaction de cette thèse, les seules estimations viables et utilisables de l'abondance des proies consommées par le fou de Bassan (**Figure 1-12**) étaient celles provenant des données de biomasse fournies et analysées par le ministère Pêches et Océans Canada pour le maquereau bleu (*Scomber scombrus*) et le hareng atlantique (*Clupea harengus*). Malgré que le fou de Bassan consomme également du lançon (*Ammodytes sp.*), du capelan (*Mallotus villosus*) et du sébaste (*Sebastes marinus*), il n'a pas été possible d'obtenir des séries temporelles de la biomasse de ces espèces.

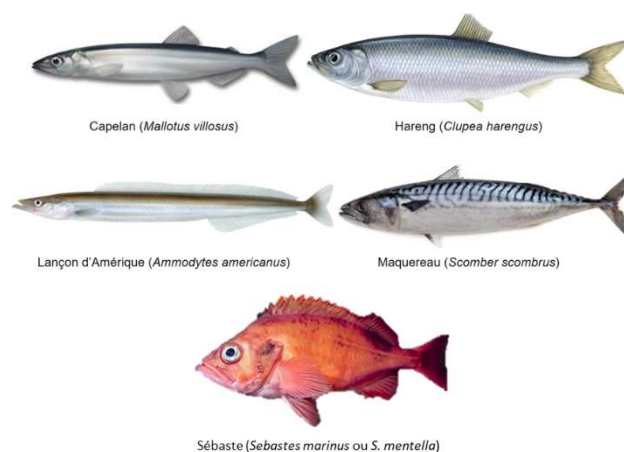


Figure 1-12 Principales proies du fou de Bassan dans le golfe du Saint-Laurent, Canada (photos : ministère Pêches et Océans).

MAQUEREAU - La biomasse du maquereau a été estimée et fournie par le Service des sciences, des écosystèmes et des océans du ministère des Pêches et des Océans du Canada (MPO ou en anglais : *DFO, Fisheries and Oceans Canada*) (Smith *et al.*, 2020). Ces données proviennent d'un modèle d'estimation produit lors d'une évaluation analytique de la dynamique de la population intégrant des données indépendantes de la pêche (indice de biomasse) et des données dépendantes de la pêche (débarquements et prises par âge). L'indice de biomasse est une estimation de la biomasse du stock reproducteur de maquereau dérivée de l'échantillonnage annuel standardisé sur l'ichtyoplancton selon la méthode de production totale d'œufs (TEPM) (Saville, 1977). Ces relevés sont effectués dans le sud du golfe du Saint-Laurent depuis 1979 et supposent que cette région est la principale zone de frai du maquereau dans les eaux canadiennes, les relevés exploratoires effectués ailleurs n'ayant trouvé que peu ou pas d'œufs de maquereau (voir Smith *et al.*, 2020). Par conséquent, cette estimation de la biomasse du maquereau est considérée comme une estimation de l'abondance du maquereau à l'intérieur et à

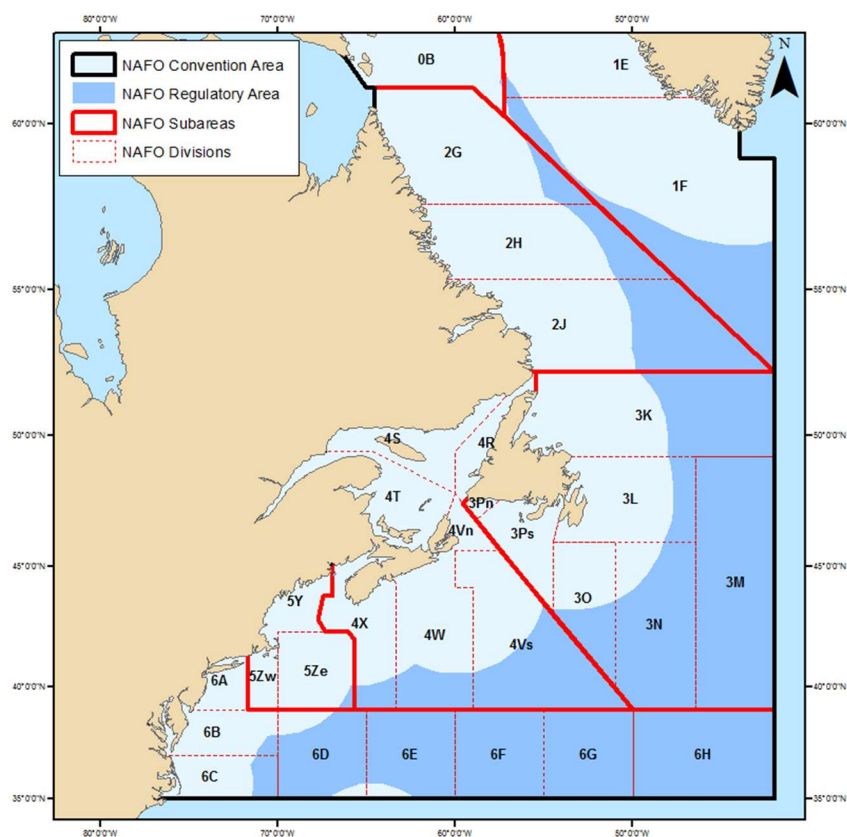


Figure 1-13 Divisions et subdivisions établies selon la convention de l'Organisation des pêches de l'Atlantique nord-ouest (OPANO) (source: nafo.int).

l'extérieur du golfe du Saint-Laurent (sous-zones 3 et 4 de l'OPANO (**Figure 1-13**), y compris la côte est de Terre-Neuve et la côte sud de la Nouvelle-Écosse). Conformément au fait que les poissons trouvés dans les régurgitations des fous de Bassan mesurent jusqu'à 42 cm de long et que les maquereaux de moins de 10 ans ont une longueur moyenne à l'âge plus faible (Smith *et al.*, 2020), toutes les classes d'âge de la biomasse de maquereau ont été retenues. Ensuite, à partir du modèle d'estimation, la biomasse totale du stock (*TSB, total stock biomass*) a été calculée, soit $TSB = N_{a,y} \times W_{a,y}$, où $N_{a,y}$ est le nombre de poissons d'âge a pour une année donnée y dans la population en janvier estimée pour la première fois par le modèle, et $W_{a,y}$ est le poids à l'âge a pour une année donnée y . Les données de 1979 à 2019 (mises à jour en 2020) ont été utilisées dans notre étude.

HARENG - Des estimations de la biomasse de la deuxième proie principale du fou de Bassan ont également été fournies par le DFO, mais le processus d'évaluation est différent. La population de harengs dans le golfe du Saint-Laurent se compose de deux composantes de frai génétiquement distinctes : les géniteurs de printemps et les géniteurs d'automne. Les deux stocks sont gérés séparément pour l'évaluation et la pêche (DFO, 2018b, 2019, 2020). Les stocks de hareng sont gérés dans trois divisions de l'OPANO, mais seules les données de la région la plus utilisée par les fous de Bassan (zone 4T : sud du golfe) ont été intégrées dans notre étude (DFO, 2020). Pour la composante printanière, un modèle statistique de prise par âge (SCA) avec une mortalité naturelle variable dans le temps et une capturabilité variable dans le temps pour la pêche aux engins fixes (qSCA) a été utilisé. Pour la composante d'automne, dans la division 4T, un modèle d'évaluation désagrégé par région est utilisé pour les régions nord, centre et sud, mais le total a été additionné pour chaque sous-région. La composante d'automne est évaluée à l'aide de deux modèles SCA : un modèle qSCA et un modèle qmSCA (incluant la mortalité naturelle variable dans le temps), mais comme l'évaluation du maquereau et les composantes du hareng frayant au printemps ne tiennent pas compte de la mortalité naturelle, les données qSCA ont été utilisées comme estimations de la biomasse du hareng frayant à l'automne. Les données de 1979 à 2019 ont été utilisées dans notre étude (DFO, 2020).

1.4.4 Mesure du succès de reproduction et du statut des partenaires

Le suivi quotidien de la survie, de la phénologie et de la reproduction des fous de Bassan a été réalisé à chaque année depuis 2008 par des équipes d'étudiant·e·s du Laboratoire d'ornithologie marine de l'UQAR

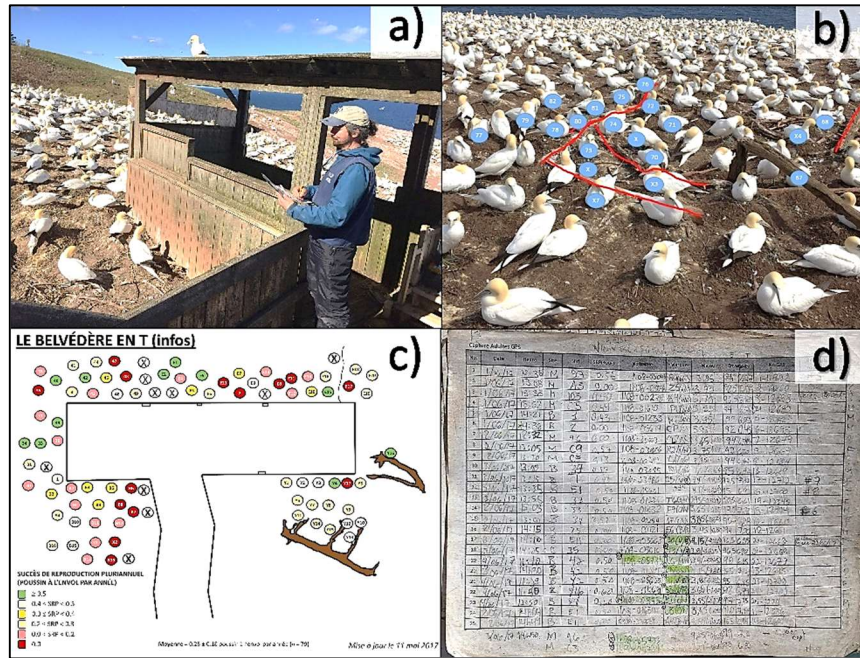


Figure 1 -14 Suivi annuel réalisé de la survie, de la phénologie et de la reproduction des fous de Bassan nichant à la colonie du Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé : a) suivi quotidien de la reproduction par David Pelletier, b) photo avec marques et indices pour reconnaître les nids, c) carte des nids dans un des secteurs (avec données de succès de reproduction pluriannuel), d) feuille de terrain pour la capture des adultes (photos : David Pelletier).

dans le Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé de la fin mai (pendant l'incubation) jusqu'en août ou septembre (lorsque les poussins sont à 3-4 semaines de leur envol) (**Figure 1 -14**). Entre 180 et 184 nids ont été suivis (totalisant 809 individus) entre 2008 et 2019. Chaque individu a été capturé à l'aide d'une perche munie d'un collet et a été bague avec une bague métallique du U.S. Fish and Wildlife Service et une bague de plastique présentant un code alphanumérique (**Figure 1 -15**). Ces bagues ont permis d'identifier les individus lors des captures ou à l'aide de jumelles. Les protocoles de capture et de manipulation ont été approuvés par le Comité de protection des animaux de l'Université du Québec à Rimouski, selon les lignes directrices Conseil canadien de protection des animaux (CCPA). Chaque oiseau a été pesé lors de chacune des captures et la longueur du tarse ainsi que celle de la demi-envergure ont été mesurées lors de la première capture. Le succès d'éclosion (le nombre d'œufs éclos sur le nombre d'œufs pondus) a été utilisé dans le chapitre 2 comme mesure de succès de reproduction, tandis que le succès à l'envol (le nombre de juvéniles sur le nombre d'œufs pondus) a été privilégié dans les chapitres suivants.

Concernant le statut des partenaires, on a distingué trois catégories : les individus fidèles, ceux qui ont perdu leur partenaire (mort ou absent de la colonie) et ceux qui ont divorcé. Un divorce a lieu lorsque deux oiseaux qui se sont reproduits ensemble à l'année $t - 1$ sont encore vivants et présents dans la colonie à l'année t , mais ne se sont pas reproduits à nouveau ensemble. Il y a conservation du partenaire lorsque les deux partenaires étaient ensemble à l'année $t - 1$ et à l'année t , et perte du partenaire lorsque l'un des deux partenaires était absent de notre parcelle d'étude (Coulson, 1966; Ens *et al.*, 1993; Choudhury, 1995). Le taux de divorce est le nombre d'oiseaux divorcés divisé par le nombre total d'oiseaux vivants.



Figure 1 -15 Étapes réalisées lors de la capture de chacun des fous de Bassan étudié dans les chapitres 4 et 5 de la thèse: a) préparation, b) capture avec la perche, c) réception par les assistantes de terrain, d) baguage, mesure du tarse, de la demi-envergure et pesée, e) prélèvement sanguin sur la veine métatarsienne, f) fixation du GPS sur la queue et g) relâchement dans la colonie, près du nid. À noter que le nid était protégé en permanence par une autre assistante de terrain pendant les manipulations (photos : Marie-Ève Labonté-Dupras, Catherine Bouchard, Catherine Destremes, Dévrig Bouillet, David Pelletier)

1.4.5 Détermination du sexe des individus

Puisque les fous de Bassan sont monomorphiques, des analyses génétiques ont été réalisées afin de déterminer le sexe des individus à partir d'analyses génétiques. Quatre plumes thoraciques de couverture (tectrices) ont été arrachées pendant la capture (**Figure 1 -16a**) et conservées dans des sacs en plastique à 20 °C jusqu'à l'analyse ultérieure. Les bouts des plumes ont été coupés en morceaux de 2 à 5 mm de long et immergés dans 50 µL d'une solution d'extraction d'ADN QuickExtract™ (Lucigen, Middleton, WI, USA) dans une plaque à 96 puits. Chaque plaque a été incubée dans un thermocycleur G-Storm GS4 pendant 5 h à 65 °C pour l'extraction d'ADN, et 10 min à 95 °C pour terminer le processus. Un jeu d'amorces a été utilisé pour l'amplification du gène CHD (*Chromo Helicase DNA-binding gene*) : P2 (5'-TCTGCATCGCTAAATCCTTT-3') et P8 (5'-CTCCCAAGGATGAGRAAYTG-3') décrites par Griffiths *et al.* (1998) pour la détermination du sexe chez les oiseaux. L'amplification a été réalisée dans un volume réactionnel total de 25 µL contenant 1× tampon ThermoPol (New England Biolabs, Ipswich, MA, USA), 0,2 mM de chaque dNTP, 0,2 µM de chaque amorce (P2 et P8), 0,05 unité de Taq polymérase, 5 µL d'ADN (100 ng) et

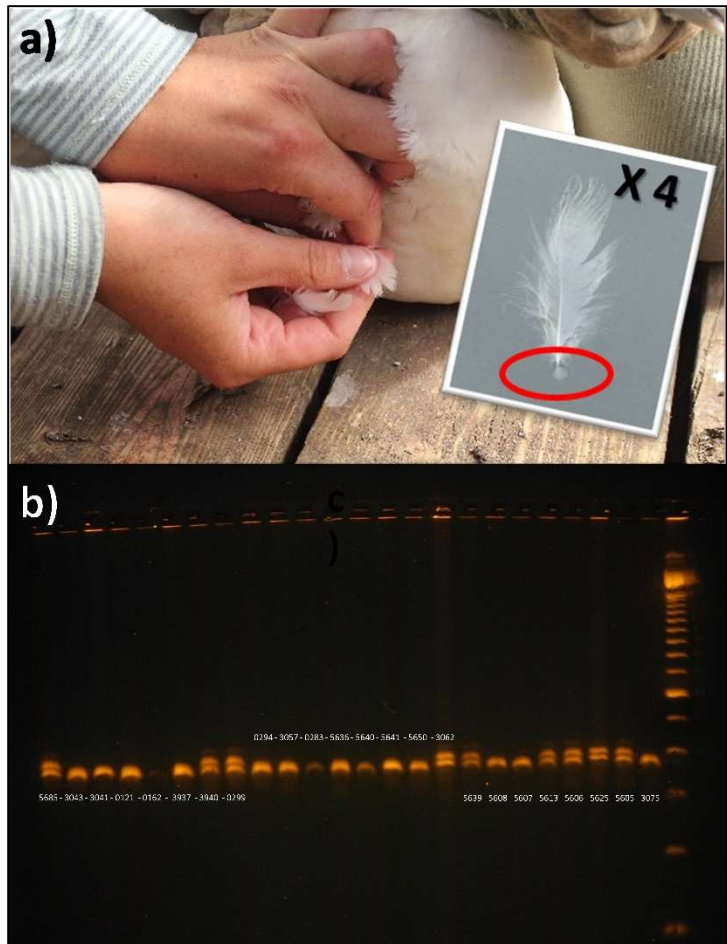


Figure 1 -16 a) Prélèvement de 4 tectrices afin d'extraire l'ADN des cellules épithéliales présentes dans le bout des plumes (photo: David Pelletier). b) Migration des allèles de gène CHD obtenue par électrophorèse sur gel d'agarose avec le colorant GelRed (deux barres correspondent aux femelles et une barre, aux mâles) (photo : Geneviève Côté).

de l'eau de qualité HPLC pour compléter le volume. La PCR a été réalisée dans un thermocycleur G-Storm GS4. Une étape initiale de dénaturation à 94 °C pendant 1 min 30 s a été suivie de 40 cycles de 48 °C pendant 45 s, 72 °C pendant 45 s et 94 °C pendant 30 s. Un cycle final de 48 °C pendant 1 min et 72 °C pendant 5 min a complété le programme. Les produits de la PCR ont été séparés par électrophorèse pendant 3 h à 95 V dans un gel d'agarose à 3 % coloré avec un colorant de gel d'acide nucléique 1× GelRed (Biotium, San Francisco, CA, États-Unis) (**Figure 1 -16b**). Un μL de la solution d'ADN amplifié a été dilué dans 4 μL d'eau de qualité HPLC et mélangé avec 1 μL de tampon de chargement de gel 6× composé de bleu de bromophénol 0,03 %, de cyanol FF de xylène 0,03 %, d'EDTA 60 mM, pH 7,6 et de glycérol 60 % dans de l'eau de qualité HPLC (Griffiths *et al.*, 1998; Redman *et al.*, 2002).

1.4.6 Mesure des déplacements en mer pendant la période de reproduction

Les oiseaux suivis pendant la période de reproduction en 2017, 2018 et 2019 ont été équipés avec un consigneur de données GPS iGotU GT-120 (Mobile Action Technology, 34 g) ou CatLog Gen 2 (Perthold Engineering, 34 g) réglé pour enregistrer à intervalles de 10 minutes. Les appareils iGotU ont été emballés sous vide et les appareils CatLog ont été emballés dans du tube thermorétractable afin de les imperméabiliser (**Figure 1 -17**). Ils ont ensuite été fixés à trois ou quatre plumes centrales de la queue à l'aide de deux bandes de ruban adhésif Tesa imperméable de 50 mm de large (n° 4651) (Wilson *et al.*, 1997). Le poids total de l'appareil représentait de 1,0 à 1,2 % de la masse corporelle adulte (moyenne \pm erreur-type = 2993 ± 23 g), inférieur à la limite maximale suggérée de 3 % (Kenward, 2001). Le GPS a également été disposé de telle sorte que les tectrices dorsales le recouvrent afin de réduire au maximum la friction (Vandenabeele *et al.*, 2015). Tous les oiseaux n'ont montré aucun signe d'effets indésirables immédiats tant sur la survie, le succès de reproduction et le comportement. Une fois le prélèvement sanguin réalisé, les oiseaux ont été relâchés à proximité de leur nid et ils l'ont retrouvé tout de suite après. Le temps de manipulation a été limité à un maximum de 15 minutes (incluant également le temps de manipulation pour les prélèvements sanguins, voir sections suivantes).



Figure 1 -17 Emballage des GPS : a) iGotU GT-120 emballé sous vide et b) CatLog Gen 2 emballé dans du tube plastique thermorétractable (photos : David Pelletier, Sarah Doiron, manuel d'instructions des CatLog Gen 2).

1.4.7 Prélèvements sanguins

Une petite quantité de sang (moins de 5 ml, environ 0,16 % volume/masse) a été prélevée dans la veine métatarsienne médiane de chaque oiseau à l'aide d'aiguilles papillon et de tubes BD Vacutainer™ de 4 mL avec héparine de lithium (**Figure 1 -18**). Une partie du sang a été utilisée immédiatement pour mesurer l'hématocrite (HCT, en duplicata avec tubes capillaires dans une centrifugeuse pendant 5 min à $1700 \times g$) et la concentration en hémoglobine dans le sang (en duplicata avec un appareil portatif HemoCue™ Hb 201+) et afin de préparer deux frottis sanguins pour les analyses hématologiques ultérieures (Owen, 2011). L'HCT a été divisé par la concentration en protéines totales du plasma afin d'éliminer l'effet d'hémocon-

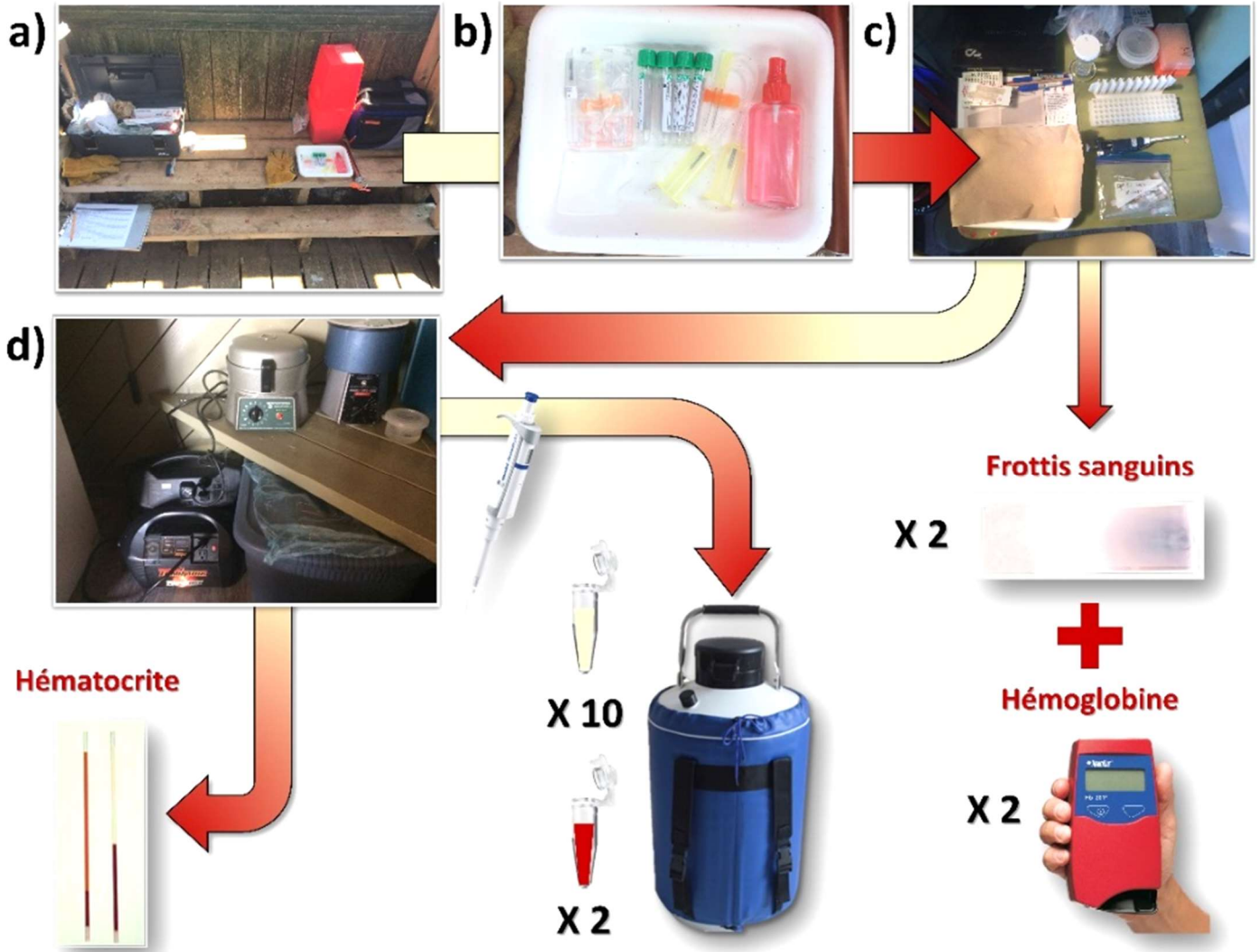


Figure 1 -18 Prélèvements sanguins et préparation des aliquots sur le terrain: a) matériel complet nécessaire pour la capture, b) matériel pour les prélèvements sanguins, c) matériel de laboratoire nécessaire pour la préparation des aliquots et des mesures hématologiques et blocs d'alimentation. Les flèches illustrent l'ordre dans lequel les étapes sont réalisées pour obtenir pour chaque individu : deux frottis sanguins, deux mesures de la concentration d'hémoglobine avec l'appareil HemoCue™ Hb 201+, deux tubes capillaires à hématocrite et dix cryotubes de plasma, un cryotube de sang complet et un cryotube de cellules sanguines. Les cryotubes ont été placés immédiatement dans l'azote liquide jusqu'au retour au laboratoire (photos : David Pelletier et manuel d'utilisation HemoCue).

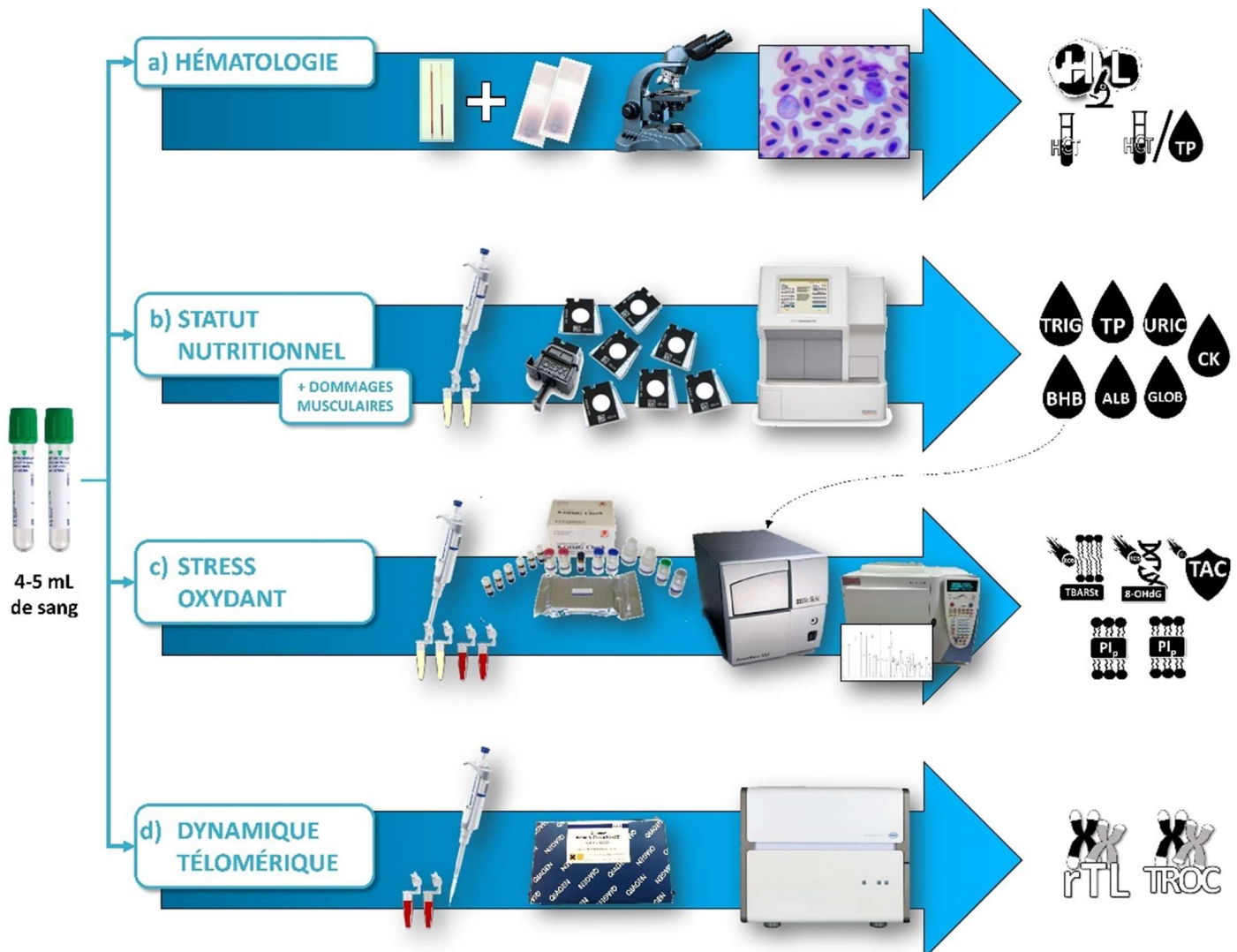


Figure 1-19 L'ensemble des biomarqueurs sanguins mesurés dans la thèse pour : a) l'hématologie (ratio hétérophiles/lymphocytes [HL], hématocrite [HCT], HCT contrôlé pour la concentration plasmatique en protéines [HCT/TP]); b) le statut nutritionnel (concentrations plasmatiques en triglycérides [TRIG], en protéines [TP], en acide urique [URIC], en bêta-hydroxybutyrate [BHB], en albumine [ALB] et en globulines [GLOB], et l'activité plasmatique de la créatine kinase [CK]); c) le stress oxydant (concentrations plasmatiques en substances réactives à l'acide thiobarbiturique divisée par TRIG [TBARSt] et en 8-hydroxyguanosine [8-OHdG], la capacité oxydante totale [TAC] et l'indice de peroxydation des lipides dans le plasma [PI_p] et dans les cellules sanguines [PI_c]; d) la dynamique télomérique (longueur relative des télomères [rTL] et le taux de changement annuel des télomères [TROC]).

centration observé lorsqu'il y a déshydratation (potentiellement causée par des températures élevées à la colonie) et l'augmentation artificielle subséquente de l'HCT. Le reste du sang a été centrifugé (5 min à $1300 \times g$) et les phases de plasma et de cellules sanguines ont été séparées dans des cryotubes pour être stockées immédiatement dans de l'azote liquide, puis dans un congélateur à -80°C jusqu'aux analyses des biomarqueurs suivants. Tous les tests sanguins réalisés dans la thèse sont brièvement présentés dans la **Figure 1-19**.

1.4.8 Évaluation des indices hématologiques de stress

Les frottis sanguins ont été fixés sur le terrain dans du méthanol pendant 1 min et séchés à l'air libre. Ils ont ensuite été colorés pendant les semaines suivantes en utilisant un protocole de coloration modifié de Wright-Giemsa (Woronzoff-Dashkoff, 2002). Les frottis sanguins ont été examinés par un seul observateur avec un microscope optique à un grossissement de 400 et 1000 X (**Figure 1-20**). Les leucocytes ont été identifiés comme granulocytes hétérophiles (H), lymphocytes (L), granulocytes éosinophiles, monocytes ou granulocytes basophiles (Campbell, 2015). Au moins 100 leucocytes ont été comptés par lame en duplicata ou en triplicata. Les ratios HL ont été calculés comme un indice hématologique de stress (Davis *et al.*, 2008). Il a été démontré expérimentalement que ce ratio augmente lors d'une élévation des niveaux plasmatiques de corticostérone, la principale hormone de stress des vertébrés (Gross et Siegel, 1983; Ots et Horak, 1996; Vleck *et al.*, 2000; Davis *et al.*, 2008). Cette mesure d'évaluation du stress présente

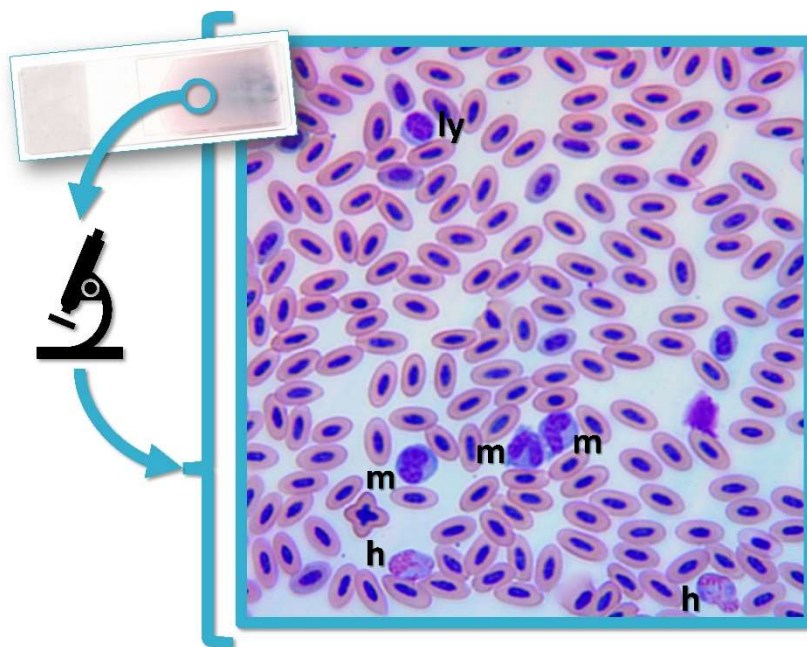


Figure 1-20 Identification des leucocytes de fou de Bassan à partir d'un frottis sanguin préparé avec la coloration modifiée de Wright-Giemsa à un grossissement 400 X (ly : lymphocyte, m : monocytes, h : granulocyte hétérophile). Les cellules non identifiées sont des érythrocytes immatures ou matures (photo : David Pelletier).

l'avantage d'être économique et facile à réaliser, mais il est long à réaliser et nécessite une bonne capacité à distinguer les différentes cellules sanguines.

1.4.9 Évaluation du statut nutritionnel et des dommages musculaires

Le statut nutritionnel de chaque individu a été évalué en mesurant les concentrations plasmatiques de glucose (GLU), des triglycérides (TRIG), d'acide urique (URIC), de protéines totales (TP), d'albumine (ALB), de globulines (GLOB) et avec le ratio ALB/GLOB en chimie sèche avec l'appareil IDEXX Catalyst Dx™. Les dommages musculaires ont été évalués en mesurant l'activité de la créatine kinase (CK) dans le plasma avec le même appareil. Une augmentation de la CK plasmatique permet d'identifier une lésion musculaire attribuable à un traumatisme ou à un exercice vigoureux puisque cette enzyme se retrouve normalement dans les cellules musculaires cardiaques et squelettiques (Hochleithner, 2013). Chaque test a été réalisé en suivant les instructions du fabricant (IDEXX, 2015) avec une dilution de 2:3 (100 µL de plasma dans 50 µL de solution saline tamponnée au phosphate de pH 7,4). Les niveaux de GLU sont normalement maintenus à un niveau élevé chez les oiseaux et semblent être indépendants des stades de reproduction ou de mue (par exemple, chez le canard colvert *Anas platyrhynchos*, Fairbrother *et al.*, 1990) et de la durée du jeûne pendant la reproduction (par exemple, chez les espèces de manchots, Groscolas, 1986; Vleck et Vleck, 2002), mais ils permettent d'expliquer potentiellement des variations de stress oxydant (Cohen et McGraw, 2009). TRIG est un marqueur de l'anabolisme des acides gras et du dépôt de graisses et est utilisé comme marqueur de condition corporelle (Jenni-Eiermann et Jenni, 1992). URIC est un produit du catabolisme protéique, du jeûne ou de la perte de masse corporelle, mais il a également un effet antioxydant (Ames *et al.*, 1981). La concentration de TP comprend toutes les protéines présentes dans le plasma dont l'ALB et les GLOB (alpha, bêta et gamma). Une augmentation de TP peut indiquer une déshydratation ou une maladie inflammatoire (Allison, 1955). ALB joue des rôles importants dans le transport de composés endogènes et exogènes, dans l'osmorégulation et dans la capacité antioxydante (Harr, 2006; Harrison *et al.*, 2006). GLOB augmente en cas d'infections chroniques ou de maladies inflammatoires (Kawai, 1973; Hochleithner, 2013).

Le bêta-hydroxybutyrate (BHB), un corps cétonique, est un marqueur du catabolisme des acides gras pendant le jeûne (Vleck et Vleck, 2002) et il a été mesuré (en triplicat) avec une trousse commerciale de dosage colorimétrique (Beta-Hydroxybutyrate [Ketone Body] Colorimetric Assay Kit, Cayman Chemical Assay, USA), avec une dilution de 1:10 (30 µL de plasma et 270 µL de tampon de dosage) et avec un lecteur de microplaques EnVision Multimode (lecture à 450 nm).

1.4.10 Évaluation du stress oxydant et inflammation

Afin d'évaluer le stress oxydant, des biomarqueurs de dommage oxydant, de capacité antioxydante et de susceptibilité au stress oxydant et à l'inflammation ont été mesurés pour chaque individu : deux biomarqueurs couramment utilisés pour les dommages oxydants (substances réactives à l'acide thiobarbiturique [TBARS] et la 8-hydroxyguanosine, [OHdG]), un biomarqueur de la capacité antioxydante totale (TAC, *total antioxydant capacity*), deux biomarqueurs de la susceptibilité à la peroxydation (indice de peroxydation du plasma [PI_p] et des cellules sanguines [PI_c]) et trois biomarqueurs de la susceptibilité à l'inflammation (le rapport $\omega 6/\omega 3$ dans le plasma et les cellules sanguines ainsi que la concentration plasmatique de GLOB, voir la sous-section précédente).

Les dommages oxydants des lipides, ou peroxydation lipidique, produisent différents métabolites présents dans le plasma. Le malondialdéhyde (MDA) est l'un d'entre eux et est produit rapidement après une éruption cellulaire de dérivés réactifs de l'oxygène (DRO). Le MDA est principalement généré par la décomposition de l'acide arachidonique et de plus grands acides gras polyinsaturés (AGPI) dans les cellules (Ayala *et al.*, 2014). La mesure des TBARS est une méthode bien établie pour détecter et surveiller les produits de peroxydation lipidique comme le MDA. Cette méthode permet une quantification générale des molécules de dommages oxydants qui se produisent dans le plasma, comme celles générées par la peroxydation lipidique ou la carbonylation. Ce test est basé par la réaction du MDA et de l'acide thiobarbiturique (TBA) qui, à haute température et dans des conditions acides, forment un adduit MDA-TBA. Ce dernier génère une couleur directement proportionnelle à la concentration des molécules de dommages oxydants (Uchiyama et Mihara, 1978). Tout d'abord, 17 μL de chaque échantillon de plasma (facteur de dilution : 2,94) ou 50 μL de standard ont été ajoutés à 50 μL de dodécylsulfate de sodium (8,1 %), 375 μL de TBA (le réactif coloré, 0,8 %), 375 μL d'acide acétique (20 %) et 183 μL (pour le plasma ou 150 μL pour l'étalon) d'eau distillée dans des tubes de 2 mL, puis mélangés. Les tubes ont été bouchés et maintenus dans une plaque chauffante à 95-100 °C pendant une heure. Après une heure, les tubes ont été retirés de la plaque chauffante et immédiatement mis sur la glace pendant 10 minutes pour arrêter la réaction. Les tubes ont été centrifugés pendant 10 minutes à 1600 $\times g$ à 4 °C. Enfin, 250 μL de chaque solution (en triplicata) ont été pipetés dans des plaques à puits et des lectures ont été effectuées à 530 nm avec un lecteur de microplaques EnVision Multimode. Les courbes standard ont été obtenues à partir de dilutions en série d'un standard de MDA (de 0 à 12,5 μM). Les TBARS ont été corrigés pour la concentration de TRIG dans le plasma en divisant les TBARS par les TRIG (TBARSt) (Perez-Rodriguez *et al.*, 2015).

Les dommages oxydants de l'ADN se déroulent plus lentement que la peroxydation lipidique, car l'ADN est moins accessible aux dommages causés par les DRO et est protégé dans le noyau (Cooke *et al.*, 2003). Les lésions oxydantes de l'ADN ont été évaluées en mesurant la quantité d'OHdG dans le plasma, à l'aide de la trousse commerciale (*DNA/RNA oxidative damage ELISA Kit*; Cayman Chemical, USA). Au niveau cellulaire, la guanine endommagée (OHdG) peut être excisée de l'ADN génomique par des enzymes de réparation spécifiques et passe dans la circulation avant d'être excrétée par les reins. Par conséquent, les niveaux plasmatiques de ce marqueur reflètent le statut de stress oxydant du corps entier et seront influencés à la fois par le niveau de dommages et par le taux de réparation de ces dommages (Halliwell et Gutteridge, 2015). Les instructions de la trousse ont été utilisées pour mesurer l'OHdG dans le plasma (en triplicat) avec une dilution de 1:50 (10 μ L de plasma dans 490 μ L de tampon ELISA). Les plaques à 96 puits ont été lues dans le lecteur de microplaques EnVision Multimode à une longueur d'onde de 412 nm.

La TAC non enzymatique a été estimée en mesurant la capacité d'un échantillon de plasma à neutraliser la production de radicaux libres dans un test standardisé. Les antioxydants plasmatiques comprennent des macromolécules comme l'albumine, la céruloplasmine et la ferritine, et des petites molécules comme l'acide ascorbique, l' α -tocophérol, le β -carotène, l'acide urique et la bilirubine. La TAC a été déterminée à l'aide de la trousse de dosage colorimétrique (Cayman Chemicals, États-Unis) et d'un lecteur de microplaques EnVision Multimode (lecture à 750 nm) en suivant les instructions de la trousse (en triplicata) avec une dilution de 1:20 (10 μ L de plasma dans 190 μ L de tampon). Les valeurs de TAC plasmatiques sont exprimées en concentrations d'antioxydants équivalentes à celles de Trolox. Le trolox est un analogue du tocophérol soluble dans l'eau. Chez certaines espèces aviaires, une partie importante de l'activité antioxydante mesurée par le test TAC peut être due aux effets antioxydants de l'URIC, le principal déchet azoté des oiseaux (Cohen et McGraw, 2009).

L'indice de peroxydation (PI) a été déterminé pour le plasma et les cellules sanguines selon les étapes suivantes : transméthylation des acides gras, séparation des esters méthyliques d'acides gras (*FAME, fatty acid methyl esters*), quantification relative par chromatographie en phase gazeuse et calculs. Le protocole de transméthylation des acides gras a été adapté de Lepage et Roy (1984) et de Ekström *et al.* (2017) pour le plasma et les cellules sanguines. La transméthylation de 50 μ L de plasma (ou de cellules sanguines) a été effectuée avec 500 μ L de toluène, 3 ml d'une solution de méthanol à 12% d'acide sulfurique (H_2SO_4) directement dans des flacons de test, à 90 °C dans un bain sec pendant 1 h. Les tubes ont été vortexés avant le bain sec, après 30 min et à la fin de la procédure et ont ensuite été refroidis à 4

°C. À la fin, 3 ml d'eau nanopure et 500 µL d'hexane ont été ajoutés (pour l'extraction des FAME), suivi d'une centrifugation (3000 × g) pendant 10 min à température ambiante. Le surnageant (FAME dans le toluène-hexane) a été recueilli dans un tube à essai. Les FAME ont été séparés et quantifiés par chromatographie en phase gazeuse (Trace Ultra 100, Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA) équipée d'une colonne capillaire de 60 m × 0,25 mm 279 i.d. (DB-23, Agilent Technologies Canada, Mississauga, ON, Canada). L'hélium a été utilisé comme gaz porteur (pression constante de 230 kPa), et la température de vaporisation a été réglée à 230 °C avec une injection fractionnée de 100 ml.min⁻¹ ; la programmation s'est faite de 50 à 140 °C (taux de chauffage : 25 °C.min⁻¹), de 140 à 195 °C (taux de chauffage : 3 °C.min⁻¹) et une augmentation finale de 4 °C.min⁻¹ jusqu'à 225 °C maintenue pendant 5 min. Les esters méthyliques individuels ont été identifiés par comparaison avec des standards connus (*Supelco 37 Component FAME mix*). La proportion de chaque acide gras a été calculée en divisant la surface de chaque pic par la somme des surfaces de tous les pics d'acide gras dans chaque individu. Les proportions d'acides gras oméga-6 et oméga-3 ont été cumulées pour évaluer la susceptibilité à l'inflammation dans le plasma et les cellules sanguines. Le PI a été calculé avec les pourcentages cumulés d'acides gras insaturés par catégories selon Hulbert *et al.* (2007) (valeurs sans unités) :

$$PI = \sum \left[\frac{(0,025 \times \% \text{ de monoénoïques})(1 \times \% \text{ de diénoïques})(2 \times \% \text{ de triénoïques})}{(4 \times \% \text{ de tétraénoïques})(6 \times \% \text{ de pentaénoïques})(8 \times \% \text{ de hexaénoïques})} \right]$$

où % de monoénoïques = pourcentage cumulé d'acides gras monoinsaturés (*MUFA*, *monounsaturated fatty acids*, avec une double liaison) et % de diénoïques, triénoïques, tétraénoïques, pentaénoïques, hexaénoïques sont les pourcentages cumulés d'acides gras polyinsaturés (*PUFA*, *polyunsaturated fatty acids*) avec deux, trois, quatre ou six doubles liaisons, respectivement. Le PI considère que la sensibilité à la peroxydation augmente comme une fonction puissance du nombre de doubles liaisons dans chaque molécule d'acide gras (Pamplona *et al.*, 2000). En d'autres termes, le PI fournit une estimation de la sensibilité au stress oxydant en termes de peroxydation lipidique.

1.4.11 Évaluation de la dynamique télomérique

L'ADN a été extrait des globules rouges centrifugés à partir d'échantillons de sang et stockés au préalable à -80 °C. La trousse commerciale *DNeasy Blood and Tissue* (QIAGEN, Hilden, Allemagne) a été utilisée. La quantité d'ADN a été vérifiée en utilisant le rapport d'absorbance (A260/A280) sur un NanoDrop 2000 (Thermo Scientific). Le test de la longueur des télomères est une adaptation et une fusion des protocoles suivants : le protocole original de mesure des télomères par PCR en temps réel (qPCR, Cawthon, 2002), le

protocole modifié pour les oiseaux (Crisuolo *et al.*, 2009) et le protocole en qPCR développé pour l'appareil LightCycler® 480 (LC480) de Roche (Jodczyk *et al.*, 2015). Cette méthode fournit une quantification relative de la longueur moyenne des télomères des cellules sanguines en mesurant le nombre de répétitions de télomères (T) dans un échantillon d'ADN génomique par rapport à la quantité de gène de référence à copie unique (S) et exprimée sous la forme d'un rapport T/S.

La qPCR pour l'ADN télomérique et le gène de référence à copie unique a été réalisée, en trois exemplaires, dans des réactions qPCR distinctes sur le LC480, en veillant à ce que les réactions T et S pour chaque échantillon soient dans la même position relative dans un format de plaque à 96 puits. Les amorces pour la PCR des télomères étaient *telg* (5'-ACACTAAGGTTTGGGTTTGGGTTTGGGTTTGGGTTAGTGT-3') et *telc* (5'-TGTTAGGTATCCCTATCCCCATCCCTATCCATCCCTAACCA-3') (Cawthon, 2009) utilisées à une concentration finale de 900 nM. Les amorces pour le gène de référence à copie unique GAPDH (glycéraldehyde-3-phosphate déshydrogénase) (Atema *et al.*, 2013) étaient *GAPDH-Fsula3* (5'-CCTGTTCATCACTGCCAGGT-3') et *GAPDH-Rsula3* (5'-AGCATCCCATACCCTCCA-3') utilisées à une concentration finale de 300 nM. Les amorces ont été conçues par Primer Premier 5.0 (<http://www.premierbiosoft.com/primerdesign/>, Premier Biosoft International, USA). La longueur des amplicons était de 160 pb, la longueur des amorces était de 20 pb, le contenu en GC était de 55 % et la température de fusion était comprise entre 61,13 °C et 62,63 °C. Les séquences d'amorces ont été comparées aux bases de données de gènes connus du NCBI, en utilisant l'option BLAST (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/tools/primer-blast/>). Le BLAST des 2 amorces *GAPDH-Fsula3* et *GAPDH-Rsula3* ont identifié le gène GAPDH de *Sula nebouxi* (fou à pieds bleus) avec une valeur E de 0,33 ou moins. Toutes les amorces ont été synthétisées et purifiées par Sigma Life Science (Ontario, Canada).

La qPCR pour la GAPDH et les télomères a été réalisée en utilisant 20 ng d'ADN par réaction. Les amorces télomères *telc/telg* ont été utilisées à une concentration de 300 nM et les amorces *GAPDH-Fsula3/GAPDH-Rsula3* à 900 nM pour un volume final de 20 µL contenant 10 µL de LightCycler® 480 SYBR Green I qPCR Master Mix. Le profil de cyclage thermique pour la PCR des télomères comprenait les étapes suivantes : 95 °C pendant 12 min suivi de 40 cycles (3 étapes) de 95 °C pendant 10 s, 62 °C pendant 10 s et 72 °C pendant 5 s. La qPCR de la GAPDH a commencé par 12 min à 95 °C suivi de 40 cycles (3 étapes) de 95 °C pendant 10 s, 58 °C pendant 10 s et 72 °C pendant 6 s. Une analyse de la courbe de fusion a été réalisée à la fin de chaque cycle pour vérifier la spécificité des produits d'amplification de la PCR. Chaque plaque de 96 puits comprenait des dilutions sérielles (80 ng, 20 ng, 5 ng, 1,25 ng et 0,3 ng d'ADN par puits),

effectuées en triplicata, d'ADN provenant du même oiseau de référence (le contrôle interne), qui a été utilisé pour générer une courbe de référence afin de contrôler l'efficacité d'amplification de la qPCR et d'établir le seuil Ct. Les valeurs moyennes par plaque ont été utilisées pour calculer les rapports T/S relatifs de l'individu cible par rapport à l'individu de référence en utilisant la formule $2^{-\Delta\Delta Ct}$, où $[2^{Ct(telomeres)}/2^{Ct(GAPDH)}]^{-1}$. Les rapports T/S ont été utilisés pour estimer la longueur relative moyenne des télomères (TL) et $TL_{year1} - TL_{year0}$ pour le taux annuel de changement des télomères (TROC).

1.5 Le plan de la thèse

Outre l'introduction générale précédente (chapitre 1), la thèse comporte quatre chapitres et une conclusion générale (chapitre 6).

Le second chapitre répond à l'objectif 1 qui a pour but d'évaluer les causes distales (la saison de non-reproduction) sur le faible succès de reproduction du fou de Bassan. Ce chapitre contribue à mieux cerner l'impact des effets reportés de la migration et de l'hivernage sur la survie et la reproduction d'une espèce d'oiseau marin. Cette étude suggère qu'il n'y a pas d'effets reportés des migrations et des zones d'hivernage sur la survie et la reproduction des fous de Bassan. Ce premier chapitre a été publié dans la revue *PLoS ONE* (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230262>).

Le troisième chapitre répond à l'objectif 2. Il vise à étudier la relation entre les variations d'abondance des proies préférentielles, le régime alimentaire, le succès de reproduction et la flexibilité comportementale du fou de Bassan. Notre étude démontre que le déclin de l'abondance des principales proies ainsi que la variation du régime alimentaire influencent le succès de reproduction et le taux de divorce des fous de Bassan. Ce chapitre contribue également à démontrer que le divorce présente un avantage sélectif et qu'il permet d'augmenter le succès de reproduction des individus à court terme. Ce deuxième chapitre a été publié dans la revue *PeerJ* (<https://doi.org/10.7717/peerj.13073>).

Le quatrième chapitre répond à l'objectif 3 qui a pour but d'évaluer la relation entre le statut de partenariat, l'effort parental et l'état de santé global à court terme via l'utilisation d'une approche interindividuelle (transversale) et de biomarqueurs de statut nutritionnel et de stress oxydant. Cette étude démontre ainsi que le changement de partenaire est relié à une augmentation de l'effort parental lorsque les conditions de reproduction sont difficiles. Cette augmentation d'effort se traduirait par une perte de condition corporelle et principalement pendant la période d'élevage des poussins. Ce troisième chapitre dans la revue *Frontiers – Ecology and evolution* (<https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1108293>).

Le cinquième chapitre répond à l'objectif 4. Il vise à évaluer la relation entre le changement de partenaire (comme exemple de flexibilité comportementale) et le stress physiologique au cours d'années contrastées en termes de conditions environnementales de reproduction selon une approche longitudinale (intra-individuelle). Notre étude démontre ainsi que les individus qui changent de partenaire font face à un stress qui affecte leur condition corporelle à court terme. Toutefois, l'étude suggère que c'est surtout la

variabilité interannuelle des conditions de reproduction qui affecterait plus la santé à long terme des fous de Bassan. En effet, si un fou de Bassan décide de se reproduire pendant des années présentant des conditions défavorables, le stress cumulé plus élevé pourrait potentiellement réduire son espérance de vie via des processus impliquant la régulation du stress oxydant et de la dynamique télomérique. Ce quatrième chapitre est un manuscrit qui a été soumis à un numéro spécial de la revue *PeerJ*. L'article est actuellement en révision.

CHAPITRE 2

So far, so good... Similar fitness consequences and overall energetic costs for short and long-distance migrants in a seabird



Fou de Bassan (*Morus bassanus*) en vol à proximité du Rocher Percé dans le Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé (crédit photo : Yannick Seyer).

Référence de la publication :

Pelletier, D., Seyer, Y., Garthe, S., Bonnefoi, S., Phillips, R. A. et Guillemette, M. (2020). So far, so good... Similar fitness consequences and overall energetic costs for short and long-distance migrants in a seabird. *PLoS One*, 15(3), e0230262. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230262>

2.1 Résumé

Bien qu'il existe un consensus sur les déterminants évolutifs de la migration animale, un travail considérable est nécessaire pour identifier les mécanismes qui sous-tendent la grande variété de stratégies migratrices observées dans la nature. L'étude de la migration différentielle offre des opportunités uniques d'identifier de tels mécanismes et permet de comparer les coûts et les avantages de la migration. L'objectif de cette étude était de comparer les caractéristiques des migrations à courte et à longue distance, ainsi que les conséquences sur la condition physique, chez une espèce d'oiseau marin à longue durée de vie. Nous avons combiné le suivi démographique (survie, phénologie, succès d'éclosion) de 58 fous de Bassan (*Morus bassanus*) se reproduisant sur l'île Bonaventure (Canada) et l'utilisation de consigneurs de données (*Global Location Sensor* ou GLS) pour estimer les budgets d'activité et d'énergie pendant la période de non-reproduction pour trois stratégies de migration différentes : vers le golfe du Mexique (GM), le sud-est (SE) ou le nord-est (NE) de la côte atlantique des États-Unis. La survie, le moment de l'arrivée à la colonie et le succès d'éclosion sont similaires pour les migrants à courte (NE, SE) et à longue distance (GM). Malgré des conséquences similaires en termes de fitness, nous avons constaté que le coût énergétique global de la migration était plus élevé pour les migrants longue distance, bien que le coût quotidien pendant la migration était similaire entre les stratégies. En revanche, les coûts quotidiens d'entretien et de thermorégulation étaient plus faibles pour les migrants du GM en hiver, où la température de la surface de la mer du GM est de 4 à 7 °C plus chaude que celle du SE et du NE. En outre, les migrants GM avaient tendance à voler 30 minutes de moins par jour dans leur zone d'hivernage que les autres migrants. Si l'on considère que l'effort de recherche de nourriture et les coûts de thermorégulation sont moindres pendant l'hiver pour les migrants longue distance, cela suggère que les avantages énergétiques pendant l'hiver de la recherche de nourriture dans le GM compensent les conséquences négatives de la migration longue distance. Ces résultats soutiennent l'idée que les coûts et les avantages de la migration à courte et à longue distance sont globalement égaux sur une base annuelle, c'est-à-dire qu'il n'y a pas d'effets de report apparents chez cette espèce d'oiseau à longue durée de vie, probablement en raison des conditions favorables dans la zone d'hivernage la plus éloignée.

Mots-clés : succès de reproduction, géolocalisateur, comportement de vol, coûts et bénéfices de la migration, migration différentielle, coûts du vol et de la thermorégulation, oiseaux marins, survie, effets reportés

2.2 Abstract

Although there is a consensus about the evolutionary drivers of animal migration, considerable work is necessary to identify the mechanisms that underlie the great variety of strategies observed in nature. The study of differential migration offers unique opportunities to identify such mechanisms and allows comparisons of the costs and benefits of migration. The purpose of this study was to compare the characteristics of short and long-distance migrations, and fitness consequences, in a long-lived seabird species. We combined demographic monitoring (survival, phenology, hatching success) of 58 Northern Gannets (*Morus bassanus*) breeding on Bonaventure Island (Canada) and biologging technology (Global Location Sensor or GLS loggers) to estimate activity and energy budgets during the non-breeding period for three different migration strategies: to the Gulf of Mexico (GM), southeast (SE) or northeast (NE) Atlantic coast of the U.S. Survival, timing of arrival at the colony and hatching success were similar for short (NE, SE) and long-distance (GM) migrants. Despite similar fitness consequences, we found that the overall energetic cost of migration was higher for long-distance migrants, although the daily cost during migration was similar between strategies. In contrast, daily maintenance and thermoregulation costs were lower for GM migrants in winter, where sea-surface temperature of the GM is 4-7 °C warmer than SE and NE. In addition, GM migrants tended to fly 30 min less per day in their wintering area than other migrants. Considering lower foraging effort and lower thermoregulation costs during winter for long-distance migrants, this suggests that the energetic benefits during the winter of foraging in the GM outweigh any negative consequences of the longer-distance migration. These results support the notion that the costs and benefits of short and long-distance migration is broadly equal on an annual basis, *i.e.* there are no apparent carry-over effects in this long-lived bird species, probably because of the favourable conditions in the furthest wintering area.

Keywords: breeding success; GLS loggers; flight behaviour; migration costs and benefits; differential migration; flight and thermoregulation costs; seabirds; survival; carry-over effects

2.3 Introduction

Migration has a large impact on the distribution of birds around the globe. Each year, under the pressure of cyclic environmental conditions, it is estimated that 1,933 of the world's 10,761 extant bird species migrate between their breeding range and wintering quarters (BirdLife International, 2018). The ultimate factors that drive the evolution of migration in birds were proposed a long time ago, and include seasonality in food availability (Cox, 1968; Levey et Stiles, 1992), climatic conditions (Ketterson et Nolan, 1976) and predation (Fretwell, 1980; Greenberg, 1980; McKinnon *et al.*, 2010). Although migration must be linked to some advantages on an evolutionary time-scale, the proximate factors and mechanisms that underlie this seemingly costly behaviour remain difficult to identify. For instance, although the energetic cost of locomotion is an inherent feature of migration, very often it is estimated crudely from the distance travelled without any information on time spent flying, which is greatly influenced by wind direction and speed (Kranstauber *et al.*, 2015; Weimerskirch *et al.*, 2015). In addition, one hypothesized benefit of migration, reduced thermoregulatory costs on the wintering grounds, is seldom quantified (Garthe *et al.*, 2012; Fayet *et al.*, 2017).

Why some individuals of the same species migrate further while others stay close to their breeding site is still a central question of studies of migration strategies (Berthold, 1996; Griswold *et al.*, 2010; Garthe *et al.*, 2012). Differential migration, broadly defined as observed variation in distance and timing among individuals within a population (Cristol *et al.*, 1999), offers an interesting framework to study the adaptive value of migratory behaviour. Population segregation during migration can be determined by genetic control, or can be a condition-dependent response reflecting body reserves, social status or local food abundance during the breeding period (Cristol *et al.*, 1999; Boyle et Conway, 2007; Newton, 2008). Differential migration also offers unique opportunities to study carry-over effects, whereby processes in one season have consequences in subsequent seasons (Harrison *et al.*, 2011; Catry *et al.*, 2013; Fayet *et al.*, 2016; Grist *et al.*, 2017). Use of different wintering areas can affect body condition or survival in the short term, and reproductive success and phenology in the subsequent breeding period (Norris *et al.*, 2004; Norris et Taylor, 2006; Harrison *et al.*, 2011). Therefore, a cost-benefit approach applied to a differential migrant may provide insights into the mechanisms driving the migration strategy of individuals (Cristol *et al.*, 1999; Garthe *et al.*, 2012) but see Newton (Newton, 2008)

The Northern Gannet (*Morus bassanus*) is a plunge-diving predator that nests in large colonies and has a wide breeding distribution in the North Atlantic. High nest-site fidelity, large size and tolerance of disturbance makes this species a very good model for the study of migration using remote-monitoring devices (Kubetzki *et al.*, 2009; Fort *et al.*, 2012; Garthe *et al.*, 2012; Fifield *et al.*, 2014; Grecian *et al.*, 2019). Collectively, these studies have shown that gannets (a) use oriented migration (as opposed to dispersive migration) to reach alternative wintering quarters used by particular colonies, (b) are highly philopatric to their wintering areas from year to year, and (c) time their departure from breeding and wintering areas depending on distance to their destination. These studies have greatly increased our knowledge of migration tactics and identified distribution hotspots at sea that warrant protection. However, only one has addressed the costs and benefits of alternative migration strategies, comparing the time spent in flight and the energy required for thermoregulation for wintering adults from a colony in western Europe (Garthe *et al.*, 2012), and none compared fitness, behavioural and energetic aspects throughout an annual cycle.

In this paper, we examine alternative migration strategies of gannets breeding in the Gulf of St Lawrence, Canada, tracked using devices (Global Location Sensor or GLS loggers) that record the time spent flying and sea surface temperature (SST), together with light data which can be used to estimate location. Our objectives were to examine evidence for carry-over effects by comparing survival, hatching success and phenology among individuals with different strategies and the costs and benefits of short and long-distance migration in terms of thermoregulation, and time and energy spent in flight to and within the wintering areas. The combination of these data allows us to test one of the basic principles of differential migration, that there is no long-term cost to longer migration if the distant wintering area provides better conditions.

2.4 Materials and Methods

2.4.1 Study site and fieldwork

The fieldwork was conducted on Bonaventure Island (48°30' N, 64°09' W) located in the Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé National Park in the Gulf of St. Lawrence (Quebec, Canada) where a long-term study started in 2008. Annually, this colony is monitored for survival, breeding phenology and hatching success. Chick-rearing adult Northern Gannets were captured using a noose-pole within four plots in the peripheral

section of the colony, prior to the fall migration. Bird capture and handling methods were approved by the Animal Care Committee (ACC) of the Université du Québec à Rimouski, and complied with the guidelines of the Canadian Council on Animal Care (CCAC). These birds were marked with a U.S. Fish and Wildlife Service steel ring and a color-coded plastic band, and equipped with a Global Location Sensors (Mk15 GLS loggers; British Antarctic Survey, Cambridge, United Kingdom).

2.4.2 Global Location Sensor (or GLS) loggers

The GLS loggers had three types of sensors (light, temperature and immersion) and were attached using cable-ties to the steel ring. Fifty-eight and 36 devices were deployed on different individuals in September 2010 and August 2011, respectively. Of the GLS deployed in 2010, 43 were retrieved in May and June 2011, and one in May 2012 (recapture rate = 76 %). Of the GLS deployed in 2011, 31 were retrieved in May and June 2012, and four in May and June 2013 (recapture rate = 97 %). Of the 79 loggers recovered, 58 provided data for the whole period of deployment and were used for our analyses; the remainder failed at some point because of battery discharge, water ingress or malfunction of one of the sensors.

The GLS loggers weighed 2.5 g (<0.1 % of adult body mass; mean \pm SE of $3,030 \pm 302$ g) and were 16 x 14 x 6 mm. The loggers measured light levels every minute and record the maximal values every 10 min (data used for geolocation). In addition, immersion in saltwater (wet/dry) was tested every 3 s and integrated over 10 min intervals, thereby providing a value between 0 and 200 that indicates the proportion of time that birds spent in water or in flight during the non-breeding period when birds were away from land; these were used to construct at-sea activity budgets, as used in many other studies (Mackley *et al.*, 2011; Mosbech *et al.*, 2011; Magnúsdóttir *et al.*, 2014; Cherel *et al.*, 2016). The loggers also recorded water temperature after 20 and 40 min spent continuously wet.

2.4.3 Data analysis

2.4.3.1 Survival

Survival analyzes were carried out with the software Mark (White et Burnham, 1999) using the Cormack-Jolly-Seber capture-mark-recapture model (Lebreton *et al.*, 1992). Goodness-of-fit was tested with the software U-Care (Choquet *et al.*, 2009). We tested for transience (presence of individuals that were

temporary visitors and did not return after their first capture) with test 3, and for trap-dependence (the probability that recaptures were not independent between occasions, i.e. trap-shyness or trap-happiness) with test 2. Test 3 was separated in two parts: test 3.SR tested the hypothesis that there was no difference in the probability of recapturing an individual that was newly or previously marked, and test 3.SM tested the hypothesis that there was no difference in the expected time of recapture between newly and previously marked individuals. Test 2 was also separated in two parts. Test 2.CT tested the hypothesis that there was no difference in the probability of being recaptured between individuals captured or not captured at the previous occasion. Test 2.CL tested the hypothesis that for individuals not immediately recaptured there was no difference in the expected time of next recapture between the individuals encountered and not encountered at the previous occasion (McCrea et Morgan, 2014). The overall goodness-of-fit test demonstrated that the model fits well the data ($\chi^2_{19} = 6.114$, $P = 1.00$; **Table 2.1**). We found no evidence of transience ($z = -1.11 \times 10^{-14}$, 2-sided test, $P = 1.00$) nor trap-dependence ($z = -1.46$, 2-sided test, $P = 0.15$). To test for over-dispersion, we used the variation inflation factor ($\hat{c} = \chi^2/df$). As we found no over-dispersion ($\hat{c} = 0.322$), we fixed the \hat{c} -value to 1. Model selection was done using Akaike's information criterion corrected for small samples (AICc) and AICc weights (w_i) (Burnham et Anderson, 2002). The general model we tested included a survival probability depending on the interaction between time and the category of migrants ($\phi_{g \times t}$) and a recapture probability depending on time only (p_t). From this model, we defined 9 other models with either a constant survival probability or a survival probability depending on time, the category of migrants or the addition or interaction of both. The recapture probability was either time dependant or constant throughout time. The 95% confidence intervals were evaluated using the profile likelihood method (also called maximum relative likelihood) (Lebreton *et al.*, 1992).

Table 2.1 Results from the goodness-of-fit test of the Cormack-Joly-Seber (CJS) model comparing effects of migration strategy on survival in Northern Gannets nesting on Bonaventure Island, Canada.

The three wintering destinations were Gulf of Mexico (GM), southeast coast of the U.S. (SE) and northeast coast of the U.S. (NE). The χ^2 value of the CJS model is obtained from the sum of the four components 3.SR, 3.SM, 2.CT and 2.CL.

Tests	GM migrants			SE migrants			NE migrants		
	χ^2	df	P-value	χ^2	df	P-value	χ^2	df	P-value
3.SR	1.309x10 ⁻²⁹	1	1	0	1	1	2.429x10 ⁻²⁸	1	1
3.SM	1.203	2	0.548	2.788x10 ⁻³⁰	1	1	3.425x10 ⁻²⁸	2	1
2.CT	9.681x10 ⁻³⁰	2	1	4.840x10 ⁻³¹	1	1	4.911	6	0.555
2.CL	na	na	na	na	na	na	0	2	1
Sum per categories	1.203	5	na	0	3	na	4.911	11	na
Sum all categories	6.114	19	0.998						

2.4.3.2 Phenology and hatching success

We refer to the time from colony departure in the fall to return in the spring as the “non-breeding period”; the time spent in transit to and from the wintering area as the “fall and spring migration seasons”; and, the time spent in the wintering area as the “winter season”. Timing of events during the non-breeding period were determined as above (an example of activity and temperature data used for one individual is illustrated in **Figure 2-1**). The end of the breeding period (departure date for the fall migration) was defined as the first date with dry time shorter than 12 h per day. Similarly, the onset of the next breeding period (arrival date of the spring migration) was based on a dry time longer than 12 h per day. Monitoring at the colony was from the end of May, during incubation, until the end of August, when chicks are 3 weeks from fledging. The presence of an egg or chick at each numbered nest was recorded daily. Most chicks died during the summer of 2011 and 2012 as a result of food shortage (Guillemette *et al.*, 2018). To avoid the impact of this problem occurring during the breeding period, we only present data on hatching success and not fledging success. This was calculated for each category of migrants by dividing the number of chicks hatched by the number of eggs laid. We compiled hatching success for each instrumented bird in

2010-2011 and 2011-2012 from 2009 to 2017. Given the very high fidelity to wintering sites in gannets [25], we assume that individuals migrated to the same area each year.

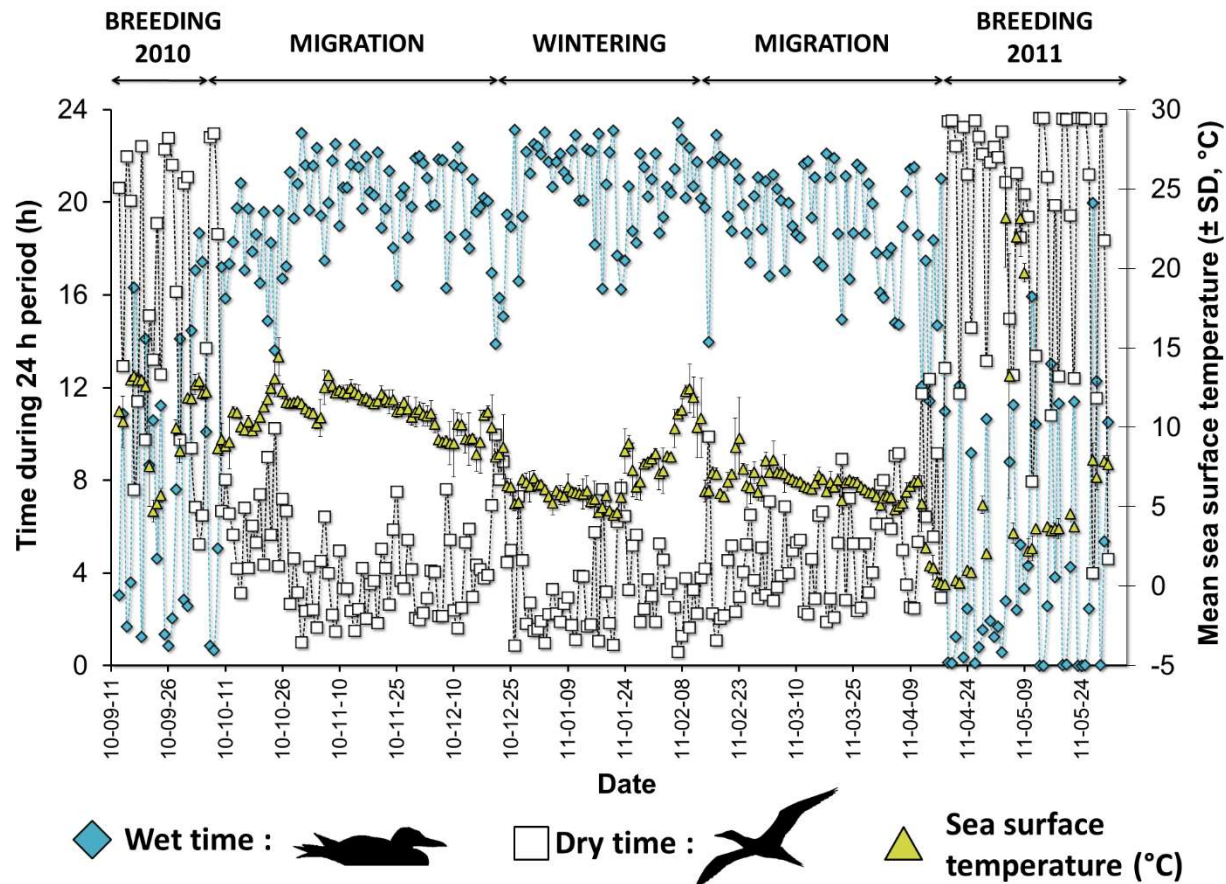


Figure 2-1 Example of long-term monitoring of daily activity patterns and temperature recorded using a combined Global Location Sensor (GLS), immersion and temperature logger attached for 260 days on a Northern Gannet nesting on Bonaventure Island and wintering off the northeast coast of the U.S. Diamonds (◆) depict the *wet time* (h), when the gannet is diving or sitting on the water; squares (□) depict the *dry time* (h), when the gannet is out of the water, flying or on land at the colony; and, triangles (△) are the mean sea surface temperature per day (± SD, °C). Breeding periods are bounded by dry time per day of more than 12 h, and the date of arrival at the wintering area is based on geolocation using the light data (see *Methods*).

2.4.3.3 Geolocation

Light level data were analyzed using TransEdit2 in the BASTrack software (version 18; British Antarctic Survey, Cambridge) and GeoLight package (Lisovski *et al.*, 2015) in R 3.5.3 (R Core Team, 2020) using established methods (Phillips *et al.*, 2004; Lisovski *et al.*, 2020). Briefly, sunset and sunrise were estimated using a light-intensity threshold of 16 and a minimum dark period of 4 h. Latitude was derived from day length, and longitude from the timing of local midday and midnight, providing two positions per day with an accuracy of ~ 200 km (Phillips *et al.*, 2004). The sun elevation angle used for processing of the light data was the value which centred the estimated locations at the colony for each logger during ground-truthing periods before and deployment on the bird. We used a median sun elevation angle calculated for each individual dataset (between -6° and -3°). For each individual, preliminary data selection was according to criteria suggested by Kubetzki *et al.* (2009) including the elimination of positions around the equinox (Hill, 1994), those > 200 km inland on the continent (because non-breeding gannets are exclusively pelagic), or associated with an apparent movement greater than the maximum distance (1,200 km) that gannets can travel in a 24 h period (based on the average flight speed of long-distance flight of 58.4 km.h⁻¹ (Garthe *et al.*, 2007b) and maximum dry time recorded for each individual within the non-breeding period of 19 h). Wintering areas were mapped using kernel density estimation (KDE) (Bachler *et al.*, 2010) in a Lambert conformal conic projection within the Geospatial Modelling Environment software (Version 0.6.0.0) in ArcGIS 10 (ESRI, Canada). Following the standard for many seabird studies, we took the 50% kernel contour to represent regions of high use for each individual (Laver et Kelly, 2008) and selected a different smoothing parameter (bandwidth or *h*-value) per individual using a likelihood cross-validation algorithm (Horne et Garton, 2006). The total winter range was categorised as one of three regions (Nelson, 2002) : 1) Gulf of Mexico (GM), i.e., waters to the west of Florida (west of 81°W), 2) the southeast coast of the U.S. (SE), from east of Florida to the northern border of South Carolina (south of 34°N), and 3) northeast coast of the U.S. (NE), between North Carolina and Maine. These zones were chosen based on typical thermal regimes and current systems that describe each zone and that influence prey species communities (Rabalais et Boesch, 1987; Fifield *et al.*, 2014). We generated a map of centroids of wintering location (Dec. 15th – Feb. 15th, mean ± 95% CI) of each individual in R (R Core Team, 2020) using the ‘ggmap’ (Kahle et Wickham, 2013) and ‘ggplot2’ packages (Wickham, 2016) with map tiles by Stamen Design (www.stamen.com) and data by OpenStreetMap, under ODbL, under CC BY 3.0 (creativecommons.org/licenses/by/3.0/) Arrival and departure from the colony were determined from a combination of immersion and geolocation data. Since the spring (return) migration coincided with the

spring equinox period (when latitude is impossible to determine from light data using threshold geolocation methods), departure date from the wintering site was estimated from the return date to Bonaventure Island (based on immersion data) assuming the same transit time as on the fall (outward) migration. As observed by Kubetzki *et al.* (2009), autumn and spring migrations are consistent in duration for individual gannets. Residence time in the wintering areas was calculated as the interval between arrival after the fall migration, and the estimated departure date for the spring migration.

2.4.3.4 At-sea activity (wet/dry) and sea surface temperature

The immersion data were used to calculate the total time spent wet or dry in each 24 h period during the non-breeding period. Wet time includes all these activities: diving, swimming and resting or sitting on the water surface. Because gannets are exclusively pelagic during the non-breeding period (Nelson, 2002), dry time represents flying (indeed, only one study reports two birds using an offshore island as a stopover during spring migration (Fifield *et al.*, 2014)). We used time spent flying per day as a proxy for migration and foraging effort, following Garthe *et al.* (2012).

The average (\pm SD) of all temperature records per day was calculated for each logger, and assumed to represent daily sea surface temperature (SST) experienced by each bird.

2.4.3.5 Energetics

Flight is clearly not a uniform activity because birds can vary flight speed according to prevailing conditions and intention, and switch between flapping and gliding; hence, estimation of flight costs is not straightforward. Pelletier (2006) used five different models to estimate flight costs in Common Eiders (*Somateria mollissima*). That study found congruence between empirical measurements and theoretical predictions, when the latter (the aerodynamic model developed by Pennycuick (1989) implemented in the software Flight v. 1.24) was corrected for flight muscle efficiency (see below). By comparing the five models, Pelletier (2006) concluded that the calculation of minimum power input (P_{min}), for which the flight speed (V_{mp}) minimises energy cost per unit of time, was an appropriate model to estimate flight cost during non-migratory flights. This is supported by the similarity in predicted V_{mp} estimated with Flight 1.24, and average flight speed measured empirically for Northern Gannets tracked using GPS loggers ($15.2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ for V_{mp} and $16.2 \pm 0.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (Garthe *et al.*, 2007b)). To estimate flight costs during migratory flights, we used

the maximum range power (P_{mr}) calculated with the maximum range speed (V_{mr}); the latter is faster than V_{mp} , and is the speed at which the greatest distance is covered per unit of fuel energy consumption, thus minimizing the cost of transport (Pennycuick, 1987). This approach requires that flight muscle efficiency (E_{fm}), one of the parameters used in the model, is corrected for body mass, as E_{fm} of birds performing forward flapping flight scales positively with mass (Bishop, 2005). We used the following equation to estimate E_{fm} : $E_{fm} = 0.3Mb^{0.137}$ where Mb is body mass. Since individual body mass was unknown during the non-breeding period and allometric scaling is based on a interspecific relationship in birds, we used the average body mass of instrumented birds during the breeding period (3.03 ± 0.3 kg). The other parameters were the average wing span (1.83 ± 0.04 m), wing area (0.262 m²; (Pennycuick, 1987)) and a ratio of flapping flight/gliding equal to 0.7 (proposed by Pennycuick (1989) for a flap-gliding bird). Estimates of flight costs 84 W (P_{min}) for foraging flights (winter season) and 103 W (P_{mr}) for long flights (fall and spring migrations) corresponding to $10 \times$ and $12 \times$ BMR, were calculated for gannets as a possible range of flight costs for this species. This use of two distinctive costs for flight during migration or winter is well supported by predictions from mechanical energetics pointed out by Pennycuick (1969, 2008) and Rayner (1990).

To estimate thermoregulation costs per day, we used the method proposed by Garthe *et al.* (2012) and summarized by the following equation: *thermal conductance* \times (*core temperature* – *sea surface temperature*) \times *time spent sitting on water per day* \times *body mass*. The *thermal conductance* measured on two carcasses (in a swimming posture in a water tank) was $0.93 \text{ J} \cdot \text{C}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ where the *core temperature* of Northern Gannets was $39 \text{ }^\circ\text{C}$ (Garthe *et al.*, 2012).

2.4.3.6 Statistical analysis

Visualization of wintering locations was made using the packages 'ggmap' (Kahle et Wickham, 2013) and 'ggplot2' (Wickham, 2016). Timing of migration and breeding, time spent flying per day, sea surface temperature and energetics were compared between individuals with different wintering regions (GM, SE and NE) and between years (2010-2011 and 2011-2012) using linear mixed effects model (LMM, 'nlme' package in R) (Pinheiro *et al.*, 2016). *Season*, *year* and *wintering area* were included as fixed factors and *individual* as a random factor (Pinheiro *et al.*, 2016). Because sample sizes differed between migration categories, pair-wise comparisons were performed using least-squares means (LS means, 'lsmeans' package in R) (Lenth, 2016). Hatching success was compared between migration categories and between

years using loglinear models; three-way contingency tables where the response variable was the count (number of successful events) and the predictors were the categorical variables (*glm()* function, 'stats' package in R with a Poisson random component) (Zeileis *et al.*, 2008). Chi-squared tests were used to test for the interactions and pair-wise comparisons were performed using LS means. Conditions of normality and homogeneity of variances were tested graphically, with Shapiro–Wilk's normality test and Bartlett's test of homogeneity of variances. Variables that were not normally distribution were log-transformed. All statistical analyses were carried out using R software, version 3.5.3 (R Core Team, 2020) and results with $P < 0.05$ were considered significant. Values given in text are mean \pm SE, and in graphs as mean \pm 95% CI.

2.5 Results

Tracking data were available for the complete non-breeding period for 58 Northern Gannets: 35 in 2010-2011 and 23 in 2011-2012, including 422,330 flights ($7,282 \pm 900$ flights per individual). Deployment

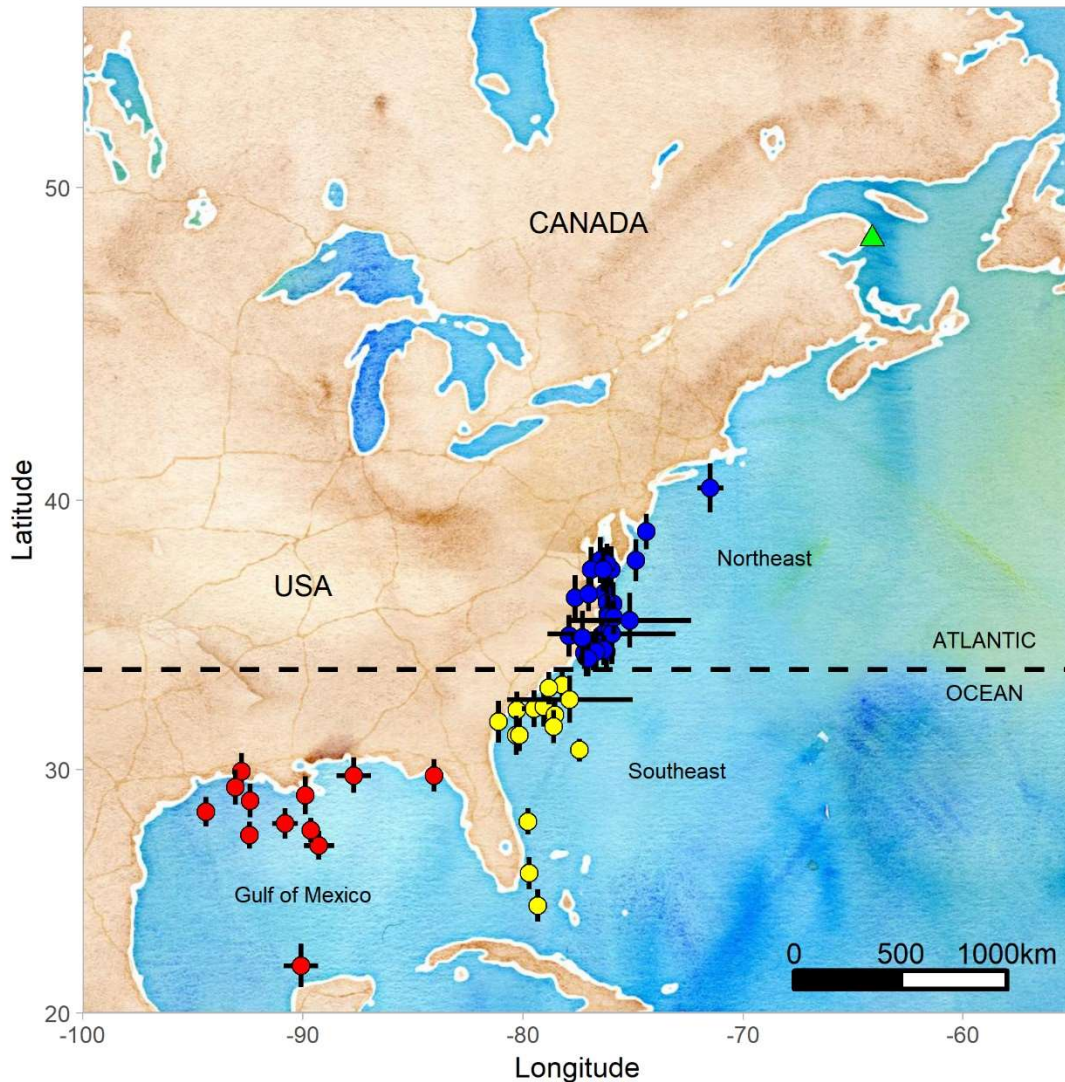


Figure 2-2 Centroid of wintering location (Dec. 15th – Feb. 15th, mean \pm 95% CI) of 58 Northern Gannets nesting on Bonaventure Island, Canada, equipped with a Global Location Sensor (GLS) logger and tracked in 2010-2011 or in 2011-2012. Red dots presented individuals wintering in the Gulf of Mexico, yellow dots in southeast coast of the USA and blue dots in northeast coast of the USA. The map was generated in R (R Core Team, 2020) using the ggmap (Khale and Wickham, 2013) and ggplot2 packages (Wickham, 2016) with map tiles by Stamen Design (www.stamen.com) and data by OpenStreetMap, under ODbL , under CC BY 3.0 (creativecommons.org/licenses/by/3.0/)

durations were 286 ± 67 days (including breeding period) and each individual was tracked for 192 ± 13 days during the non-breeding period. Of all individuals monitored, 12 spent the winter in the Gulf of Mexico (GM; 21 %), 18 off the southeast coast of the U.S. (SE; 31 %) and 28 off the northeast coast of the U.S. (NE; 48 %) (**Figure 2-2**).

2.5.1 Survival

The model $\varphi_t p_t$ was unequivocally the best supported by the resighting data. Only t (year) had a significant effect on the annual survival rate. According to AICc, this model was a better fit than those including effects of both g (migration strategy) and t on survival (**Table 2.2**). Thus, wintering area had no influence on annual survival (lines faded on **Figure 2.3**). For the three first years of the monitoring, annual survival was estimated at 100% or so; thereafter, annual survival was fairly stable at around 84% (range: 79 to 90%). When we look at the survival rates separately for the three categories of migrants, we see that the rates are fairly similar, ranging from 69 to 100% (mean = 93%) for GM, 74 to 100% (mean = 88%) for NE, and 77 to 100% (mean = 90%) for SE.

The probability of recapture ranged from 69% to 97% (mean: 86%). Recapture effort was lower at the beginning of the monitoring program (from 148 to 201 birds captured annually between 2009 and 2011), and nearly constant thereafter (285-330 gannets captured annually from 2012 onwards, which includes birds without GLS loggers). If we exclude the lowest probability of recapture, the mean rises by 3% and stays relatively constant between 81 and 97%.

2.5.2 Phenology and hatching success

Northern Gannets arrived at their breeding grounds on Bonaventure Island on average on 20 April (± 5 days) with no difference between the three categories of migrants (**Table 2.3**, $F_{2,54} = 0.9$, $P > 0.05$). The mean post-breeding departure date of GM migrants was 3 October (± 15 days) (**Table 2.3**, $t_{16} = 3.19$, $P = 0.01$), 8.4 days on average before birds that migrated shorter distances (NE birds: 13 October [± 6 days]; SE birds: 10 October [9 days]). GM migrants spent 164 days at the colony during the breeding period, compared with around 175 days for birds that had migrated to the SE and NE.

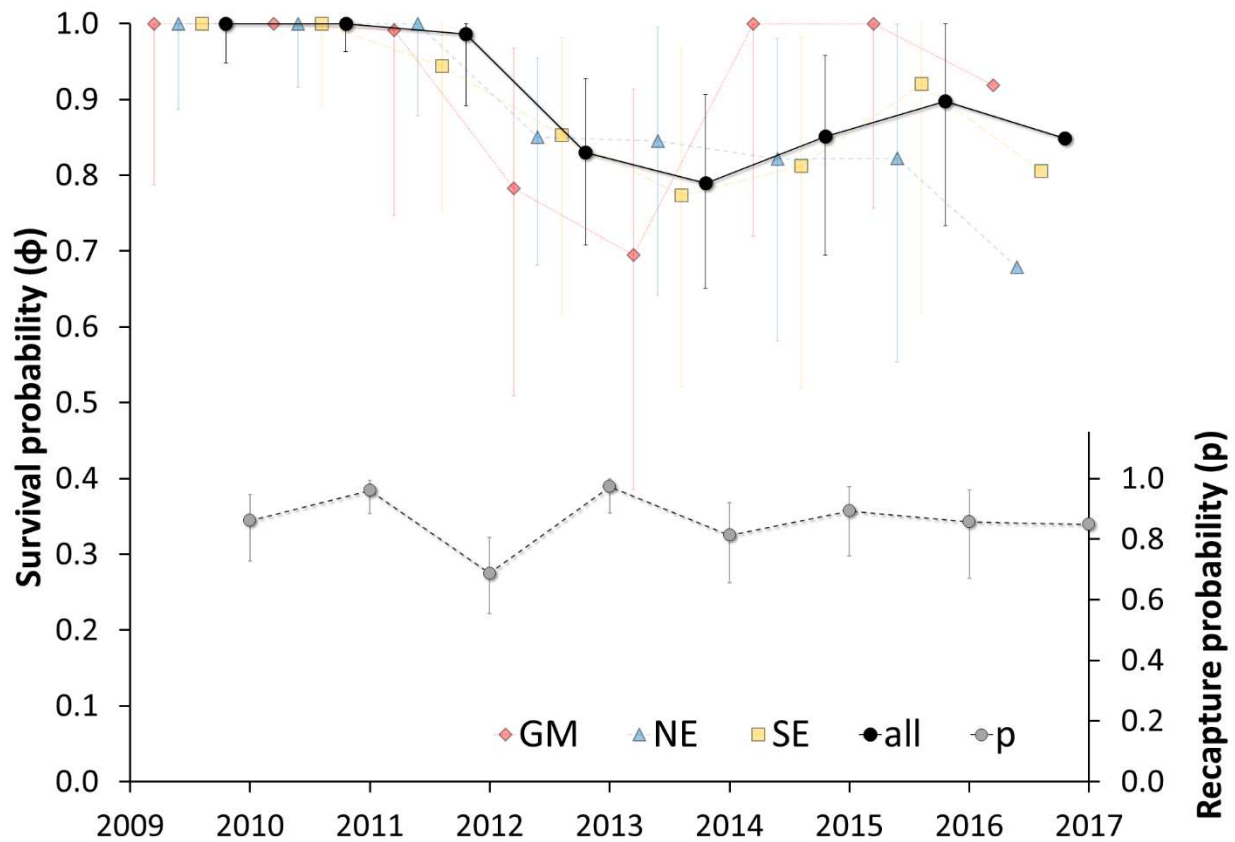


Figure 2-3 Annual survival rates of Northern Gannets nesting on Bonaventure Island, Canada, and wintering in the Gulf of Mexico (GM), southeast coast of the U.S. (SE), northeast coast of the U.S. (NE) and all individuals together from 2009 to 2017. Survival rates for GM, SE and NE were calculated from the model $\phi_{g+t} p_t$. and recapture probability (p) were calculated from the best fit model: $\phi_t p_t$ (see Table 2.2). Lines for sites are presented separately just to display the absence of difference, but they are faded because wintering sites are not in the best model (see Table 2.2). Bars are showing the 95% CI (estimated from profile likelihood method) around the mean annual survival.

Table 2.2 Models testing for differences in survival probabilities of Northern Gannets nesting on Bonaventure Island, Canada, from 2009 to 2017. ϕ : survival probabilities; p : recapture probabilities; ΔAIC_c : difference between the model and the lowest AIC_c ; w_i : AIC_c weight; K : number of parameters; g : categories of migrants (GM, SE, NE); t : time (years from 2009 to 2017); $.$: constant effect; $*$: interaction; $+$: additive effect.

Model	AIC _c	ΔAIC_c	w_i	K	Deviance
ϕt pt	421.28	0.00	0.95	15	166.60
$\phi g+t$ pt	427.87	6.59	0.04	18	166.48
ϕt p.	429.74	8.47	0.01	9	188.10
$\phi g+t$ p.	433.85	12.57	0.00	11	187.92
$\phi.$ pt	435.80	14.53	0.00	9	194.16
ϕg pt	439.94	18.66	0.00	11	194.01
$\phi.$ P.	442.93	21.65	0.00	2	215.85
ϕg p.	446.84	25.57	0.00	4	215.67
$\phi g*t$ pt	451.78	30.51	0.00	31	159.63
$\phi g*t$ p.	458.66	37.38	0.00	25	181.05

Table 2.3 Arrival and departure dates (at or from the colony) of Northern Gannets nesting on Bonaventure Island, Canada, that wintered in the Gulf of Mexico (GM), southeast coast of the U.S. (SE) and northeast coast of the U.S. (NE) in winters 2010-2011 and 2011-2012

<i>n</i>	GM migrants 12	SE migrants 18	NE migrants 28
Mean departure date (\pm SE, days)	3 Oct (\pm 15) ^a	10 Oct (\pm 9) ^b	13 Oct (\pm 6) ^b
Mean arrival date (\pm SE, days)	22 Apr (\pm 6) ^a	20 Apr (\pm 5) ^a	20 Apr (\pm 5) ^a

^{a, b}: different letters in two consecutive cells indicate significant difference ($p < 0.05$) between migrant categories

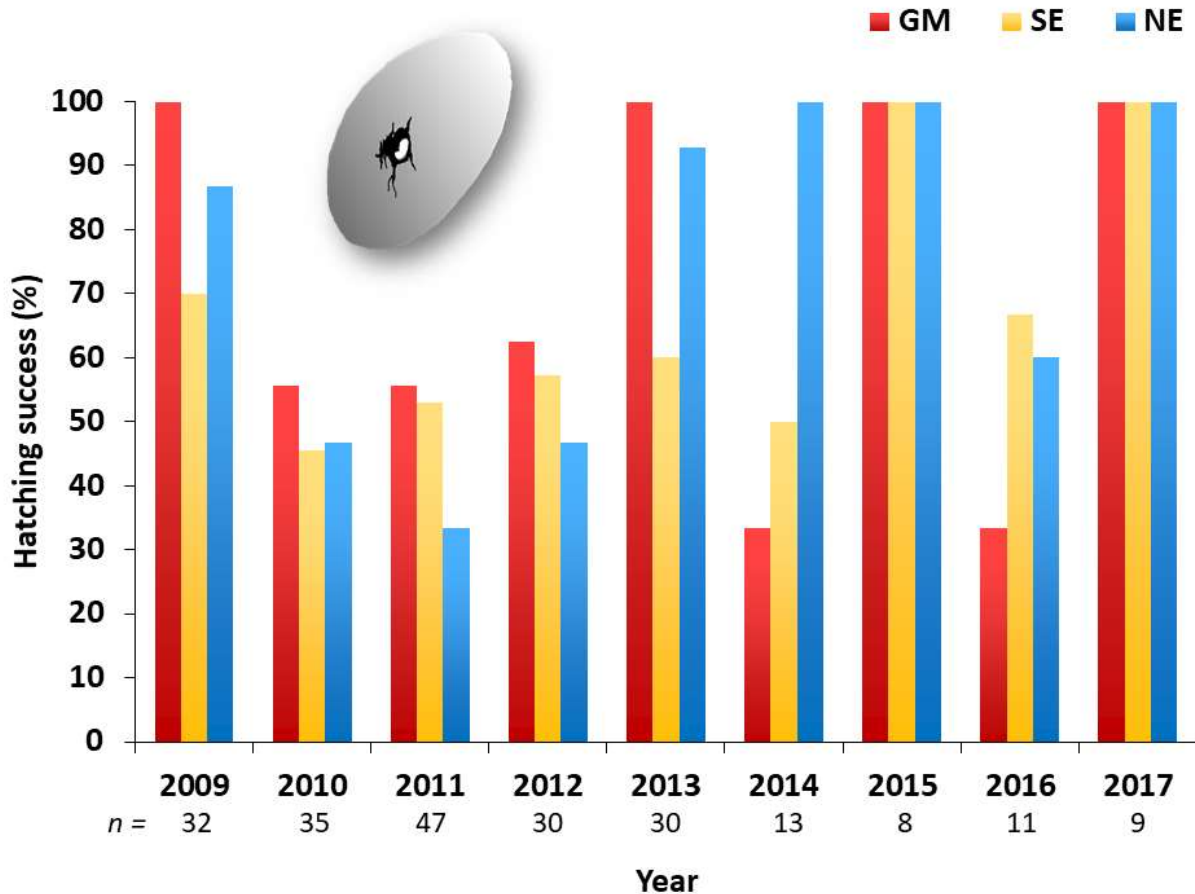


Figure 2-4 Multi-year hatching success (%; number of chicks hatched/eggs laid) of three migrant groups of Northern Gannets nesting on Bonaventure Island, Canada, and wintering in the Gulf of Mexico (GM), southeast coast of the U.S. (SE) and northeast coast of the U.S. (NE) from 2009 to 2017. There is no interaction between migrant groups and hatching success ($P > 0.05$) but an interaction between year and hatching success ($P < 0.0001$). Bottom line n represents the total of nests for all categories. We used only the data for instrumented birds in 2010-2011 and 2011-2012, and for which we monitored hatching success between 2009 and 2017. Given the very high fidelity to wintering sites in gannets (Fifield *et al.*, 2014), we assume that individuals keep the same area year after year.

Hatching success of Northern Gannets equipped with GLS loggers was between 45% and 100% between 2009 and 2017 (**Figure 2.4**). Loglinear models showed no interaction between migrant category and hatching success ($\chi^2 = 0.52$, $df = 2$, $P = 0.77$). However, there was a significant interaction between year and hatching success ($\chi^2 = 33.46$, $df = 7$, $P < 0.0001$); pairwise comparison indicated that differences

in hatching success were greatest between migrant categories in 2013 ($P = 0.0009$) and higher for GM and NE birds.

2.5.3 Non-breeding period and flight behaviour

GM migrants spent about half as much time at their wintering area as NE and SE migrants, and about twice as much time on migration (**Figure 2.5a**, season [$F_{2,110} = 181.70$, $P < 0.0001$], wintering area [$F_{2,54} = 9.86$, $P < 0.0001$], season \times wintering area [$F_{2,110} = 14.93$, $P < 0.0001$]). There was no significant difference between duration of the fall and spring migrations for all migrants ($P > 0.05$).

Whether they migrated to the GM, SE or NE, all birds spent 5.4 ± 0.8 hours flying per day during migration, with no effect of wintering area (**Figure 2.5b**, $F_{2,54} = 1.34$, $P > 0.05$) (corresponding to an average of 39 ± 4 flights per day of 8.8 ± 2.5 min per flight). However, as expected the time spent flying per day was lower in the winter when not migrating (3.8 ± 0.5 h on average) with a strong tendency to differ according to the wintering area ($F_{4,112} = 2.37$, $P = 0.06$). Gannets wintering in GM tended to spend 32 min less on average in flight per day than those wintering in SE and NE, but this was not statistically significant (compared to SE migrants, $t_{52} = -2.53$, $P = 0.24$; and compared to NE migrants, $t_{52} = -2.85$, $P = 0.13$).

2.5.4 Sea surface temperature

Sea surface temperature around the breeding areas was 13 ± 1 °C. GM migrants were the only individuals that experienced warmer waters during winter than the breeding period (**Figure 2.6**). From fall migration, sea surface temperatures began to differ in each area according to biological seasons ($F_{4,219} = 153.01$, $P < 0.0001$) and groups of migrants ($F_{2,54} = 44.86$, $P < 0.0001$). Gannets migrating to GM experienced waters that were 7 °C warmer than birds that wintered in NE (16 ± 1 °C opposed to 9 ± 2 °C; $t_{51} = 10.67$, $P < 0.0001$), and during the spring migration back to the colony ($t_{51} = 9.16$, $P < 0.0001$).

2.5.5 Energetics

Gannets expended twice as much energy flying per day during migration compared with that in wintering areas (**Figure 2.7a**, $F_{2,104} = 105.83$, $P < 0.0001$). Although there was a trend for GM migrants to expend less energy flying in winter, the difference was not significant (season \times wintering area: $F_{4,110} = 2.36$, $P = 0.06$).

However, GM migrants spent less energy resting on water than NE and SE migrants during fall migration (**Figure 2.7b**, $t_{51} = -3.81$, $P = 0.01$), winter ($t_{51} = -9.58$, $P < 0.0001$) and spring migration ($t_{51} = -7.87$, $P < 0.0001$). When the energy spent flying and resting on the water was summed for each individual, energy expenditure of GM migrants was 30% lower in winter than during the migration seasons. (**Figure 2.7c**, $t_{105} = 7.26$, $P < 0.0001$). When compared to NE migrants, GM migrants expended the least energy per day in the winter (-22%, $t_{51} = -5.46$, $P < 0.0001$) and spring migration (-11%, $t_{51} = -4.35$, $P = 0.002$). The differences for GM and SE migrants were also significant but smaller (**Figure 2.7c**).

Estimating the total energy expended during the non-breeding period by multiplying the daily energy expenditure by duration of the periods, there was no difference between the three categories of migrants (**Figure 2.8**, $F_{2,52} = 1.51$, $P = 0.23$).

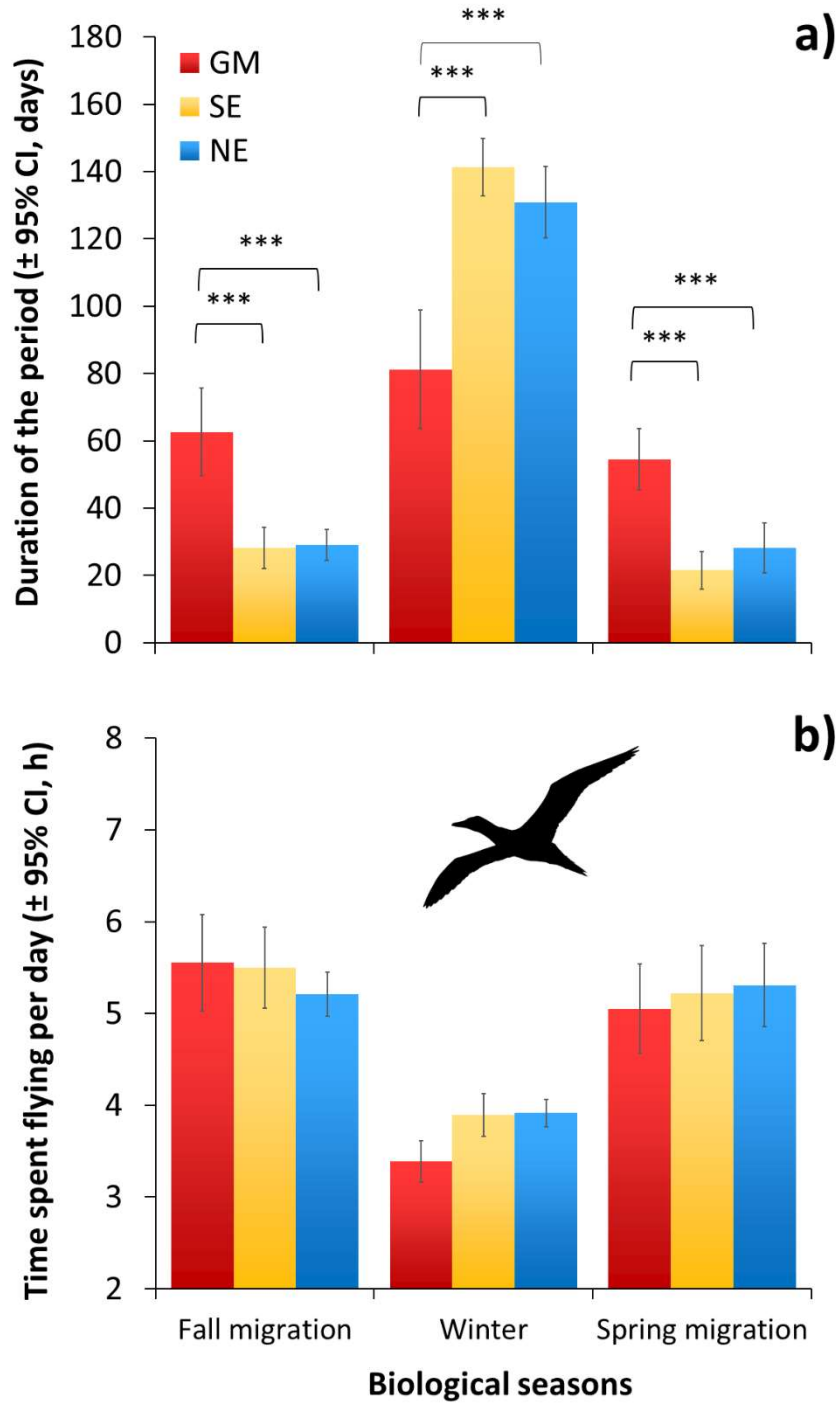


Figure 2-5 a) Duration of the non-breeding period (migrations and winter seasons) and b) time spent flying per day of three migrant groups of Northern Gannets nesting on Bonaventure Island, Canada. Wintering areas: Gulf of Mexico (GM, $n = 12$), southeast coast of the U.S. (SE, $n = 18$) and northeast coast of the U.S. (NE, $n = 28$) in 2010-2011 and 2011-2012. (* : $P < 0.05$; ** : $P \leq 0.01$; *** : $P \leq 0.001$)

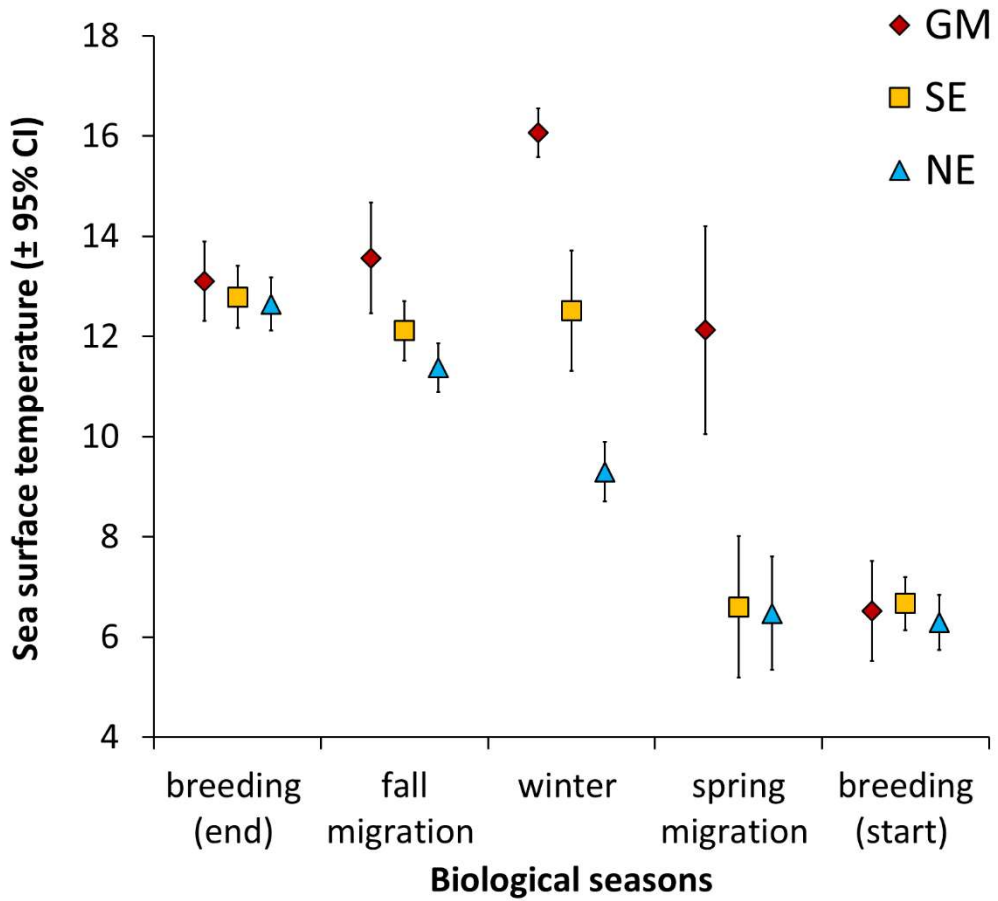


Figure 2-6 Mean sea surface temperature (SST) recorded by loggers on Northern Gannets nesting on Bonaventure Island, Canada, throughout the annual cycle. Wintering areas: Gulf of Mexico (GM, $n = 12$), southeast coast of the U.S. (SE, $n = 18$) and northeast coast of the U.S. (NE, $n = 28$) in 2010-2011 and 2011-2012.

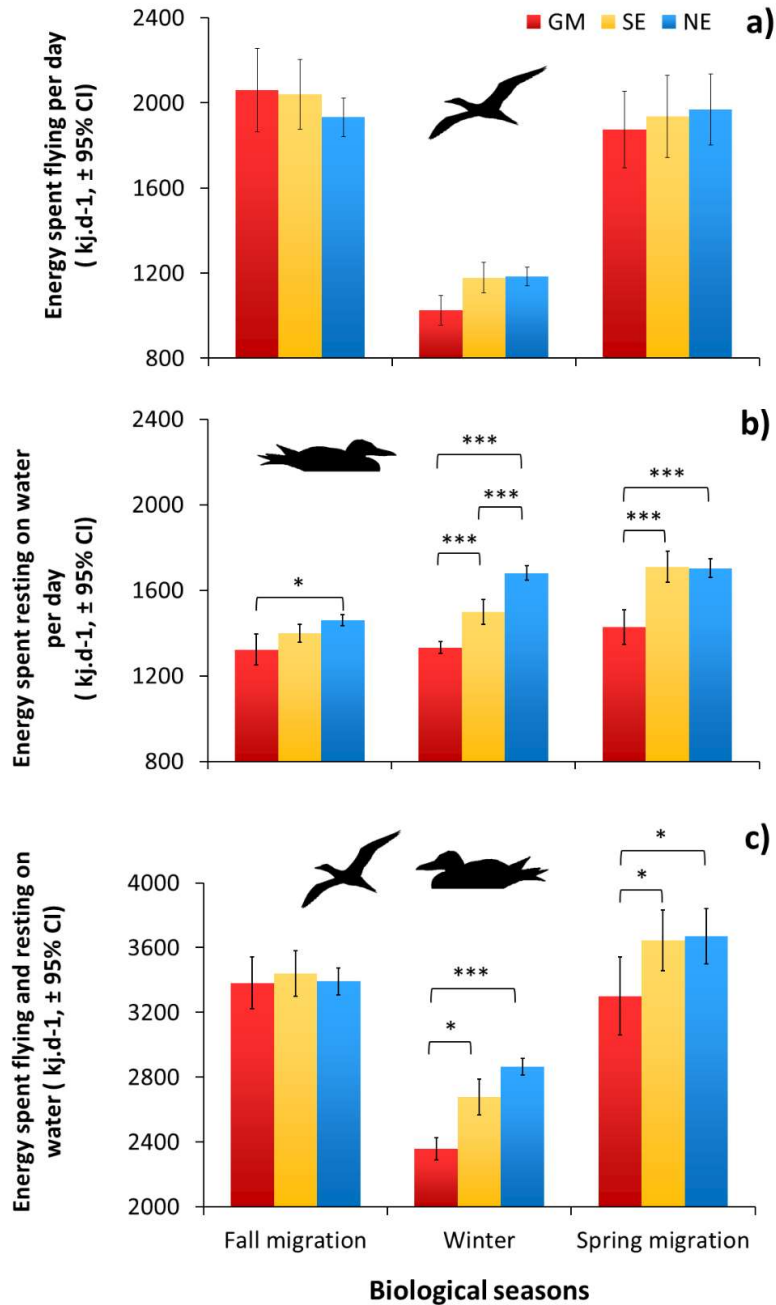


Figure 2-7 Comparison of energy expended during the non-breeding period (fall migration, winter and spring migration) between three migrant groups of Northern Gannets nesting on Bonaventure Island. Wintering areas: Gulf of Mexico (GM, $n = 12$), southeast coast of the U.S. (SE, $n = 18$) and northeast coast of the U.S. (NE, $n = 28$) in 2010-2011 and 2011-2012. a) Energy spent flying per day, b) Energy spent resting on water per day, c) Energy spent flying and resting on water per day (* : $P < 0.05$; ** : $P \leq 0.01$; * : $P \leq 0.001$).**

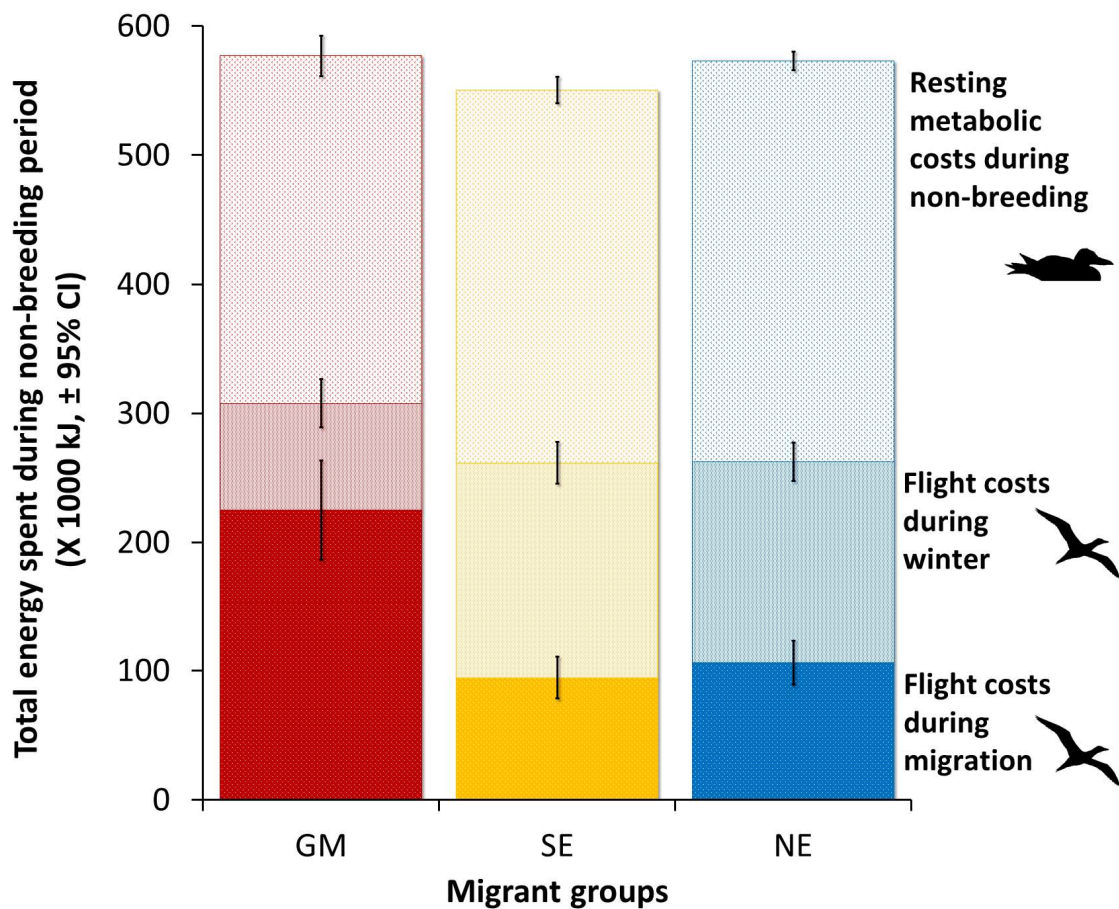


Figure 2-8 Comparison of total energy spent during the non-breeding period (fall migration, winter and spring migration) between three migrant groups of Northern Gannets nesting on Bonaventure Island, Canada. Wintering areas: Gulf of Mexico (GM, $n = 12$), southeast coast of the U.S. (SE, $n = 18$) and northeast coast of the U.S. (NE, $n = 28$) in 2010-2011 and 2011-2012. Cumulative energy spent for resting metabolic were calculated by multiplying energy spent resting on water per day and duration of the non-breeding period. Cumulative energy spent flying during winter were calculated by multiplying energy spent flying per day during winter and duration of the winter season. Cumulative energy spent flying during migration were calculated by multiplying energy spent flying per day during migration and duration of both migrations (spring and fall).

2.6 Discussion

Our study shows that the survival, hatching success, timing of breeding, and annual energy expenditure are similar between short and long-distance migrants in Northern Gannets. Despite substantial differences in wintering destinations and variation in flight behaviour (during migration and winter), there is no apparent carry-over effect of wintering location on the individual fitness in the subsequent breeding periods.

2.6.1 GLS loggers, migration strategies and wintering areas

Recent studies of migrating birds have revealed wintering quarters of species for the first time, quantified the distance flown and the time spent moving, and often shown extensive variation among sexes (Deakin *et al.*, 2019), ages and individuals in migratory behaviour (Phillips *et al.*, 2017). Recently, GLS loggers were used to study migration strategies of gannets nesting in the Northeast Atlantic (Kubetzki *et al.*, 2009; Fort *et al.*, 2012; Garthe *et al.*, 2012; Deakin *et al.*, 2019; Grecian *et al.*, 2019) and Northwest Atlantic (Fifield *et al.*, 2014). These loggers also made it possible to track long-term migration to assess marine pollution impact (e.g. Deepwater Horizon oil spill in the Gulf of Mexico in April 2010 (Montevecchi *et al.*, 2012; Franci *et al.*, 2014; Champoux *et al.*, 2020)). In North America, these studies confirmed knowledge from banding and observations of birds at sea (Nelson, 2002), that individuals vary in migration distance, spanning the area from the northern part of the American Atlantic coast to the Gulf of Mexico, but with no resident individuals in the Gulf of St. Lawrence, where waters are generally covered with ice during the winter. Across the breeding range of the species, migration strategies and non-breeding destinations are highly repeatable over consecutive years (Garthe *et al.*, 2012; Fifield *et al.*, 2014; Grecian *et al.*, 2019), and the net cost-benefit appears to be similar for all wintering areas in terms of energetics (Garthe *et al.*, 2012).

Gannets breeding on Bonaventure Island mostly dispersed along the Atlantic coast during the winter. In our study population, a larger portion were short-distance migrants either to the northeast coast (NE, 48%) or the southeast coast of the US (SE, 31%), and fewer (21%) were long-distance migrants to the Gulf of Mexico (GM) (**Figure 2.2**). The proportions of long-distance migrants from this colony are higher than those of ringing recoveries during the non-breeding period (6% (Montevecchi *et al.*, 2012; Fifield *et al.*, 2014) or 8% (Moisan et Scherrer, 1973)), but similar to wintering centroids calculated with previously collected geolocation data (24% (Fifield *et al.*, 2014) and 27% (Montevecchi *et al.*, 2012)). The main

difference from both previous studies is the lower proportion of birds wintering in the SE (16% (Fifield et al., 2014) and 11% (Montevecchi et al., 2012))). Our geolocation results confirm that nearly a quarter of the adult gannets nesting at Bonaventure Island migrate to the GM, mainly around coastal Louisiana and Texas waters, with one exception near the Yucatan Peninsula. These results are similar to previous studies of Fifield et al. (2014) and Montevecchi et al. (2012). In the NE area, the tracked gannets aggregated mainly in the southern part of the zone around Delaware and Chesapeake Bays, and in the SE area, they frequented the coast of North Carolina, South Carolina and Georgia, with three individuals spending time off the Atlantic coast of southern Florida.

2.6.2 Survival

Our results indicate that there was no effect of wintering region on survival rate (**Figure 2.3**). Although confidence intervals for survival estimates were high because of the small sample size and the variability between years, the mean annual survival rate of 90% (pooling all wintering areas and years) was similar to the estimates from a previous study at different colonies (91.9% ; (Wanless et al., 2006)). At the species level, our results corroborate the literature where short-distance migrants species (or resident species) and long-distance migrants species show opposite trends in survival and reproductive rates: long-distance migrants tend to have higher annual survival than resident or short-distance migrants, but lower fecundity [number of broods and number of offspring produced per brood] (Gwinner, 1990; Sherry et Holmes, 1995)). At the population level, survivorship is correlated positively with migration distance in some species (e.g. Mallards, *Anas platyrhynchos* (Hestbeck et al., 1992)) but not in many others (e.g. Red Knots, *Calidris canutus* (Harrington et al., 1988), many sparrows (Sandercock et Jaramillo, 2002)). Newton (2008) considered the merits of comparing populations of migratory versus resident bird species, and concluded that results from past comparisons were of dubious value, mostly because the populations differed in survival and reproduction for reasons other than just their migration strategy (e.g. different breeding area). In our study, all the tracked birds migrated, and all were from the same colony, removing any confounding effect of breeding location on hatching success, survival, and recapture probability.

2.6.3 Phenology and hatching success

In our study, hatching success from 2009 to 2017 (for all instrumented birds that we could monitor) was similar for birds with different wintering destinations, suggesting there is no clear carry-over effect in

terms of a reproductive advantage from migrating shorter distances from the breeding colony. Further support for this conclusion is that the timing of arrival in spring was similar for all groups of migrants (Table 3), which is also the case for other gannet colonies in the western Atlantic (including Bonaventure) (Fifield et al., 2014). In contrast, Garthe *et al.* (2012) found that the arrival date of gannets at the Bass Rock, UK, was later for individuals that wintered off west Africa (a migration of about 4000 km) than short-distance migrants, but not after sex was taken into account.

There is a certain synchrony in migration timing in gannets (Fifield et al., 2014), and consequently, a small range of departure (fall) and arrival (spring) dates. Our results showed an overall range of 32 (2010) and 39 (2011) days for fall migration departure, and 19 (2010) and 18 (2011) days for spring migration arrival date. Date ranges and mean dates are consistent with data of Fifield *et al.* (2014) for birds breeding in the same colony for arrival date (their study : 23 Apr \pm 5 days) but different for fall departure (23 Oct \pm 5 days). Fall departure is mainly determined to a large extent by the timing of chick fledging, through growth and development. This is corroborated by the characteristically earlier departure of failed breeders and nonbreeders than breeders (Nelson, 2002), which is also observed in other seabird species (Cory's Shearwaters, *Calonectris borealis* (Catry et al., 2013), and Black-legged Kittiwakes, *Rissa tridactyla* (Bogdanova et al., 2011)). The difference observed in mean departure date between short and long-distance migrants in our study could be explained by a lower fledging success for GM migrants in 2010 and in 2011. Unfortunately, because we were absent at the end of breeding period in the colony, we cannot know the exact fate of each chick. Alternatively, GM migrants may leave the colony before the other migrants solely because they anticipate a longer distance to be covered. Northern gannets are able to memorize the location of food patches and can at least to some extent anticipate the spatiotemporal distribution of prey (Pettex *et al.*, 2010), we may suppose that, as many other species, they are able on a circannual basis to synchronise their physiology and behaviour according to seasonal time cues for anticipating environmental periodicity, maximizing survival and reproductive success (Helm et Lincoln, 2017).

2.6.4 Flight, thermoregulation and energy expenditure

The time spent flying per day was, as expected, lower during winter (3.8 h) than migration (5.4 h), regardless of migration destination. During winter, there was a tendency for birds to fly less per day (by 30 min) in the Gulf of Mexico, although this difference was borderline in terms of statistical significance (P

= 0.06), probably due to the low sample size and substantial variability among individuals. Nevertheless, GM migrants would save about 25 % in terms of overall foraging effort (through flight) compared with migrants to the other wintering areas, as observed in Atlantic puffins (*Fratercula arctica*) where flight behaviour and energy expenditure increase when birds winter further north (Fayet et al., 2017). Flight is the dominant behaviour during foraging in gannets, which search for prey in the air and then plunge-dive (Lewis et al., 2004b). During migration, there were no significant differences in the time and energy spent flying per day between individuals travelling to different wintering areas. However, as expected, migrants took longer to reach the Gulf of Mexico than Atlantic destinations, leading to a greater overall cost of migration (**Figure 2.8**).

In contrast, energy expended while resting on the water was lower during both the migration and winter for gannets that migrated to the Gulf of Mexico than those wintering on the Atlantic coast (**Figure 2.7b**). This was related to the warmer SST in more southerly latitudes (**Figure 2.6**). Given that time spent on the water was the major part of the time budget, it represented a substantial daily energy cost, varying between 1300 and 1700 kJ per day. In comparison, flight costs were between 1000 and 1700 kJ per day (**Figure 2.7a**). Therefore, when flight costs are added to resting and thermoregulatory costs for the whole non-breeding period (migration and winter), there were no significant differences between strategies. On this basis, the energy costs of the alternative migration strategies observed in this population are likely to be broadly equal. However, our estimates of energy expenditure (EE) exclude the cost of swimming, diving and digestion, hence our knowledge of daily energy expenditure (DEE) is incomplete. Unfortunately, we are not aware of any estimate of DEE during the winter or migration seasons for gannets.

Our results can be compared with estimates of DEE during the chick-rearing period calculated with 'Seabird FMR Calculator' (https://ruthedunn.shinyapps.io/seabird_fmr_calculator/) (Dunn et al., 2018) for Northern Gannet, and also with empirical estimates obtained for this species (Birt-Friesen et al., 1989) and for a congener, the Cape Gannet (*Morus capensis*). With the 'Seabird FMR Calculator' (using body mass = 3,030 g, colony latitude = 48° and breeding phase = brood), the estimate of DEE is 1,343 kJ.kg⁻¹.d⁻¹ (lower confidence interval: 990 kJ.kg⁻¹.d⁻¹; upper confidence interval: 1,738 kJ.kg⁻¹.d⁻¹). According to the empirical studies based on doubly labelled water, the estimate for Northern Gannet is 1,520 kJ.kg⁻¹.d⁻¹ (Birt-Friesen et al., 1989) while two independent estimates for Cape Gannet are 1,478 kJ.kg⁻¹.d⁻¹ (Navarro-Cañas, 2010) and kJ.kg⁻¹.d⁻¹ (Adams et al., 1991), . Regardless of the method, the values are essentially the same. Using the average of 1,429 kJ.kg⁻¹.d⁻¹ from these studies, a gannet of 3.03 kg departing from our colony in the fall

would have a DEE of 4,329 kJ.d⁻¹. Our estimate of EE related to resting, thermoregulation and flight during the non-breeding period ranged between 2,400 and 3,600 kJ.d⁻¹, which represents about 55% to 83% of the total DEE of a breeding bird. During the winter, seabirds are no longer under the central-place foraging constraint, i.e. do not need to collect and return with food for the growing chick, and therefore show lower activity levels than during breeding (Bogdanova *et al.*, 2017; Phillips *et al.*, 2017). This decreasing activity level during the non-breeding period has been observed in many species: Procellariiformes (Mackley *et al.*, 2010; Mackley *et al.*, 2011; Magnúsdóttir *et al.*, 2014; Cherel *et al.*, 2016), sulids (Garthe *et al.*, 2012), skuas (Magnúsdóttir *et al.*, 2014) and alcids (Mosbech *et al.*, 2011). Therefore, we consider our estimate of EE to be a fair approximation of DEE, particularly as total energy expended while diving and for digestion are probably proportional to the time spent searching for prey during flight, as flying and diving activity are highly correlated in gannets ($r = 0.876$, $P < 0.0001$, (Garthe *et al.*, 2007a)).

The similarity between annual energy expenditure of different group of migrants depends mainly of the total energy spent during the winter period (Figure 2.8). Our results suggest that the energetic benefits during the winter of foraging in the GM, probably associated with milder weather conditions (lower thermoregulatory costs), and greater prey abundance (requiring less time spent flying for foraging) outweigh any added costs of the longer migration. It is probably for these reasons that we did not detect any obvious carry-over effects.

2.7 Conclusion

Carry-over effects have been demonstrated in many birds and mammals species (Harrison *et al.*, 2011) and seem to be common in migratory species (Norris *et al.*, 2006). Those effects occur when processes in the breeding period influence characteristics and success of the following non-breeding period, and vice-versa (Harrison *et al.*, 2011 for a review). For example, unsuccessful breeders may be in better body condition at the end of the breeding period and, as their reproductive costs are lower, they may invest more time and energy for long-distance migration (Bogdanova *et al.*, 2011). Conversely, favourable conditions during winters may result in earlier arrival date on breeding grounds (Saino *et al.*, 2004). However, Bogdanova *et al.* (2017) found no evidence of a link between choice of wintering grounds and hatching success. They hypothesised that their results could be influenced by differences in prevailing conditions, being poorer in the season preceding the winter. Indeed, carry-over effects can be modulated by environmental conditions, increasing when conditions are less favourable (Legagneux *et al.*, 2012;

Harrison *et al.*, 2013). Ramos *et al.* (2018) did not detect clear effects of breeding effort on migratory behaviour or subsequent breeding attempts, suggesting that costs of breeding may be rapidly buffered during the non-breeding period by changes in other traits (e. g. moult). Life-history theory predicts that long-lived species should not invest too much in a single breeding event, since this may reduce their survival and future breeding prospects (Stearns, 1992). Carry-over effects should be more persistent and stronger in short-lived species (Harrison *et al.*, 2011) and may be apparent only in years with very poor environmental conditions (Bogdanova *et al.*, 2017; Ramos *et al.*, 2018).

In conclusion, using a cost-benefit approach, we found no evidence of carry-over effects of wintering destination on fitness parameters (hatching success and adult survival) in gannets, nor did we find any differences in overall energy expenditure during the non-breeding period after accounting for time spent migrating. Overall, this suggests there are no obvious selective advantages to choosing a particular wintering region over another for this seabird species. However, further multi-year studies or experimental manipulations would better reveal the effects of environmental stochasticity during the breeding and non-breeding periods, and test for possible influences of other factors (e.g., moult schedule) on carry-over effects.

2.8 Authors' contribution

MG and DP conceived the ideas and designed methodology; DP, MG, SB and YS collected and analysed the data; DP, RP, SG and MG led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

2.9 Acknowledgements

We would like to thank the volunteers and colleagues who participated in the field work on Bonaventure Island (Sylvain Christin, Isabeau Pratte, Marie-Anne Bergeron, Cynthia Franci, Mélanie Sabourin, Corentin Chaillon, Lynn Miller, several park naturalists, Nicolas Lepage, Jan Bouthillier, Roxane Bélanger) or for data analysis (Maude Valois-Bérubé, Noémie Martin-Chouinard, Gabrielle Robineau-Charrette, Catherine Babin and Mathieu Lévesque).

CHAPITRE 3

Times and partners are a-changin': relationships between declining food abundance, breeding success, and divorce in a monogamous seabird species



Couple de fous de Bassan (*Morus bassanus*) se retrouvant sur leur nid dans le Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du Rocher-Percé (crédit photo : Ryan Boswarthick).

Référence de la publication :

Pelletier, D. et Guillemette, M. (2022). Times and partners are a-changin': relationships between declining food abundance, breeding success, and divorce in a monogamous seabird species. *PeerJ*, 10, e13073. <https://doi.org/10.7717/peerj.13073>

3.1 Résumé

Les oiseaux marins font preuve d'une capacité d'ajustement considérable afin de faire face aux changements environnementaux pendant la saison de reproduction et de maximiser leur rendement reproductif durant toute leur vie. Par exemple, le divorce a été proposé comme une stratégie comportementale adaptative chez les espèces monogames sociales, en réponse à de mauvaises conditions et à un faible succès de reproduction. Dans cette étude, nous avons étudié le divorce au niveau de la population et des individus chez les fous de Bassan (*Morus bassanus*, ci-après les fous) nichant sur l'île Bonaventure (Québec, Canada). Au niveau de la population, nous avons utilisé la méthode de Granger pour détecter et quantifier la causalité temporelle entre les séries chronologiques (de 2009 à 2019) du taux de divorce et du succès de reproduction des fous de Bassan (n = 809) et nous avons évalué la relation entre le succès de reproduction et la biomasse de leurs deux principales proies (le maquereau de l'Atlantique, *Scomber scombrus*, et le hareng de l'Atlantique, *Clupea harengus*). Nos résultats indiquent que le succès de reproduction est principalement influencé par la biomasse du stock de maquereau de l'Atlantique, et qu'une diminution du succès de la reproduction est suivie d'une augmentation du taux de divorce avec un décalage d'un an. Cependant, l'effet de l'interaction entre le succès de reproduction et l'année sur la proportion d'individus qui ont divorcé a montré une variation interannuelle significative. Au niveau individuel, nos résultats supportent l'hypothèse d'une stratégie adaptative du divorce. En effet, les fous de Bassan qui ont changé de partenaire l'ont fait après un échec de la reproduction et le succès de la reproduction a augmenté un an après le divorce. Étant donné que les oiseaux marins se nourrissent en partant d'un point central (*central-place foragers*), les possibilités de dispersion et d'adaptation sont souvent limitées dans un contexte de faible abondance de nourriture. Nous suggérons que la flexibilité comportementale exprimée par le divorce serait une stratégie efficace à court terme pour maintenir la performance reproductrice.

Mots-clés : performance reproductrice, flexibilité comportementale, fous de Bassan, *Morus bassanus*, partenariat chez les oiseaux, niveaux de la population et de l'individu, variabilité environnementale, série temporelle, poissons pélagiques, abondance des proies.

3.2 Abstract

Seabirds exhibit considerable adjustment capacity to cope with environmental changes during the breeding season and to maximize lifetime reproductive output. For example, divorce has been proposed to be an adaptive behavioral strategy in social monogamous species, as a response to poor conditions and low breeding success. Here, we studied divorce at the population and individual levels in northern gannets (*Morus bassanus*, hereafter gannets) nesting on Bonaventure Island (Quebec, Canada). At the population level, we used Granger's method for detecting and quantifying temporal causality between time series (from 2009 to 2019) of divorce rate and breeding success of gannets ($n = 809$) and we evaluated the relationship between breeding success and biomass of their two principal prey (Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, and Atlantic herring, *Clupea harengus*). Our results indicated that breeding success is mainly influenced by the total stock biomass of Atlantic mackerel, and a decrease in breeding success is followed by an increase in divorce rate with a 1-year lag. However, the effect of the interaction between breeding success and year on the proportion of individuals that divorced showed significant inter-annual variation. At the individual level, our results support the adaptive strategy hypothesis of divorce. Indeed, gannets that changed partners did so following a reproductive failure, and there was an increase in breeding success 1 year following the divorce. Being central place foragers, opportunities for dispersal and adaptation are often limited for breeding seabirds in a context of low food abundance. We suggest that behavioral flexibility expressed as divorce would be an efficient short-term strategy for maintaining reproductive performance.

Keywords: Reproductive performance, Behavioral flexibility, Northern gannets, *Morus bassanus*, Partnership in birds, Population and individual levels, Environmental variability, Time series, Pelagic fishes, Prey abundance

3.3 Introduction

Seabirds demonstrate considerable ecological, demographic, life-history and behavioral adjustment capacity (e.g., Garthe *et al.*, 1996; Weimerskirch, 2002; Hamer *et al.*, 2007) to respond and adjust to short- and long-term changes in ocean conditions (e.g., Aebischer *et al.*, 1990; Sydeman *et al.*, 2009). They are resilient to environmental change, i.e., they have the ability to survive and recover from a perturbation (Williams *et al.*, 2008). For example, under conditions of low prey availability, parents may modify their attendance and foraging behavior (Cairns, 1987, 1992; Piatt *et al.*, 2007). Normally, both parents divide care to protect and feed their chicks (Schreiber et Burger, 2002). When food is scarce, they are more likely to leave a younger chick earlier to obtain sufficient food (Regehr et Montevecchi, 1997). They can increase time spent foraging and the distance traveled to find prey (Guillemette *et al.*, 2018). However, such behavioral adjustments in colonial breeders may compromise their breeding success as they must leave their offspring temporarily unattended. For example, chicks left unprotected by their parents may then be attacked by adults from nearby sites (Ashbrook *et al.*, 2008), or to be assaulted by non-breeders attempting to usurp sites (Porter *et al.*, 2004; Hamer *et al.*, 2007), or killed by predators (Oro et Furness, 2002). When food conditions are poor, the usual benefit of high-density breeding as protection from predators may diminish and thus reduce breeding success (Danchin et Wagner, 1997). Poor breeding performance may even destabilize pair bonds in monogamous seabird species (Ens *et al.*, 1996; Bried et Jouventin, 2002; Dubois et Cézilly, 2002) (but see Choudhury, 1995; Taborsky et Taborsky, 1999).

Birds exhibit a diversity of mating systems, with various degrees of fidelity to a partner according to the duration of the relationship, from continuous partnership with no promiscuity to social monogamy with limited genetic exchange (Clutton-Brock, 1991; Black, 1996). Divorce has been recorded in 92% of socially monogamous bird species (Jeschke et Kokko, 2008), with divorce rates being highly variable both among and within species (Black, 1996). Divorce rate is particularly variable among species, ranging from partners repairing every breeding season (100% divorce, e.g., imperial shag (*Leucocarbo atriceps*), great blue heron (*Ardea herodias*) (Jeschke et Kokko, 2008) to strict partner fidelity (0% divorce, e.g., Buller's albatross (*Thalassarche bulleri*) (Ens *et al.*, 1996), south polar skua (*Catharacta maccormicki*) (Mercier *et al.*, 2021)).

Divorce rates may also vary considerably between populations of the same species (e.g., 8 to 85% in the blue tit (*Parus caeruleus*)) (Dhondt et Adriaensen, 1994) and between years (e.g., from 13% to 50%

in black-legged kittiwake (*Rissa tridactyla*) (Mercier *et al.*, 2021). The causes of this variation in divorce rates are not yet fully explained, but it has recently been shown that the probability of divorce is directly affected by environmental variability in seabirds (Ventura *et al.*, 2021).

Various hypotheses have been proposed concerning the costs and benefits associated with mate retention vs. divorce (Choudhury, 1995). Because biparental care (and the related social monogamy) is crucial in most monogamous bird species (Bennett et Owens, 2002), divorce represents a way to improve potentially problematic partnerships that may result from different types of factors implied in the initial mate choice (Johnston et Ryder, 1987; Moller, 1992; Sullivan, 1994; Choudhury, 1995; Botero et Rubenstein, 2012), and/or to obtain more genetically diverse offspring (see references in Arnqvist et Kirkpatrick, 2005). Two main groups of hypotheses have been proposed to explain divorce: an adaptive strategy that increases the breeding success of at least one of the two partners; a random event that results from another strategy (see review by Choudhury, 1995).

For divorce to be an adaptive strategy, breeding success post-divorce should be higher than pre-divorce (Choudhury, 1995; Black, 1996; Dubois et Cézilly, 2002). Thus, divorce may be seen as a response to unfavorable environmental and breeding conditions or to the possibility of more favorable conditions with a partner of improved quality. For example, if the divorce is the result of a random or unintended effect of another process, it should not be related to the reproductive success of the previous breeding season. Thus, divorce would potentially lead to a decrease or no change in breeding success.

Most of the studies of divorce focus on the general patterns observed at the population level, but these rarely provide insights into processes happening at the individual level and at the finer timescale (i.e., between two breeding seasons). For example, the ‘success-stay/failure-leave’ pattern (Schmidt, 2004) is often observed at the nest or population level, where those pairs that fail divorce, and those that succeed stay together. However, some pairs stay together after a failure, while others divorce after a successful breeding attempt (e.g., Brooke (1978) for manx shearwater, *Puffinus puffinus*, Harris *et al.* (1987) for oystercatcher, Jones et Montgomerie (1991) for least auklet, *Aethia pusilla*, Ramsay *et al.* (2000) for black-capped chickadees, *Poecile atricapillus*, Saino *et al.* (2002) for barn swallow, *Hirundo rustica*).

The northern gannet (*Morus bassanus*, hereafter gannets) breed in large colonies and they are philopatric to their breeding site (Nelson, 2002). This species is a long-lived plunge-diving predator, highly territorial and aggressive at its nest site and has a wide breeding distribution in the North Atlantic. This

species is reported as socially monogamous with the suggestion of mate retention for life with a 17% divorce rate reported (Nelson, 2002). Gannets exploit cold, nutrient-rich waters, and rely on seasonally abundant fish stocks including Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*), Atlantic herring (*Clupea harengus*), capelin (*Mallotus villosus*) and sand lance (*Ammodytes* sp.) (Garthe *et al.*, 2007b; Guillemette *et al.*, 2018). However, unlike other populations that appear to be increasing, gannets breeding in the Gulf of St. Lawrence show a decline in breeding success to levels even lower than in the 1960s (around 30%, while DDE contamination rate was very high). Recently, from data spanning 35 years, breeding success of this species was positively related to mackerel abundance (Guillemette *et al.*, 2018). High nest-site fidelity, low breeding success, gregarious behavior, and tolerance towards disturbance make this species a very good model for the study of divorce.

In this paper, we studied the occurrence of divorce at population and individual levels. When do gannets divorce? Our first objective was to investigate, at the population level, the relationship between prey abundance, diet and breeding success of gannets followed by the relationship between breeding success and partnership status of gannets. Our first hypothesis was that divorce is influenced by low breeding success and triggered by decreasing prey abundance in the marine ecosystem. We predicted that an ecosystem-wide decrease in the biomass of key gannet prey species is associated with decreased breeding success at the population level (P1). We also predicted that a decrease in mackerel (the preferred prey) in an increasingly heterogeneous diet is related to a decrease in breeding success (P2). Our third prediction was that low breeding success is followed by an increase in divorce rate (P3). Why do gannets divorce? Our second objective was to test the hypothesis, at the individual level, that divorce is an adaptive strategy. We thus predicted that gannets would tend to divorce more frequently following breeding failure (P4) and that divorced individuals would increase their breeding success after mate change (P5).

3.4 Materials and Methods

3.4.1 Study site and fieldwork

The fieldwork was conducted on Bonaventure Island (48°30' N, 64°09' W) located in the Ile-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé National Park in the Gulf of St. Lawrence (GSL, Quebec, Canada) where a long-term study started in 2008 (**Figure 3-1**). This colony holds approximately 50,000 pairs of breeding gannets as well as several thousand immatures. Annually, this colony is monitored for partnership status and breeding success from incubation to second part of the chick-rearing period (from May to September). Gannets were caught from 108 to 184 nests per year using a noose-pole within four plots in the peripheral section of the colony (the first 108 nests were monitored through 2019 and we added nests over the years). All bird capture and handling methods were approved by the Animal Care Committee (ACC) of the Université du Québec à Rimouski (CPA-49-12-102, CPA-65-16-177), and complied with the guidelines of the Canadian Council on Animal Care (CCAC). Field experiments were approved by Canadian Wildlife Service-

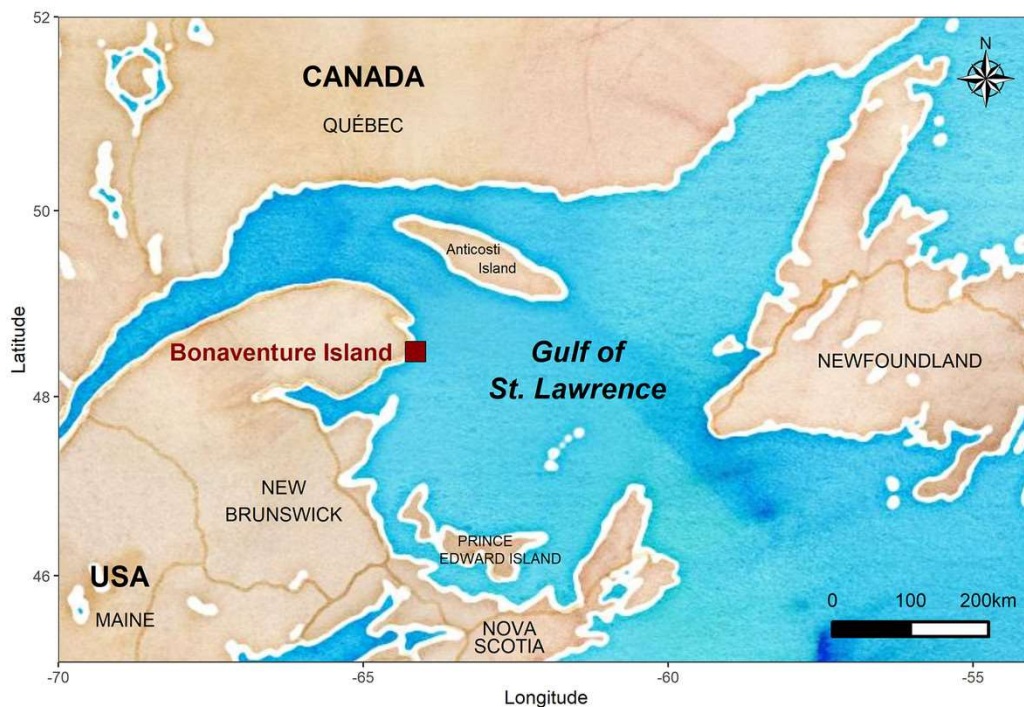


Figure 3-1 Location of the Bonaventure Island’s northern gannet colony. The map was generated in R (R Core Team, 2020) using the ‘ggmap’ (Kahle et Wickham, 2013) and ‘ggplot2’ (Wickham, 2016) packages with map tiles by Stamen Design (www.stamen.com) and data by OpenStreetMap, under ODbL, under CC BY 3.0 (www.creativecommons.org). Full-size DOI: <https://peerj.com/articles/13073/#fig-1>

Environment and Climate Change Canada (permit numbers SC25, RE-27) and by Société des établissements de plein air du Québec (permit numbers PNIBRP-2008-001 to PNIBRP-2019-001). Birds were marked with a U.S. Fish and Wildlife Service steel ring and an alphanumeric coded and colored plastic band (permit number 10704). Because gannets regurgitate regularly during handling, we were able to study the diet annually throughout the breeding season. We were therefore able to identify the main prey items and establish their proportion in their diet (Guillemette *et al.*, 2018). Occurrences of individually banded gannets within the colony were established visually twice daily over a period from the end of May (before hatching) to the end of August (or September), from 2008 to 2019. We identified established partnerships in the set of monitored nests coupled with an intensive visual survey of the study area and surrounding sectors to ensure that we resighted all live breeding birds. Because gannets have a strong breeding philopatry (Nelson, 2002), the absence of a partner within the colony was considered as a death or a reproductive skipping behavior.

3.4.2 Sex determination

Four thoracic covert feathers were plucked during capture and stored in plastic bags at -20°C until subsequent analysis. DNA was isolated from these feathers. Quills were cut into 2- to 5-mm-long pieces and submerged in 50 μL of a solution of QuickExtractTM DNA Extraction Solution (Lucigen, Middleton, WI, USA) in a 96-wells plate. Each plate was incubated in a G-Storm GS4 thermal cycler during 5 h at 65°C for DNA extraction, and 10 min at 95°C for ending the process. One set of primers was used for the amplification of CHD gene (Chromo Helicase DNA-binding gene): P2 (5'-TCTGCATCGCTAAAT CCTTT-3') and P8 (5'-CTCCAAGGATGAGRAAYTG-3') described by Griffiths *et al.* (1998) for sex determination in birds. The amplification was carried out in a total reaction volume of 25 μL containing 1 \times ThermoPol buffer (New England Biolabs, Ipswich, MA, USA), 0.2 mM of each dNTP, 0.2 μM of each primer (P2 and P8), 0.05 units of Taq polymerase, 5 μL of DNA (100 ng), and HPLC grade water for completing volume. PCR was performed in a G-Storm GS4 thermal cycler. An initial denaturing step at 94°C for 1 min 30 s was followed by 40 cycles of 48°C for 45 s, 72°C for 45 s and 94°C for 30 s. A final run of 48°C for 1 min and 72°C for 5 min completed the program. PCR products were separated by electrophoresis for 3 h at 95 V in a 3% agarose gel stained with 1 \times GelRed Nucleic Acid Gel Stain (Biotium, San Francisco, CA, USA). One μL of the DNA amplified solution was diluted in 4 μL of HPLC grade water and mixed with 1 μL of 6 \times gel loading buffer composed of 0.03% Bromophenol Blue, 0.03% Xylene Cyanol FF, 60 mM EDTA, pH 7.6 and 60% glycerol in HPLC grade water (Griffiths *et al.*, 1998; Redman *et al.*, 2002).

3.4.3 Mackerel and herring biomass

3.4.3.1 Atlantic mackerel

Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) is a schooling pelagic species. Its biomass was estimated and provided by the Ecosystems and Oceans Science service at the Department of Fisheries and Oceans Canada (DFO) (Smith *et al.*, 2020). These data come from an estimation model produced during an analytical assessment of the population dynamics integrating fisheries-independent data (biomass index) and fisheries-dependent data (landings and catch-at-age). Biomass index is an estimate of the spawning stock biomass of mackerel deriving from the annual standardised ichthyoplankton surveys according to the total egg production method (TEPM) (Saville, 1977). These surveys have taken place in the Southern GSL since 1979 and assume that this region is the main mackerel spawning area in Canadian waters, as exploratory surveys elsewhere found little to no mackerel eggs (Smith *et al.*, 2020). Consequently, this mackerel biomass estimate is considered as an estimate of mackerel abundance inside and outside Gulf of St. Lawrence (NAFO subareas 3 and 4, including eastern coast of Newfoundland, southern coast of Nova Scotia). Consistent with the fact that fish found in the regurgitation of gannets are up to 42 cm long and mackerel under 10 years have a lower average length-at-age (Smith *et al.*, 2020), all age classes of mackerel biomass were retained. Then, from the estimation model, we calculated the total stock biomass (TSB) given TSB: $N_{a,y} \times W_{a,y}$, where $N_{a,y}$ is the number of fish at age a in a given year y in the population at January first estimated by the model, and $W_{a,y}$ is the weight-at-age a in a given year y . Data from 1979 to 2019 (updated in 2020) were used in our study.

3.4.3.2 Atlantic herring

Biomass estimates of the gannet's second principal prey (*Clupea harengus*) were also provided by the DFO, but the assessment process is different. Herring population in the GSL consists of two genetically distinct spawning components: spring spawners and fall spawners. Both stocks are managed separately for assessment and fisheries (DFO, 2018a, 2019, 2020). Herring stocks are managed in three NAFO Divisions of the GSL, but only data from the region mostly used by gannets (4T: Southern GSL) were used in our study (DFO, 2020). For the spring spawning component, a statistical catch-at-age (SCA) model with time-varying natural mortality and time-varying catchability to the fixed gear fishery was used (qSCA model). For the fall spawning herring component in the division 4T, a regionally disaggregated assessment model is used for the North, Middle and South regions, but we summed the total for each sub-region. The fall spawning herring component is assessed using two SCA models: a qSCA and a qmSCA models (including time varying natural mortality), but because the mackerel assessment and spring spawning herring

components ignore natural mortality, qSCA data were used as biomass estimates of fall spawning herring component biomass. Data from 1979 to 2019 were used in our study (DFO, 2020).

3.4.4 Quantification of diet, breeding success and divorce

From 2013 to 2019, we analyzed the content of gannets' regurgitation, which was observed when they were handled or disturbed, to closely monitor their diet. The proportions of occurrence of each prey species in the regurgitated food was calculated yearly and, from these proportions, we calculated the Shannon H-index as an index of diet diversity (where higher values signifying a more diverse diet, and inversely): $H = -\sum_{i=1}^s (P_i \times \ln(P_i))$ where P_i = proportion of a species i relative to the total number of species present in diet and s = number of species encountered. We added data from 2004, 2005 and 2009 reported in Guillemette *et al.* (2018). Given the high rate of mate changing within the monitored nests (108 to 184), breeding success and partnership status were studied in a total of 809 birds for a total of 704 pairs from 2008 to 2019 (Table 3.1). We estimated annual breeding success of the colony as the number of fledged chicks divided by the number of nests with eggs. A divorce is said to have occurred when two birds that bred together in year $t - 1$ were alive and present in the colony at year t , but not breeding together. Mate retention occurred when both partners were together at year $t - 1$ and t , and mate loss occurred when one of the two partners was absent in our study plot (Coulson, 1966; Ens *et al.*, 1993; Choudhury, 1995). Divorce rate is the number of divorced birds divided by the total number of birds alive.

Table 3.1 Total number of pairs of northern gannets monitored between 2009 and 2019 on Bonaventure Island colony and percentage of pairs with partners retained, lost or divorced per year.

Year t	Number of monitored nests	Number of monitored pairs at year t	Number of pairs with known partnership and breeding status at both years $t-1$ and t	Number of pairs with PARTNER RETAINED	%	Number of pairs with PARTNER LOST	%	Number of pairs with PARTNER DIVORCED	%
2009	108	73	0	-	-	-	-	-	-
2010	169	84	7	6	86	0	0	1	14
2011	173	88	12	9	75	1	8	2	17
2012	172	141	28	12	43	3	11	13	46
2013	180	111	54	26	48	7	13	21	39
2014	179	116	54	38	70	4	7	12	22
2015	180	125	62	50	81	3	5	9	15
2016	180	140	41	31	76	3	7	7	17
2017	181	142	60	42	70	8	13	10	17
2018	181	143	65	43	66	4	6	18	28
2019	184	146	80	63	79	6	8	11	14

3.4.5 Statistical analyses

3.4.5.1 Relationships between prey biomass and breeding success

As the relationship between prey biomass and breeding success are known to be nonlinear (Cairns, 1987; Piatt et Sydeman, 2007), we formulated generalized additive models (GAMs) with the ‘gam’ function of the ‘mgcv’ package (Wood, 2022). The annual breeding success of the northern gannets was modeled as a function of the biomass of their two main prey species: mackerel and herring (spring and fall populations). We used GAMs as they provide a flexible approach by not presuming a linear form of relationship and can be used to estimate nonlinear effects of independent variables and covariates on dependent variables (Wood, 2017). We wrapped independent variables (biomass) in the smooth function (‘s()’) and we fit our models with the restricted maximum likelihood (REML) method to get more reliable and stable results. Because data for prey biomass was available until 1979 for prey biomass, we added breeding success data provided by Environment and Climate Change Canada and reported in Guillemette *et al.* (2018) (years added: 1979, 1984, 1989, 1994, 1999, 2004, 2005, 2008) to build these models. We tested for differences in annual means of prey biomass using analysis of variance (ANOVA) and post hoc Tukey HSD tests using the ‘aov’ and ‘TukeyHSD’ functions of the ‘multcomp’ package (Hothorn et Westfall, 2008). Normality was

tested using the 'shapiro.test' function and homoscedasticity was tested using the 'leveneTest' function of 'car' package (Fox et Weisberg, 2019). When assumptions of normality and homoscedasticity failed, Kruskal–Wallis and associated multiple comparison tests were performed using 'kruskal.test' and the 'pairwise.wilcox.test' functions of the 'stats' package (R Core Team, 2020), respectively.

3.4.5.2 Relationships between diet and breeding success

Correlations between gannet diet and breeding success were computed using Pearson's correlations. A bootstrap significance testing approach was applied to estimate the P-value of the correlation coefficients with the 'boot.pval()' function from the R package 'boot.pval' (Thulin et Thulin, 2021). Bootstrap replicates were generated with the function 'boot()' ($R = 10,000$, method = "pearson") in the R package 'boot' (Canty et Ripley, 2017).

3.4.5.3 Granger-causality between breeding success and divorce rate

In a time series, values are often not independent of the preceding time points (Borcard *et al.*, 2018). Due to this temporal dependency and strong autocorrelation, traditional analysis techniques are statistically inadequate for studying these relationships. From many methods used for detecting and quantifying causality between time series, Granger's method (Granger, 1969) is particularly suited for empirical investigations of cause-effect relationships in stochastic systems (Eichler, 2012). Granger-causality can be useful for detecting interactions between strongly synchronized variables in nonlinear or linear systems (Sugihara *et al.*, 2012). According to Granger (1969); Granger (1988), causality evokes the two principles: (1) the effect does not precede its cause in time and (2) the causal series contains unique information about the series being caused that is not available otherwise (Eichler, 2012). As an example, a variable X is said to "Granger-cause" Y if the predictability of Y (in some idealized model) declines when X is removed from the universe of all possible causative variables, U, and the variable Y (with a lag of 1 year or more) does not cause the variable Y. Granger-causality is not identical to causation in the classical sense, because it does demonstrate the likelihood of such causation (or the lack of such causation) more forcefully than simple contemporaneous correlation and it provides a framework that uses predictability as opposed to correlation to identify causation between time series variables (Sugihara *et al.*, 2012). To test temporal Granger-causality between divorce rate and breeding success, the fundamental time series stationarity condition (no trend) was tested first to confirm that process has the property that the mean, variance and autocorrelation structure do not change over time. An autocorrelation function ('acf()') and an augmented

Dickey-Fuller test (ADF) ('adf()' in 'vars' package in R) were used (Pfaff, 2008). The null hypothesis tested with the ADF test is that an observable series is stationary, without negative or positive trend. For nonstationary series, we conducted analyses using residuals from the time linear regressions ($\text{lm}(Y \sim X)$) performed between variables Y and X. Then, Granger-causality tests were implemented with vector autoregressive (VAR) process for bivariate time series (i.e., with two time-dependent variables) comparisons (with 'VAR()' in 'causality' functions of 'vars' package) (Pfaff, 2008). The number of lags implemented in the test was determined with the 'VARselect()' function, according to the lowest value of Akaike information criterion for small sample (AICc) calculated in model comparisons performed with lags of 1, 2 and 3 years (Burnham et Anderson, 2002). Also, we compared these results with cross-correlation function (CCF) by measuring the similarity of the two series as a function of the displacement of one relative to the other (Figure S1 [annexe D] - Electronic Supplemental Material <https://peerj.com/articles/13073/#supplementary-material>).

3.4.5.4 Annual differences in divorce rate

At the individual level, to evaluate the effect of breeding failure or success on the divorce rate, we constructed generalized linear mixed models (GLMM) with divorce rate at year t (where t is the year of the partnership status determination) as dependent variable and breeding success at year $t - 1$ (success vs. failure) and year as independent variables (Stroup, 2012) (with 'lme4' package, Bates *et al.*, 2015). We used binomial distribution (with link = "logit"). To avoid pseudoreplication due to gannets sampled multiple years, individual was included as random effects.

3.4.5.5 Differences in breeding success

At the individual level, to compare the breeding success between partnership status categories, we constructed GLMM to test differences in annual breeding success (dependent variable) between partnership status and time ($t, t - 1, t + 1$, where t was the year of partnership status determination) (independent explanatory variables) (Stroup, 2012). We used binomial distribution (with link = "logit") because gannets lay only one egg and thus, breeding success (one chick or no chick per year) can be seen as a binary variable. Individual and year were included as random effects. Because sample sizes differed between categories of explanatory variables, pairwise comparisons were performed using estimated marginal means (from 'emmeans' package, Lenth, 2020) for each group, and post hoc pairwise comparisons adjusted by Tukey were applied to test group differences. There was no model simplification, and all terms were retained in all the models above (confirmed with the lowest AIC).

All statistical analyses were performed using R version 4.0.3. (R Core Team, 2020) and plots were made using OriginPro Version 9.8.0.200 (OriginLab Corporation, 2020) or 'ggplot2' (Wickham, 2016). Results with $P < 0.05$ were considered significant. Values given in text are mean \pm standard error of the mean (S.E.M.).

3.5 Results

The biomass of the principal prey of the northern gannets showed substantial interannual variability in the Gulf of St. Lawrence between 1979 and 2009, just like their diet, breeding success, and divorce rate. Between 1979 and 2019, coefficients of variation (CV) calculated for mackerel and herring biomass (spring and fall populations) and gannets breeding success were 85%, 63%, 45%, and 49%, respectively (Table 2). Between 2004 and 2019, the gannet's diet also showed great variability as well as an increase in species diversity in the last years (**Table 3.2**). Between 2009 and 2019; CV calculated for divorce rate and breeding success of gannets and for mackerel and herring biomass (spring and fall populations) were 53%, 52%, 42%, 13%, and 33%, respectively.

Between 1979 and 2019, the abundance of the two main prey of gannets was very different (Kruskall–Wallis [KW] test, $\chi^2 = 30.0$, $df = 2$, $P < 0.0001$). However, from 1979 to 2008, mackerel biomass and fall component of herring biomass were similar ($P = 0.50$), and spring component of herring biomass was 2.5 to 2.9-fold lower ($P = 0.007$, **Table 3.2**). From 2009 to 2019, a significant decline in the biomass of mackerel and the spring component of herring was observed, juxtaposed by a persistent increase in the fall component of herring. Of the three groups, the fall component of herring was the dominant species (10-fold higher than the other two, $P < 0.0001$). Despite this inferiority in the ecosystem, mackerel biomass estimates accounted for the whole Northwest Atlantic (NAFO subareas 3 and 4) while herring biomass estimates (spring and fall) covered a much smaller area, only the southern part of the Gulf of St. Lawrence (NAFO division 4T). Moreover, despite its lower biomass, Atlantic mackerel was the dominant species in the gannet diet from 2004 to 2019, ranging from 25% to 70% (KW test, $\chi^2 = 16.3$, $df = 3$, $P = 0.0001$).

Table 3.2 Summary statistics for prey biomass, diet, breeding success and divorce rate of northern gannets: biomass of Atlantic mackerel and Atlantic herring in the Gulf of St. Lawrence between 1979 and 2008 ($n = 8$ years), and 2009 and 2019 ($n = 11$ years); proportion of mackerel and herring in diet, and Shannon H-index calculated to evaluate diet diversity (from 2004 to 2019, $n = 10$); breeding success between 1979 and 2008 ($n = 8$) and between 2009 and 2019 ($n = 11$); and divorce rate between 2009 and 2019 ($n = 11$ years).

		Parameter	Mean \pm s.e.m.	Range	Year _{min}	Year _{max}
PREY BIOMASS	1979-2008	Mackerel SSB (t)	189 395 \pm 31 478	71 626 – 320 164	1999	1989
		Herring spring SSB (t)	74 605 \pm 15 906	23 476 – 143 636	2004	1994
		Herring fall SSB (t)	216 972 \pm 34 944	52 189 – 359 058	1979	2008
	2009-2019	Mackerel SSB (t)	39 016 \pm 6 581	22 762 – 92 193	2016	2009
		Herring spring SSB (t)	38 351 \pm 1 447	29 476 – 45 228	2016	2010
		Herring fall SSB (t)	395 529 \pm 38 855	174 161 – 558 909	2019	2011
DIET OF GANNETS	2004-2019	Proportion of mackerel	0.43 \pm 0.05	0.25 – 0.70	2013	2005
		Proportion of herring	0.18 \pm 0.04	0.01 – 0.45	2019	2004
		Diet diversity (Shannon index)	1.29 \pm 0.10	0.66 – 1.73	2005	2019
1979 – 2008: Breeding success (chick.yr ⁻¹)		0.70 \pm 0.02	0.61 – 0.75	2008	1984	
2009 – 2019: Breeding success (chick.yr ⁻¹)		0.32 \pm 0.05	0.03 – 0.60	2012	2018	
2009 – 2019: Divorce rate (divorced.survival ⁻¹)		0.22 \pm 0.03	0.13 – 0.46	2011	2012	

From 2009 to 2019, the breeding success of the northern gannet in our study has decreased by 2.2 times compared to the previous three decades (1979–2008, **Table 3.2**, KW test, $\chi^2 = 13.2$, $df = 1$, $P = 0.0003$). Throughout the same period, there was an annual divorce rate of one in five gannets, which remarkably escalated to almost one in two by 2012, coinciding with the year that exhibited the lowest breeding success result recorded in our study (3%).

3.5.1 Prey biomass in marine ecosystem and breeding success

Two generalized additive models were nearly similar in explaining the relationship between northern gannet breeding success and the biomass of its main prey (**Table 3.3**). The model containing the smoothed function of fall herring and mackerel had a greater proportion of the variance explained ($R^2 = 0.70$) and deviance explained (DEV = 77%), with a similar AICc to the model containing only the smoothed function

of mackerel biomass, but the smoothed function of fall herring biomass was not significant in the model ($P = 0.09$). Therefore, the most parsimonious model with the greatest explanatory power was the model containing only the smoothed function of mackerel biomass with a positive relationship (**Figure 3-2 A**, $\chi^2_{-2,3} = 1,068$, $P = 0.048$, $AICc = 165.9$, $delta = 0.00$, $weight = 0.54$).

3.5.2 Diet of gannets and breeding success

The breeding success of gannets increased with the proportion of mackerel and herring in their diet. Years when the diet was dominated by these two species and therefore less diverse were beneficial for gannet reproduction (**Figure 3-2 B,C,D**). For example, in 2005, the diet was dominated by mackerel (70%) and herring (28%) with a low Shannon H-index of 0.66 and a breeding success of 68%. In contrast, in 2019, the diet was very diversified (Shannon H-index = 1.73), with only 37% mackerel and a wide variety of species (*e.g.*, sand lance, redfish, capelin, squid, cod, etc.).

Table 3.3 Generalized additive models between the breeding success (BrS) of northern gannets and the smoothed function of biomass of Atlantic mackerel (s(Mack)) and Atlantic herring (spring population: s(HerrS) and fall population: s(HerrF)). The best parsimonious model (in bold) had only significant variables and was chosen using the highest proportion of variation explained by the model (R^2 adjusted), the highest percentage of deviance explained (DEV) and the smallest Akaike index criterion for small sample ($AICc$). Significant variables in models are represented by asterisks (*: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$).

Models	$R^2_{adj.}$	DEV (%)	AIC_c	Delta	Weight
BrS ~ s(Mack)**	0.56	61	167.2	0.00	0.39
BrS ~ s(HerrF) + s(Mack)**	0.69	76	167.3	0.10	0.37
BrS ~ s(HerrF)**	0.39	43	169.6	2.41	0.12
BrS ~ s(HerrS) + s(Mack)*	0.55	62	170.3	3.12	0.03
BrS ~ s(HerrF) + s(HerrS)	0.44	52	172.7	5.48	0.01
BrS ~ s(HerrS)*	0.41	52	177.6	10.36	0.00

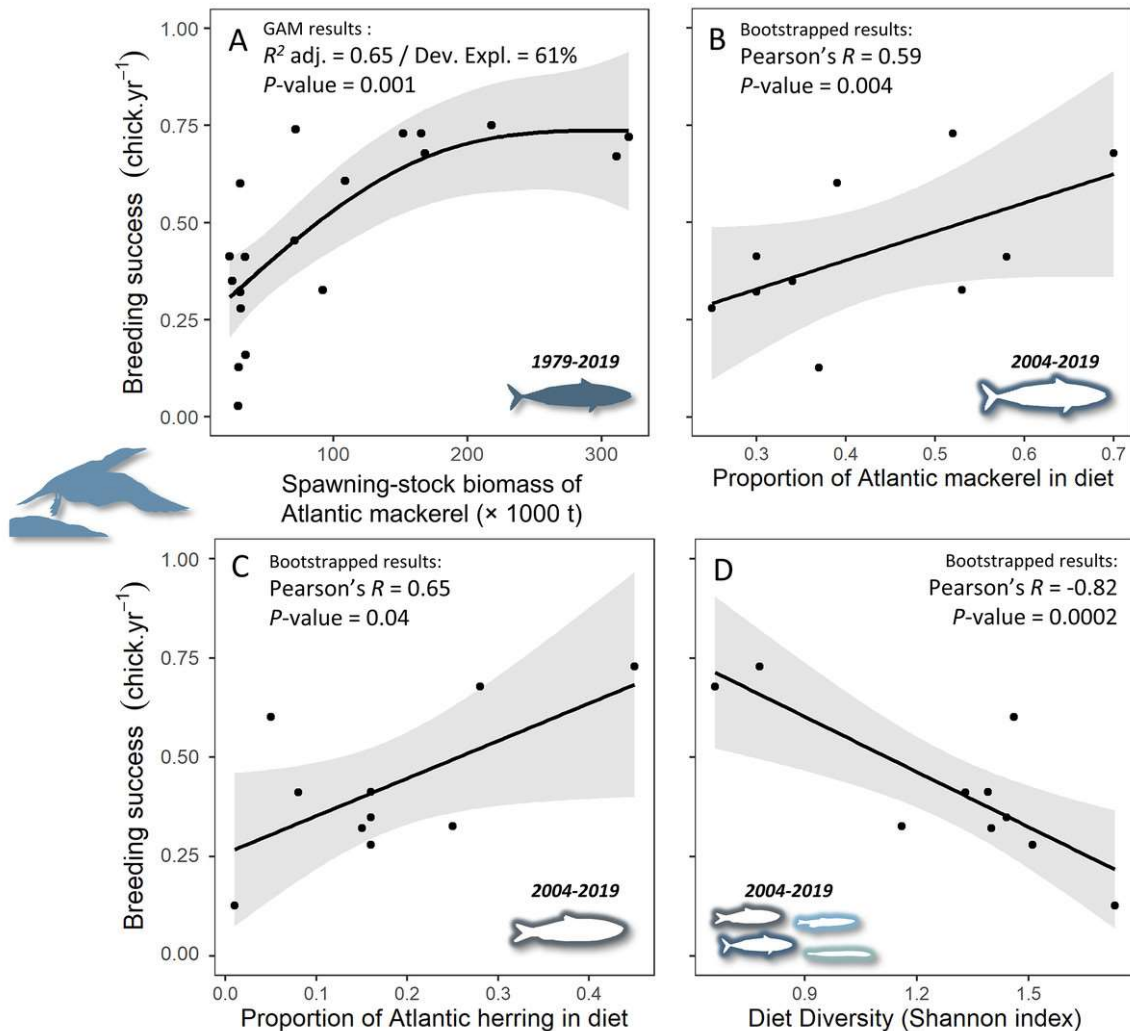


Figure 3-2 Relationships between gannet breeding success and (A) biomass of Atlantic mackerel, (B) proportion of Atlantic mackerel in diet, (C) proportion of Atlantic herring in diet, and (D) diet diversity (according to the Shannon H-index calculation where the lowest values characterize a less diversified diet). Data from 1979 to 2009 were reported in Guillemette *et al.* (2018) and data from 2009 to 2019 were gathered by our team. Results showed in A were computed from a generalized additive model between the breeding success of northern gannets and the smoothed function of biomass of Atlantic mackerel (see **Table 3.3**). For B, C and D, a bootstrap significance testing approach was applied to estimate the *P*-value of the correlation coefficients. Full-size DOI: <https://10.7717/peerj.13073/#fig-2>

3.5.3 Breeding success and divorce rate

Breeding success exhibited a significant influence on the divorce rate, with a one-year (Table 4, $F_{1,14} = 9.67$, $P = 0.008$). However, no reciprocal relationship was observed, as the divorce rate did not influence the breeding success at the population level. These results suggest that changes in breeding success can be used to predict variation in divorce rate in gannets the subsequent year (Figure 3-3). The most parsimonious model obtained for divorce rate (DivR) is presented in this equation (where 'BrS' is breeding success and 't - 1' is the year before divorce): $DivR_t = 0.41^{***} - 0.57^* BrS_{t-1}$ (***: $P < 0.001$, *: $P < 0.05$). In this equation, the significant coefficient -0.57 captures the cross-correlation between BrS and DivR 1 year later ($P = 0.01$). This model explains 89% variance in divorce rate ($Adjusted R^2 = 0.89$, $F_{2,8} = 43.38$, $P < 0.0001$).

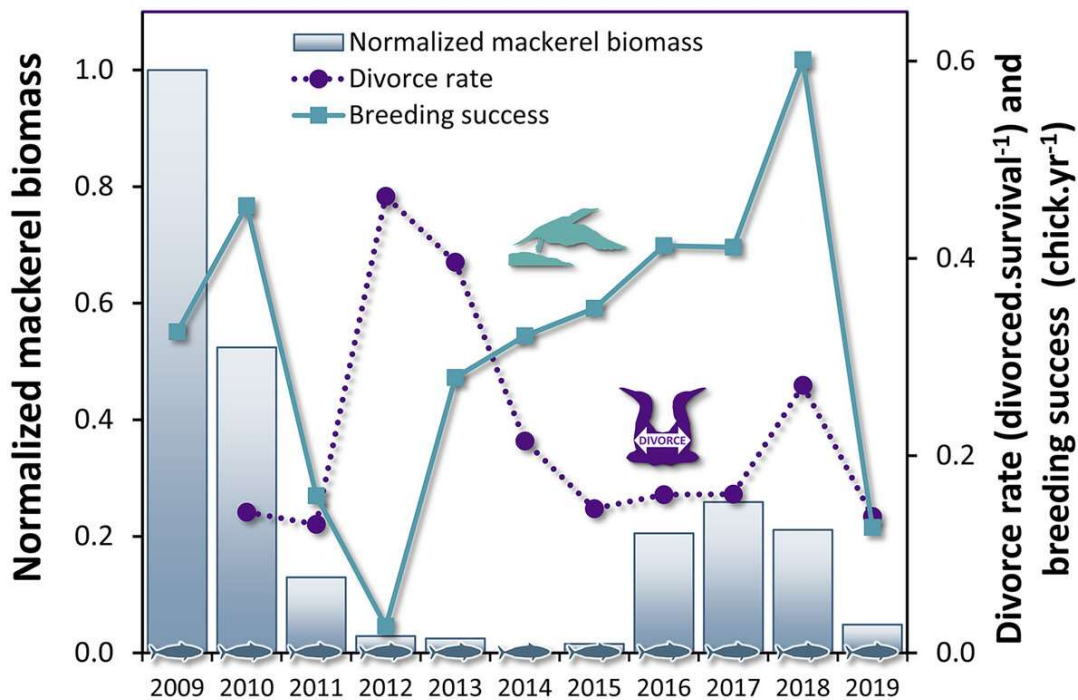


Figure 3-3 Time series of divorce rate and breeding success in northern gannets, and normalized mackerel biomass in the Gulf of St. Lawrence between 2009 and 2019. Full-size DOI: <https://10.7717/peerj.13073/#fig-3>

Table 3.4 Results of the Granger-causality tests for pairwise comparisons of stationary time series for Northern gannet breeding success and divorce rate showing the F-statistic and P for one lag (expressed in years). The lagged term was determined empirically using the lowest value of *Akaike information criterion* (AIC) following comparison of models with a lag of 1, 2 and 3 years.

<i>Variable X</i>	<i>Variable Y</i>	Lag	Granger causality results			
			<i>F</i>	df1	df2	<i>P</i> -value
Breeding success	Divorce rate	1	9.67	1	14	0.008**
Divorce rate	Breeding success	1	0.00	1	14	0.976

3.5.4 Annual differences in divorce rate

The proportion of gannets that divorced after breeding failure was almost three times greater overall than after breeding success (28% vs. 11%, **Figure 3.4**). However, the probability that an individual divorce more after breeding failure than breeding success is highly variable across years according to best parsimonious model selected including the interactions between year t and breeding success at year $t - 1$ ($\chi^2_{16} = 47.1$, $P < 0.001$, $AICc = 850$, $\delta = 0.00$, $weight = 0.974$). From 2010 to 2016, breeding failure did not appear to be associated with an increased likelihood of divorce the following year, unlike between 2017 and 2019 ($P < 0.01$).

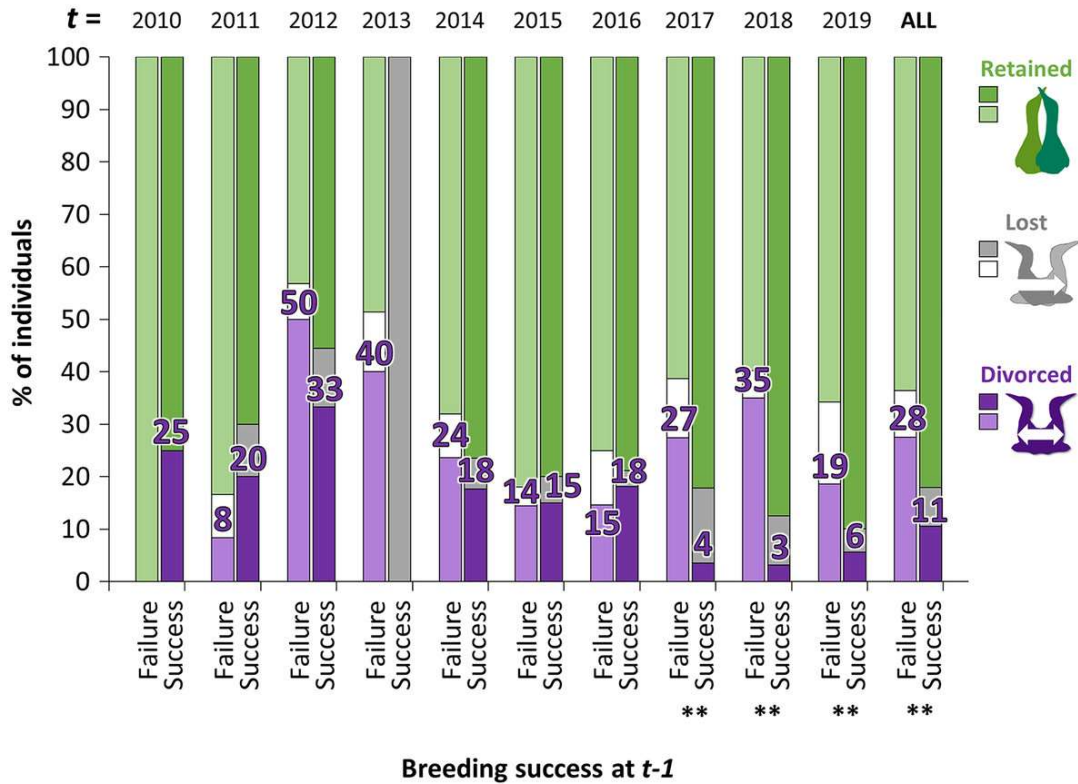


Figure 3-4 Percentage of individuals that retained, lost their mate or divorced at year t, according to the breeding success at year t – 1 (with GLMM: divorce ~ breeding success at t – 1 × year t + (1|ID)). For example, in birds that failed their breeding in 2017 (t – 1), 35% divorced in 2018 (t) whereas in birds that succeeded their breeding in 2017 (t – 1), 3% divorced in 2018. Pairwise comparisons were made for each year t between individuals that divorced after breeding failure or after breeding success with the “emmeans” package and significant differences are represented by asterisks (** = P < 0.01). Full-size DOI: <https://10.7717/peerj.13073/#fig-4>

3.5.5 Partnership status and breeding success

Breeding success in gannets was 0.32 ± 0.05 chick.yr⁻¹ on average between 2009 and 2019 (**Table 3.2**). At the individual-level, the model with partnership status, time and interactions provided a significantly better fit to the data than the model with only partnership status, time or intercept alone (GLMM, $\chi^2_4 = 28.1$, $P < 0.0001$) ($AIC = 2777$, $\delta = 0.00$, $weight = 1.00$). According to the area under the curve (AUC) that measures performance of the model (where AUC = 1 is perfect), the discrimination power of the full model is very good (AUC score = 0.83). Breeding success values and interannual trends were different according to the partnership status and time (**Figure 3.5**). At year t, when partnership status is determined

for an individual, breeding success was significantly different between partnership categories. Individuals that retained their previous mate presented higher breeding success (0.35 ± 0.02 chick.yr⁻¹), followed by divorced birds (0.24 ± 0.03 chick.yr⁻¹) and individual that lost their mate (0.16 ± 0.04 chick.yr⁻¹) the previous year ($t - 1$). There was no significant difference between ‘divorced’ and ‘lost’ categories at year t ($P = 0.24$). At year $t - 1$, retained birds had a two-fold higher breeding success than divorced birds ($P < 0.0001$). In each partnership status categories, pairwise comparison indicated different trends. Gannets that retained their partner decreased their breeding success at year t ($P = 0.03$) and at $t + 1$ ($P = 0.002$). At the opposite, gannets that divorced at year t doubled their breeding success after mate change from $t - 1$ to $t + 1$ ($P = 0.04$). One year after the partnership status determination, breeding success was similar between all individuals ($P > 0.97$).

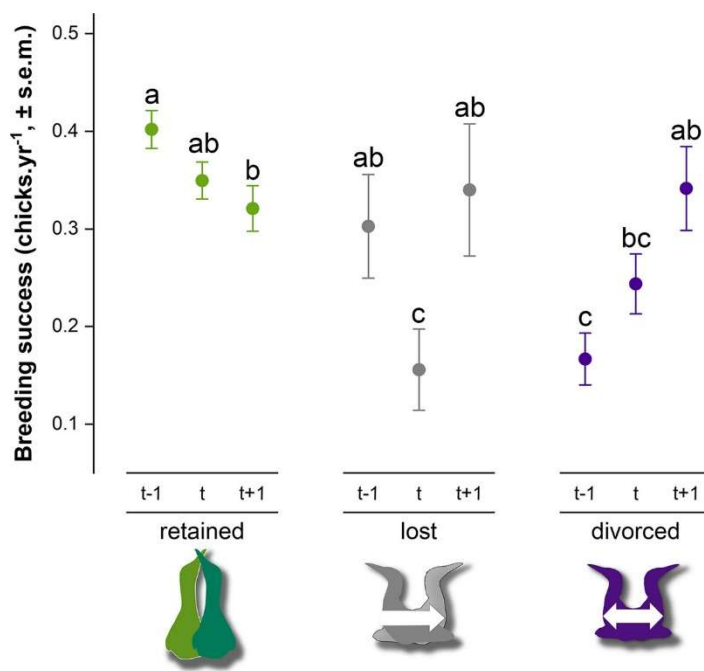


Figure 3-5 Breeding success comparison between partnership status of northern gannets and time, where t is the year of the partnership status determination, $t - 1$ is the previous year, and $t + 1$ is 1 year later. A generalized linear mixed model (GLMM) was used to test differences in annual breeding success between partnership status and time (with binomial distribution, link = “logit”). Pairwise comparisons were performed using estimated marginal means and post hoc pairwise comparisons adjusted by Tukey were applied to test group differences. Similar letters mean that there is no significant difference between the categories ($n_{retained} = 608$, $n_{lost} = 52$, $n_{divorced} = 123$). Full-size DOI: <https://10.7717/peerj.13073/#fig-5>

3.6 Discussion

Despite global changes in marine ecosystems, seabirds show behavioral resilience during the breeding season. As we showed that divorce was triggered by breeding failure and ensured improved individual short-term breeding performance, our results strongly suggest that divorce acts as an adaptive strategy in northern gannets. This behavioral flexibility would be driven by a 'success-stay/failure-leave' pattern (Schmidt, 2004) that is mainly influenced by the abundance of its preferred prey in the marine ecosystem of eastern Canada: Atlantic mackerel. The abundance of this pelagic fish was at its lowest in the last decade, as was the breeding success of gannets. However, during this period, we observed that years of breeding failure were followed by an increase in divorce rate. After breeding failure, gannets were more likely to change partners. Such behavioral flexibility observed during reproduction is a good example of resilience in a monogamous seabird species under food uncertainty.

When do gannets divorce?

Our results support our initial hypothesis, indicating that divorce can be attributed to both breeding failure and a decline in prey availability. As predicted, divorce is more often observed in northern gannets 1 year after breeding failure while breeding failure is induced by mackerel decrease in the Gulf of St. Lawrence. Guillemette *et al.* (2018) showed that breeding success of gannets between 1979 and 2014 starts to decline below a threshold of mackerel spawning-stock (mackerels over 3 years old) biomass of 132,300 t (or 97,370 t when considering biomass corrected for size of fish (< 35 cm) available to the gannets). During the period in which we studied the relationship between breeding success and divorce rate (2009 to 2019), even if we used the total stock biomass of mackerel (including mackerel of 0 to 10 years old), the biomass was quite below this threshold on average ($67,336 \pm 8,623$ t, except for 2009: 141,243 t). These results illustrate that mackerel abundance was at its lowest during our study period. With the analysis of the diet during the same last years, the observed relationship between proportion of this prey and breeding success was similar. We also observed such a relationship with Atlantic herring in the diet, but it is almost three times less important than mackerel. The decrease in the presence of mackerel in the diet also results in an increase in diet heterogeneity, with a negative impact on breeding success. It further supports the importance of mackerel in the diet of gannets during the chick-rearing period (Garthe *et al.*, 2007a; Guillemette *et al.*, 2018) as an extrinsic modulator of breeding performance of gannets in the Gulf of St. Lawrence.

Consequently, under conditions of low availability of their preferred prey, both parents increase their time spent foraging (Guillemette *et al.*, 2018) and leave their offspring temporarily unattended. Normally, seabirds divide parental care between sexes: one parent leaves for foraging and the other waits for its return by protecting its chick (Schreiber et Burger, 2002). In times of food scarcity, gannets exhibit longer and more distant foraging trips, prompting the attending partner to vacate the nest to ensure its own survival. Consequently, this can result in the abandonment of a younger chick or lead to earlier chick departure from the nest (Regehr et Montevecchi, 1997). The unattended chick becomes vulnerable to the assault of adults from neighboring sites (Ashbrook *et al.*, 2008), attacked by adults from nearby sites (Ashbrook *et al.*, 2008), or assaulted by non-breeders attempting to usurp sites (Porter *et al.*, 2004; Hamer *et al.*, 2007), or killed by predators (Oro et Furness, 2002), which turns out very often into breeding failure. As observed in other monogamous bird species, a poor breeding performance recorded at a specific nest site with a specific partner influences negatively the occurrences of pair reunion at this site (Ens *et al.*, 1996; Bried et Jouventin, 2002; Dubois et Cézilly, 2002) (but see Choudhury, 1995; Taborsky et Taborsky, 1999).

However, according to a review of 93 species, seabirds exhibit generally very high fidelity to their nesting site and their partner, 75% and 82% on average, respectively (Schreiber et Burger, 2002). In this review, it is indicated that northern gannets have very high nest and mate fidelity (90% and 83.5% respectively), compared to other species.

However, divorce rate estimates reported for two closely related species vary between 40–43% for Australasian gannet (*Morus serrator*) (Ismar *et al.*, 2010), and 45% for blue-faced booby (*Sula dactylatra*) (Kepler, 1969), which are twice as high as the results obtained for northern gannets in our study. The only divorce rate reported in literature for northern gannets (17% in Cézilly *et al.* (2000) from Nelson (2002) at Bass Rock Island, Scotland, between 1961 and 1976) is probably an overestimate of divorce rate because the methodology described included the loss rate. According to our study, the mate change rate (including loss and divorce rates) was on average $30 \pm 14\%$ (where loss rate was $7 \pm 4\%$ (range: 4–13%) and divorce rate, $22 \pm 12\%$). Given that the loss rate is primarily influenced by adult survival (less affected by food conditions during the breeding period) and considering that the loss rate measured in our study can be used as a reliable estimate, it is reasonable to anticipate that the more precise divorce rate reported in Cézilly *et al.* (2000) should fall within the range of 4% and 13% (mean \pm SD: $9 \pm 4\%$) between 1961 and 1976. Breeding success recorded during the sixties and the seventies was very high and ranged between

73% and 85% at Bass Rock colony. In this context, divorce rate recorded in a period of poor food conditions at Bonaventure Island (between 2009 and 2019) would be around 2.6-fold higher than the rate of divorce observed during better environmental conditions. During the seventies, in the Gulf of St. Lawrence, mackerel biomass was widely higher than now (mean \pm SD: 235,313 \pm 75,950 t, Smith *et al.*, 2020). Thus, we could infer that divorce rate was lower during this decade (and after, during the eighties and the nineties).

Breeding habitat quality and environmental predictability have been proposed for some time as factors influencing temporal variability in divorce rate. As an example, European blackbirds (*Turdus merula*) increase their divorce rate when they are in low quality nesting sites (Desrochers et Magrath, 1993). Recently, a study on a long-lived seabird species (black-browed albatross, *Thalassarche melanophris*) has demonstrated for the first time empirical evidence that the prevalence of divorce can be directly modulated by environmental temporal variability via sea surface temperature variations (Ventura *et al.*, 2021). In lower quality years, with warmer sea surface temperature anomalies, the probability of switching mate increased in albatross populations. The underlying mechanism proposed to explain the link between sea surface temperature and divorce rate is through a bottom-up process of reduced food availability during warming periods (Behrenfeld *et al.*, 2006), causing a subsequent reduction in breeding success. Thus, our results support the proposed explanatory hypothesis directly linking food abundance, breeding success and divorce rate.

However, our study does not allow us to identify the temporal mechanism of pair formation and mate change at fine scale (timing and proximal causes of divorce) but we explore here few aspects guided by our results. Timing of the formation of old and new pairs, or their break-up, is different between migratory and resident species and between species with continuous and part-time partnership (Ens *et al.*, 1996). Northern gannet is a migrant species but it is unknown if individuals migrate in pairs or if they reunite on their winter areas as waterfowl species do (Robertson et Cooke, 1999). Pair bonding behavior is unknown during winter for gannets. In two studies reporting migration destination for both sexes in four couples (Fifield *et al.*, 2014; Pelletier *et al.*, 2020), partners wintering in the same area were reported in only one couple (Pelletier *et al.*, 2020). Sex differences in migration patterns are common in seabirds (Phillips *et al.*, 2009; Bosman *et al.*, 2012), and males are generally wintering closer to the colony than females (Phillips *et al.*, 2017). The same is observed for northern gannets nesting in Europe (Deakin *et al.*, 2019), but both sexes are observed throughout the species' winter range of gannets nesting in North

America (Fifield *et al.*, 2014; Pelletier *et al.*, 2020). Because no difference is detected in the arrival date at colony between males and females (Pelletier *et al.*, 2020), it suggests that gannets nesting on Bonaventure Island reunite, form new pairs or break-up from their partners essentially on the breeding ground. Therefore, we hypothesize that the individual's decision-making process to divorce likely takes place at the colony during the onset of the breeding season.

Why do gannets divorce?

At the individual level, gannets brooding a chick until fledging tend to stay with the same partner while gannets that have failed breeding are more likely to divorce. In a context of food depletion of the preferred prey as observed between 2009 and 2019 in the Gulf of St. Lawrence, individuals that change partners seems to optimize their fitness (1 year after the divorce). It supports the hypothesis that divorce may be an adaptive strategy as it would not happen by chance. Divorce in gannets may be a form of adaptive mate choice, triggered by low breeding success (Dubois et Cézilly, 2002) and by the potential to improve their breeding success with a new partner (Choudhury, 1995; Black, 1996). During a period of low food abundance, gannets that divorce seem to benefit from this change since they increase their breeding success the subsequent years with the new partner. Our results reflect the “win-stay/lose-switch” theory (Switzer, 1993; Naves *et al.*, 2006; Piper, 2011), which hypothesizes that the decision to repeat a breeding event on the same territory or with the same partner will depend on past performances. Other studies support the theory demonstrating that previous breeding failure predicts infidelity (*e.g.*, Bai et Severinghaus, 2012; López-López, 2016), but it is not always the case. For example, prior reproductive success was not predictive of divorce in Australasian gannet (*Morus serrator*) (Ismar *et al.*, 2010). These conflicting results reveal the complexity of the mechanisms underlying mate fidelity and suggest that this behavioral modification induces variable physiological costs depending on individual quality and ability to respond to stressors.

According to literature reviews written on divorce in monogamous birds (Choudhury, 1995; Culina *et al.*, 2015b), our results suggest that divorce is a short-term adaptive strategy to counteract breeding failure occurring when birds are faced with reduced food supplies. Therefore, divorce should be viewed as a reproductive strategy that maximize individual fitness (*e.g.*, Coulson, 1966; Ens *et al.*, 1993). According to various hypotheses reviewed by Choudhury (1995), it is difficult and hazardous to determine which is the best hypothesis that explains the divorce in a specific bird species. For instance, gannets that divorce

for improving reproductive success may both change partners because their combined qualities result in reduced fitness (incompatibility hypothesis, Coulson et Thomas, 1980), or one member of a pair changes to improve its reproductive success by obtaining a better-quality mate (better option hypothesis, Ens *et al.*, 1993), or divorce may be attributed to errors in the initial selection of a mate (errors of mate choice hypothesis, Johnston et Ryder, 1987). These hypotheses are not mutually exclusive and only an experimental study in which the conditions and quality of the partners are controlled would reveal the one that would best explain the divorce in northern gannets.

Our study showed that divorce can be seen as an example of behavioral flexibility to counteract the low productivity observed during a period of limited food resources. Indeed, temporal fluctuations in colony productivity were directly related to Atlantic mackerel abundance and inversely related to divorce rate. At the individual level, gannets that change partners do so following a reproductive failure and there is an increase in reproductive success 1 year following the divorce. In the context of rapid environmental changes (accelerated by anthropogenic pressures), behavioral flexibility would be important because opportunities for dispersal and adaptation are often limited for seabirds. These behavioral responses can therefore lead to the avoidance of ecological traps in which the demographic parameters of the animals (as birth, death, and migration rates) could be altered. Gannets that divorce could improve their individual fitness by increasing their subsequent breeding success. However, breeding success is only one component of fitness and divorce could also affect survival (Nicolai *et al.*, 2012; Culina *et al.*, 2013) and probably decrease lifespan. In a future study, the cost and benefits of mate choice in northern gannets should be explored at physiological and behavioral levels to understand and explain the potential short- and long-term consequences of an individual's mating decision process on stress regulation and individual health status.

3.7 Acknowledgements

We acknowledge the contribution of the long-term monitoring programs of mackerel and herring abundance data, fishing statistics, and commercial samples from the Department of Fisheries and Oceans (DFO) Canada (Québec region). Thanks for the extensive commitment of sampling, laboratory and analytical personnel involved in the Laboratoire d'ornithologie marine de Rimouski (LOMR) at Université du Québec à Rimouski (Yannick Seyer, Laurie Maynard, Sarah Wing, Isabeau Pratte, Mélanie Lafèche, Catherine Ayotte, Dévrig Bouillet, Félix Larochelle, Olivier Buteau, Gabrielle Thérout, Liette Régimbald, Catherine Gloutnez, Sandrine Gingras, Jolanie Roy, Safouane Khamassi, Jeanne Bouchard, Selma Elfassi

Fihri, Marie-Anne Robitaille, Richard Gravel, Roxanne Turgeon, Camille Novales, Laurence Gagnon, Marie-Eve Labonté Dupras, Catherine Destrempe, Catherine Bouchard, Fanny May Couture-Charron, Laury-Ann Dumoulin, Angéline Robichaud), Cégep de Rimouski (Gabrielle Bouchard, Anne-Charlotte Lebel, Daisy Turcotte, Laura Turcotte, Andréa Lévesque, Isabelle Demalsy, Alexia Tremblay, Emma Côté, Lydiane Parent, Sandrine St-Pierre-Lepage), CWS and DFO during all those years (particularly Jean-François Rail, Andrew Smith, Elisabeth Van Beveren, and François Turcotte). We sincerely thank France Dufresne (UQAR) for having welcomed us in its laboratory for the sex determination analyzes and to Geneviève Côté, Jean-Michel Martin and Frédérique Paquin for helping us. Thanks to Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé and its staff for transportation and supportive collaboration. Final thanks to André Desrochers and many anonymous reviewers for helpful comments. The title is inspired by "The Times They Are a-Changin'" which of course refers to one of the most powerful songs written and composed by Bob Dylan.

3.8 Additional information and declarations

3.8.1 Funding

This work was supported by the Canadian Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) discovery and equipment grants to Magella Guillemette, by the Fonds de recherche du Québec-Nature et technologies (FRQNT) Research program for college researchers to David Pelletier, and by the NSERC Alexander Graham Bell Canada Graduate Scholarship to David Pelletier. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

3.8.2 Grant Disclosures

The following grant information was disclosed by the authors: Canadian Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC). Fonds de Recherche du Québec-Nature et Technologies (FRQNT). NSERC Alexander Graham Bell Canada Graduate.

3.8.3 Competing Interests

The authors declare that they have no competing interests.

3.8.4 Author Contributions

- David Pelletier conceived and designed the experiments, performed the experiments, analyzed the data, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the paper, and approved the final draft.
- Magella Guillemette conceived and designed the experiments, authored or reviewed drafts of the paper, and approved the final draft.

3.8.5 Animal Ethics

The following information was supplied relating to ethical approvals (i.e., approving body and any reference numbers): all bird capture and handling methods were approved by the Animal Care Committee (ACC) of the Université du Québec à Rimouski (CPA-49-12-102, CPA-65-16-177), and complied with the guidelines of the Canadian Council on Animal Care (CCAC).

3.8.6 Field Study Permissions

The following information was supplied relating to field study approvals (i.e., approving body and any reference numbers): field experiments were approved by Canadian Wildlife Service-Environment and Climate Change Canada (permit numbers SC25, RE-27) and by Société des établissements de plein air du Québec (permit numbers PNIBRP-2008-001 to PNIBRP-2019-001). Birds were marked with a U.S. Fish and Wildlife Service steel ring and an alphanumeric coded and colored plastic band (permit number 10704).

3.8.7 Data Availability

The following information was supplied regarding data availability: the R scripts and raw data are available in the Supplemental Files.

3.8.8 Supplemental Information

Supplemental information for this article can be found online at <https://peerj.com/articles/13073/#supplementary-material>.

CHAPITRE 4

Good times bad times – Unfavorable breeding conditions and divorce lead to increased parental effort and reduced physiological condition of northern gannets



Poussin de quelques semaines avec duvet blanc laissé seul par ses parents à proximité de son nid à la colonie du Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé (crédit photo : Dévrig Bouillet).

Référence de la publication :

Pelletier, D., Blier, P., Vézina, F. et Guillemette, M. (2023). Good times bad times—Unfavorable breeding conditions, more than divorce, lead to increased parental effort and reduced physiological condition of northern gannets. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11, 171.

<https://doi.org/https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1108293>

4.1 Résumé

La baisse de productivité des espèces d'oiseaux longévives est souvent liée à l'épuisement des proies dans les écosystèmes marins. Les oiseaux marins font toutefois preuve de flexibilité comportementale au niveau individuel pour amoindrir une telle conséquence. Bien qu'il ait été démontré chez quelques espèces que le changement de partenaire et l'augmentation de l'effort lié à l'acquisition de nourriture augmentent ou maintiennent le succès reproducteur, la manière dont la flexibilité comportementale affecte les paramètres physiologiques fondamentaux reste à élucider. Dans cette étude, nous avons comparé les caractéristiques physiologiques (statut nutritionnel, dommages musculaires et stress oxydant) de fous de Bassan (*Morus bassanus*, $n = 68$) en fonction de leur statut de partenaire et de leur effort alimentaire. Nous avons utilisé spécifiquement un ensemble de données transversales (au niveau de la population) pendant trois années contrastées en termes de reproduction pour comparer les individus fidèles avec ceux qui ont changé de partenaire. Nous avons prédit que le changement de partenaire est un événement stressant avec des impacts sur l'état de santé et que les effets sont plus élevés pendant les années défavorables pour la reproduction, lorsqu'il y a une diminution de la disponibilité de la nourriture. Notre étude a montré que les fous de Bassan qui changent de partenaire augmentent leur effort parental uniquement pendant les années de faible abondance de nourriture, avec des conséquences sur l'état de santé (perte de masse corporelle accrue, catabolisme protéique plus élevé et dommages oxydants plus importants pendant la période d'élevage des poussins). Ces résultats suggèrent donc que la décision de partenariat n'est pas susceptible de diminuer l'état de santé à long terme ainsi que le *fitness* des parents. La reproduction dans des conditions difficiles serait cependant probablement l'une des principales causes de la perte de qualité individuelle et du déclin du *fitness* chez cette espèce d'oiseau longévive.

Mots-clés : effort parental, flexibilité comportementale, stress oxydant, statut nutritionnel, oiseaux marins, condition physique

4.2 Abstract

Decreased productivity in long-lived bird species is often linked to prey depletion in marine ecosystems. Seabirds, however, exhibit behavioral flexibility at individual level to prevent or diminish this outcome. One such strategy to alleviate any impact on fitness would be to divorce from their partners. Although changing mates and increasing foraging effort have been shown to increase or maintain reproductive success in some species, how the behavioral flexibility affects fundamental physiological parameters remains to be elucidated. Here, we compared physiological components (nutritional status, muscle damage and oxidative stress) of northern gannets (*Morus bassanus*, $n = 68$) in relation to their partnership status and foraging effort. Specifically, we used a cross-sectional data set (at the population level) of three contrasted years to compare retained and changed mates. We predicted that mate change is a stressful event with impacts on health condition and those effects are higher during unfavorable years with low food abundance. Our study showed that gannets changing mate increase parental effort only during years of low food abundance, with consequences on health condition (increased body mass loss, higher protein catabolism and higher oxidative damage during chick rearing period). Ultimately, our study suggests that partnership decision is not likely to reduce the long-term quality and the fitness of parents. Reproduction during harsh conditions would however likely be one of the primary causes of individual quality loss and fitness decline in this long-lived bird species.

Keywords: parental effort, behavioral flexibility, oxidative stress, nutritional status, seabirds, physical condition

4.3 Introduction

Seabirds exhibit considerable ecological, demographic, and behavioral adjustment capacity (e.g., Garthe *et al.*, 1996; Weimerskirch, 2002; Hamer *et al.*, 2007; Guillemette *et al.*, 2018) to respond to both short— and long-term changes in ocean conditions (e.g., Aebischer *et al.*, 1990; Sydeman *et al.*, 2009), via different strategies as behavioral flexibility (Williams *et al.*, 2008). For example, parents may modify their attendance and foraging behavior under conditions of low prey availability (Piatt *et al.*, 2007). In optimal conditions, seabirds mates share parental effort to protect and feed their chicks (Bried et Jouventin, 2002) and foraging effort vary according to their breeding stage (incubation, chick rearing) (Shaffer *et al.*, 2003). During food resources reduction, both parents must forage simultaneously (Regehr et Montevecchi, 1997) and they can increase foraging distance (Guillemette *et al.*, 2018). This behavioral adjustment may compromise breeding success as they must leave their offspring unattended facing predation or thermoregulatory challenges. As a consequence, poor breeding performance may negatively influence the occurrences of a pair reunion the next year (but see Choudhury, 1995; Ens *et al.*, 1996; Taborsky et Taborsky, 1999; Bried et Jouventin, 2002; Dubois et Cézilly, 2002).

Divorce has been recorded in 92% of socially monogamous birds (Jeschke et Kokko, 2008), with divorce rates being highly variable both among species and within species (Black, 1996). Many hypotheses have been suggested concerning the costs and benefits associated with mate retention versus divorce (Choudhury, 1995). Because biparental care is essential in the majority of monogamous bird species (Bennett et Owens, 2002), divorce has frequently been suggested to represent a way to correct for suboptimal partnerships, which may result from different types of constraints on initial mate choice (Johnston et Ryder, 1987; Moller, 1992; Sullivan, 1994; Choudhury, 1995; Botero et Rubenstein, 2012) or to secure genetically more diverse offspring (see references in Arnqvist et Kirkpatrick, 2005). Divorce has been proposed to be an adaptive strategy where at least one member of a pair increases its breeding success (see review by Choudhury, 1995). According to this hypothesis, partner change represents a form of adaptive choice triggered either by low breeding success as a result of poor conditions (Dubois et Cézilly, 2002) or by the potential to improve breeding success with a new partner (Choudhury, 1995; Black, 1996), or both. In northern gannets (*Morus bassanus*, hereafter gannets), divorce rate is negatively correlated with breeding success and prey biomass stocks (Pelletier et Guillemette, 2022). Gannets that change mates increase the probability of breeding the following year. These authors suggested that divorce could be an example of behavioral flexibility counteracting breeding failure associated with food depletion (Pelletier

et Guillemette, 2022). However, such individual's decision-mating process of re-mating with a new partner (with short-term benefits) could also be associated with disadvantages.

Beginning a partnership with a new mate is associated with different kinds of costs. As described by Ens *et al.* (1996), at least four different kinds of costs may be envisaged: costs for searching for a new mate, for fighting rivals, for ending up with a poorer mate, and costs related to an initial inefficiency in reproduction with a new mate. At the individual level, these consequences may increase physiological stress, particularly if an individual of an obligate biparental care species must compensate for decreased parental effort by their partner (Houston *et al.*, 2005). In an experimental study, the nest visitation rate as proxy of parental effort of starlings (*Sturnus vulgaris*) has been decreased (by attaching small weights to the base of a bird's tail feathers), followed by an increase in the level of care by its partner (Wright et Cuthill, 1989). Such parental compensation observed in many species shows that parents respond to each other's behavior (Harrison *et al.*, 2009), and, because parental care involves a high level of energy expenditure, any augmentation in parental effort might reduce the health condition of the parent at the end of the breeding season.

Although reproduction is one of the most studied phases of the avian life cycle, knowledge on the physiological underpinnings of parental care and its key component (foraging behavior) brings varied results (Williams, 2012; Williams et Fowler, 2015; Williams, 2018). Some studies found evidence that individuals with higher level of parental investment result in higher level of oxidative stress (Norte *et al.*, 2010; Guindre-Parker et Rubenstein, 2018), while others found no such relationship (Beaulieu *et al.*, 2011; Wegmann *et al.*, 2015). According to Williams (2018), reproductive trade-offs should only be expected under food stress (Stearns, 1992), but it is often unclear in studies if parents are "food stressed" or not.

During the last decades, physiological condition attributed to stress and related to parental effort has been measured in terms of body mass (BM, decrease, Hillstrom, 1995; Merila et Wiggins, 1997; Gebhardt - Henrich *et al.*, 1998), immune function (decrease, Deerenberg *et al.*, 1997; Nordling *et al.*, 1998; Cichoń *et al.*, 2001; Hasselquist *et al.*, 2001), leukocyte counts (modification and decline, Gustafsson *et al.*, 1994; Dubiec *et al.*, 2005), hematocrit (decrease, Moreno *et al.*, 2002), heterophil/lymphocyte ratio (increase, Ots et Horak, 1996; Davis *et al.*, 2008), plasma triglycerides (TRIG, decrease, Masello et Quillfeldt, 2004), oxidative stress (increase, Norte *et al.*, 2010; Romero-Haro *et al.*, 2016), antioxidant protection (decrease, Alonso-Alvarez *et al.*, 2004), and telomere dynamics (telomere attrition, Monaghan, 2014). Nevertheless, few studies combined biomarkers to evaluate the physiological condition attributed to

parental effort (but see González-Medina *et al.*, 2015; Fowler *et al.*, 2018), and to our knowledge, no study evaluated the physiological condition associated with partnership status and mate change.

To ascertain the relationship between partnership status, parental effort, nutritional status, and oxidative stress in a free-living and long-lived bird species, we measured and compared 15 behavioral and physiological variables among individuals that retained their mates and others that changed their mates (including lost mates and divorced). We used cross-sectional tests (for interindividual comparison) with data recorded in northern gannets during three subsequent and highly contrasted years in terms of population breeding success and food conditions. We evaluated partnership status from a long-term monitoring program (breeding success, body mass and body mass variation of ringed individuals). We used GPS tracking to evaluate parental effort (as foraging behavior at sea). We sampled blood to measure physiological biomarkers of health condition: nutritional status (plasma glucose, triglycerides, beta-hydroxybutyrate, total protein, albumin [A] and globulin [G], uric acid concentration, A/G ratio), muscle damage (creatinine kinase activity), and oxidative stress (thiobarbituric acid reactive substances and total antioxidant capacity).

We tested two main hypotheses. *First*, behavioral flexibility expressed as mate change increases parental investment and affects the physiological status of adults compared to individuals that retain their partner (H1). *Second*, the negative impact of mate change occurs only during unfavorable years associated with low breeding success and food stress (H2). According to life-history theory (Stearns, 1992) and the literature cited above, we generated the following predictions: changed mates compared to retained mates (P1) increase foraging behavior at sea due to parental compensation and mate adjustment, (P2) increase their nutritional stress (expressed as decrease in glucose, triglycerides, total protein, albumin, and increase in beta-hydroxybutyrate and uric acid) mostly during unfavorable years, (P3) increase their muscle damage (expressed as increase in creatine kinase activity), (P4) increase their oxidative damage, and (P5) decrease their plasma total antioxidant capacity.

4.4 Methods

4.4.1 Study site

The fieldwork was conducted on Bonaventure Island (48°30' N, 64°09' W) located in the Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé in the Gulf of St. Lawrence (Québec, Canada) where a long-term study started in 2008. This colony holds approximately 50,000 pairs of breeding gannets as well as several thousand immatures. This is the largest gannet colony in Canada. Annually, this colony is monitored, for partnership status and breeding success from incubation to the chick rearing period (from May to August or September) within 180 to 184 nests in four plots in the peripheral section of the colony. Gannets in this population are known to have a highly variable divorce rate between 2009 and 2019 ($22 \pm 3\%$, range: 13–46%) that is influenced by the previous year's breeding success. During this same period, breeding success was low and variable ($32 \pm 5\%$, range: 3–60%) (Pelletier et Guillemette, 2022). Breeding success of the colony is estimated as the number of fledged chicks divided by the number of nests with eggs. Gannets were caught using a noose-pole and all methods were approved by the Animal Care Committee (ACC) of the Université du Québec à Rimouski and complied with the guidelines of the Canadian Council on Animal Care (CCAC). These birds were marked with a U.S. Fish and Wildlife Service steel ring with an alphanumeric coded and colored plastic band (permit numbers SC25, RE-27, 10704) with approval by Société des établissements de plein air du Québec (permit numbers PNIBRP-2008-001 to PNIBRP-2019-001). Presence/absence of individually banded gannets were established twice daily from the end of May (before hatching) to the end of August (or September), from 2008 to 2019. We identified established partnerships in the set of monitored nests and an intensive coverage of the study area and surrounding sectors were done to ensure that we resighted all live breeding birds. Because gannets have a strong breeding philopatry (Nelson, 2002), absence of a partner was considered as a death or a skip of the current reproduction year.

4.4.2 Fieldwork, GPS loggers and sex determination

We captured individuals once or twice during the breeding season (incubation and chick rearing periods) and body mass (BM) was measured. When two BM measurements were taken, the difference between the two was calculated as body mass variation (BMvar), with an average time interval of 27 ± 7 days.

We collected breast feathers and blood samples, and birds were fitted with a GPS logger. Feathers were taken for sex determination analysis and blood samples, for biomarkers analysis. A small amount of blood (less than 5 mL, approx. 0.16% volume/weight) was drawn from the medial metatarsal vein of each

bird using butterfly needles and BD Vacutainer™ tubes with lithium heparin. In the field, blood samples were centrifuged (5 min; 3900 rpm). Plasma and blood cells phases were separated in cryotubes and were stored immediately in liquid nitrogen, and subsequently in a -80 °C freezer until biomarkers analyses.

Birds were tagged with a GPS tracker iGotU GT-120 (Mobile Action Technology, 34 g) or CatLog Gen 2 (Perthold Engineering, 34 g) set to record at 10 min intervals. Tags were attached to three to four central tail feathers using two strips of a 50 mm wide waterproof Tesa tape (no 4651). Total deployment weight was 1.0-1.2% of adult body mass (mean \pm SEM: 2993 \pm 23 g). The birds were immediately released near their nesting site after blood sampling. Handling time was kept to a maximum of 15 min. All birds showed no signs of immediate adverse effects.

For sex determination, four thoracic covert feathers were plucked and stored in plastic bags at -20 °C until subsequent DNA analysis as described in Pelletier et Guillemette (2022).

4.4.3 Blood analysis

4.4.3.1 Nutritional status and muscle damage

We evaluated nutritional status (fasting/starvation levels) by measuring glucose (GLU), triglycerides (TRIG), uric acid (URIC), total protein (TP), albumin (ALB), globulins (GLOB) concentrations in plasma and albumin/globulin ratio (A/G ratio) with an IDEXX Catalyst Dx™. We evaluated muscle damage by measuring creatine kinase (CK) activity in plasma with the same device. We followed the manufacturer's instructions (IDEXX, 2015) with a dilution of 2:3 (100 μ L of plasma into 50 μ L of phosphate buffered saline, pH 7,4). Birds maintain higher plasma GLU concentrations than other vertebrates of similar body mass and, contrary to mammals, these elevated concentrations do not promote oxidative stress and tissue damage, due to higher antioxidant capacity (Cohen et McGraw, 2009). GLU levels are consistently maintained at elevated levels, seemingly unaffected by breeding or molting stages (e.g., in mallards *Anas platyrhynchos*, Fairbrother *et al.*, 1990) and fasting duration during breeding (e.g., in penguins species, Groscolas, 1986; Vleck et Vleck, 2002). TRIG is a marker of fatty acid anabolism and fat deposition. URIC is a product of protein catabolism and fasting or rapid body mass loss can elevate uric acid levels. TP concentration comprises all the proteins found in the plasma phase where ALB is the single major component. The remaining proteins are the alpha, beta, and gamma GLOB that increase in chronic infections or inflammatory diseases (Lumeij, 1987). A TP increase may indicate dehydration or inflammatory disease. ALB plays important roles in the transport of endogenous and exogenous compounds by binding with

those compounds, in osmoregulation and in antioxidant capacity (Harr, 2006; Harrison *et al.*, 2006; Hochleithner, 2013). Beta-hydroxybutyrate (BHB), a ketone body, is a marker of fatty acid catabolism during fasting (Vleck et Vleck, 2002) and it was measured (in triplicate) with a commercial colorimetric assay kit (Beta-Hydroxybutyrate [Ketone Body] Colorimetric Assay Kit, Cayman Chemical Assay, USA), with a dilution of 1:10 (30 μ L plasma and 270 μ L assay buffer) and with an EnVision Multimode Microplate Reader (reading at 450 nm). CK is found at high activity only in the cytoplasm of cardiac and skeletal muscle. An increase in plasma CK identifies a muscle injury due to muscle protein mobilization caused by trauma or vigorous exercise (Knuth et Chaplin, 1994; Guglielmo *et al.*, 2001).

4.4.3.2 Oxidative stress

We measured one biomarker commonly used of oxidative damage (TBARS) and one biomarker of antioxidant protection (TAC). Oxidative lipid damage, or lipid peroxidation, produces different metabolites found in plasma. Malondialdehyde (MDA) is one of them and is produced rapidly after a cellular burst of reactive oxygen species (ROS). MDA is detected and monitored by the measurement of TBARS as a general quantification of oxidative damage molecules that occur in the plasma. This assay is based on the formation of a MDA-TBA adducted by the reaction of MDA and TBA under high temperature and acidic conditions, which generates a color directly proportional to the concentration of oxidative damage molecules (Uchiyama et Mihara, 1978). First, 17 μ L of each plasma sample (dilution factor: 2.94) or 50 μ L of standard was added to 50 μ L of sodium dodecyl sulfate (8.1%), 375 μ L of thiobarbituric acid (the color reagent, 0.8%), 375 μ L of acetic acid (20%), and distilled water (183 μ L for plasma or 150 μ L for standard) into 2 mL tubes, and mixed. Tubes were capped and kept in a hotplate at 95–100 °C for one hour. After one hour, the tubes were removed from the hotplate and immediately put onto ice for 10 min to stop the reaction. Tubes were centrifuged 10 min at 1600 $\times g$ at 4 °C. Finally, 250 μ L of each solution (in triplicate) was randomly pipetted in well plates and readings were taken at 530 nm with an EnVision Multimode Microplate Reader. Standard curves were obtained from serial dilutions of a standard of MDA (from 0 to 12.5 μ M). Considering that TBARS can be altered by the lipid content of the sample, TBARS were corrected for TRIG concentration in plasma with $TBARS/TRIG = TBARS_{st}$. The mean \pm standard deviation (SD) intraplate coefficient of variation was $3.4 \pm 2.7\%$ and the interplates coefficient of variation was 3.4%.

We estimated non-enzymatic TAC by measuring the capacity of a plasma sample to quench a standardized free radical challenge. Plasma TAC includes macromolecules such as albumin, ceruloplasmin, and ferritin, and small molecules including ascorbic acid, α -tocopherol, β -carotene, uric acid and bilirubin.

TAC was determined using a colorimetric assay kit (Cayman Chemicals, USA) and EnVision Multimode Microplate Reader (reading at 750 nm). We used kit instructions for measurement of TAC (in triplicate) with a dilution of 1:20 (10 μ L of plasma into 190 μ L of buffer). Plasma TAC values are expressed as Trolox-equivalent antioxidant concentrations. Trolox is a water-soluble tocopherol analog. In some avian species, as TAC is influenced by the antioxidant effects of URIC (Cohen et McGraw, 2009) and by ALB (Cohen *et al.*, 2007; Roche *et al.*, 2008), we verified predictive capacity of plasma URIC and ALB concentrations for plasma TAC with linear mixed model with URIC and ALB as covariates. The mean \pm SD intraplate coefficient of variation was $2.0 \pm 2.2\%$, and the interplates coefficient of variation was 2.4%.

4.4.4 Data analysis

4.4.4.1 Partnership status

Three categories were determined for partnership status: retained mates, divorced, and lost mates. Mate retention occurred when partners are together at year $t - 1$ and t . A divorce is said to have occurred when two birds that bred together in year $t - 1$ are alive and present in the colony in year t , but not breeding together. Mate loss occurred when one partner is absent in our study plot (Coulson, 1966; Harris *et al.*, 1987; Ens *et al.*, 1993; Choudhury, 1995). We used the same dataset of partnership status as Pelletier et Guillemette (2022) in which they monitored a total of 809 birds from 2008 to 2019. In the present study, we used only two categories: “retained mates” and “changed mates” in which we grouped lost mates and divorced due to the low number of lost mates and because we wanted to investigate first the effect of parental effort after mating with a new partner.

4.4.4.2 GPS

We used GPS locations to describe foraging behavior and estimate foraging trip range and distance as proxy of foraging effort (parental effort). A complete foraging trip begins when an individual goes outside Bonaventure Island, a polygon delimited by these coordinates: 48.483° N, 48.507° N, 64.144° W, 64.178° W, during at least 30 min and ends when it comes back inside the polygon. We excluded incomplete trips (*i.e.* for which the recordings stopped before the return to the colony). Foraging trip range was calculated with the maximal Euclidean distance on a spheroid between the last GPS location at the colony before the foraging trip as reference (GPS location with *latitude 1* and *longitude 1*) and each GPS location at sea with this formula: $\arccos(\sin[\textit{latitude1}] \times \sin[\textit{latitude2}] + \cos[\textit{latitude1}] \times \cos[\textit{latitude2}] \times \cos[\textit{longitude2} - \textit{longitude1}]) \times 6371$. Foraging trips were recorded as time series of the successive continuous positions

(with latitude and longitude) of the gannet at time t . Distance between each position, the step length, was calculated with the same Euclidean distance formula above. Foraging trip distance was the total cumulative distance of each step length recorded in a foraging trip (Grémillet *et al.*, 2004; Pichegru *et al.*, 2007).

4.4.4.3 Statistical analysis

All statistical analyses were conducted using the statistical software R 4.0.3 (R Core Team, 2020). Plots were made with 'ggplot2' package (Wickham, 2016) and maps with 'ggmap' (Kahle et Wickham, 2013) and 'sf' (Pebesma, 2018) packages.

Because we could not follow the same individuals over three years for each behavioral and physiological biomarker, we conducted cross-sectional rather than longitudinal tests. Although longitudinal tests and intraindividual comparison are more robust (Pelletier *et al.*, in revision CHAPITRE 5)), cross-sectional tests and interindividual comparison have the advantage of producing larger sample size.

Linear mixed models were used to analyze the influence of partnership status (changed vs. retained mates), annual environmental condition for breeding (represented by the explanatory variable "year"), breeding stage (incubation, chick rearing or empty nest) and sex on each different independent variable (biomarkers). The function 'lmer' (linear mixed models) in the package 'lme4' was used to run mixed-effect models (Bates *et al.*, 2015). Independent variables were log-transformed and standardized to respect statistical test assumptions and to improve comparability with other studies (Verhulst, 2020). We systematically build a null model and different models including partnership status, year, breeding stage, sex and interactions (partnership status:year and/or partnership status:breeding stage) and bird ID as a random factor to avoid pseudoreplication.

We investigated the potential relationship between BM, BMvar, julian date and each biomarker to extract and use residuals eventually, when relationships were detected. Thus, we removed the effect of BM on TRIG, and the effect of julian date on BM, BMvar, A/G ratio and CK activity. We added URIC as covariate in models for TAC, knowing that they are perhaps correlated (Cohen *et al.*, 2007; Costantini, 2011).

We derived all possible submodels from this set of predictors with the function 'dredge' in the package 'MuMIn' (Barton, 2009) and we calculated an Akaike information criterion value corrected for small sample (AICc) (Burnham et Anderson, 2002). Based on selection by the AICc, the most parsimonious model including partnership status (first objective of the study) with the lowest AICc among those falling

within $\Delta AICc < 2$ was retained for interpretation of each independent variable. We also used a likelihood ratio test (using the Chi square distribution) of the best model compared to a null model to determine if a set of predictors retained in the best model was significant factors in explaining variation of each independent variable. With the 'summ' function ('jtools' package, Long, 2020), models were fitted using the restricted maximum likelihood (REML) approach, p values were derived using the Satterthwaite approximations and variance explained by the linear mixed model was evaluated using a pseudo r-squared (Nakagawa *et al.*, 2013). We also computed p values with 'joint tests' for comparison, based on conditional F-tests with Kenward-Roger approximation for the degrees of freedom. Normality of residuals and homogeneity of variances was confirmed visually for all models.

When required, and because sample sizes differed between predictor categories, we conducted post hoc tests with the Tukey method for comparing groups of 3 estimates with estimated marginal means (aka 'least-squares means') using the function 'emmeans' ('emmeans' package, Lenth, 2020). We used the Kenward-Roger and Satterthwaite approximations because they have been suggested as the best methods for deriving p -values when mixed models are fitted with REML because type 1 error rates are most optimal for different sample sizes (Luke, 2017). We also presented effect size (see **Table S1** in **annexe E**) by calculating Cohen's d (Cohen, 1988) and using these categories: $d = 0.1$ for very small effect size, $d = 0.2$ for small effect size, $d = 0.5$ for medium effect size, $d = 0.8$ for large effect size, $d = 1.2$ for very large effect size, and $d = 2.0$ for huge effect size (Sawilowsky, 2009).

Considering that gannets' breeding success is highly correlated with the abundance of their preferential prey (Guillemette *et al.*, 2018), we used annual breeding success monitored in the colony as proxy of environmental conditions. From this, we qualified 2018 as a 'good or favorable year' (breeding success: 60%), 2019 as 'bad or unfavorable year' (breeding success: 13%), and 2017 as a 'medium or intermediate year' (breeding success: 41%).

All values are reported as mean \pm standard error of the mean (SEM) in the text and mean \pm 95% confidence interval (CI) in the figures.

4.5 Results

We tested the influence of partner change on foraging effort (parental effort) and health condition (body mass, nutritional status, muscle damage, oxidative stress) on a total of 68 northern gannets (31 females, 37 males) of which 35 in 2017, 38 in 2018, and 46 in 2019 were replicated. Partnership status recorded for

these individuals varied between years: 7 birds changed their partner in 2017 (20%), 7 in 2018 (18%) and 16 in 2019 (35%). The breeding success of these individuals was similar to that of the colony: 36% in 2017, 49% in 2018 and 0% in 2019. Means (\pm SEM) of behavioral variables and physiological biomarkers are shown in **Table 4.1**, and the summary of the most parsimonious linear mixed models including partnership status and calculated for each behavioral and physiological variable are presented in **Table 4.2** (see **Table S1** in **annexe E** for details).

4.5.1 Foraging effort

We recorded 288,718 GPS locations during 1,008 complete foraging trips across three breeding seasons. Mean foraging trip range \pm SEM was 139 ± 11 km with a mean distance traveled per trip of 445 ± 35 km. Trip distance and trip range were highly contrasted according to years. Mean \pm SEM in 2017 (intermediate year), 2018 (good year) and 2019 (bad year) was 576 ± 61 km, 186 ± 17 km and 530 ± 51 km for trip distance, and 180 ± 18 km, 66 ± 6 km and 163 ± 17 km for trip range, respectively. Foraging effort is best explained by partnership status and year for trip distance (Figure 1, $\chi^2 = 66.93$, $df = 4$, $p < 0.0001$) and for trip range ($\chi^2 = 40.20$, $df = 3$, $p < 0.0001$, **Table S1 – annexe E**). Foraging distance varied with year ($F_{2,54} = 40.55$, $p < 0.0001$) and with a significant partnership status:year interaction ($F_{2,55} = 3.39$, $p = 0.04$). We obtained similar results for foraging trip range with year ($F_{2,54} = 32.30$, $p < 0.0001$) and partnership status:year interaction ($F_{2,55} = 4.48$, $p = 0.02$). During seasons of medium and high breeding success, there was no difference in parental foraging effort between partnership status. During the favorable year (2018), parents foraged 84% nearer from the colony than the three-year average. In 2019 (the most unfavorable year), parents that retained their mates dispersed 83% less than those that changed their mates (**Figure 4.1**). Between the best and worst years, mate-changers increased their foraging trip distance by 790%, while mate-retainers saw a 248% increase. Similar results were obtained for foraging trip range.

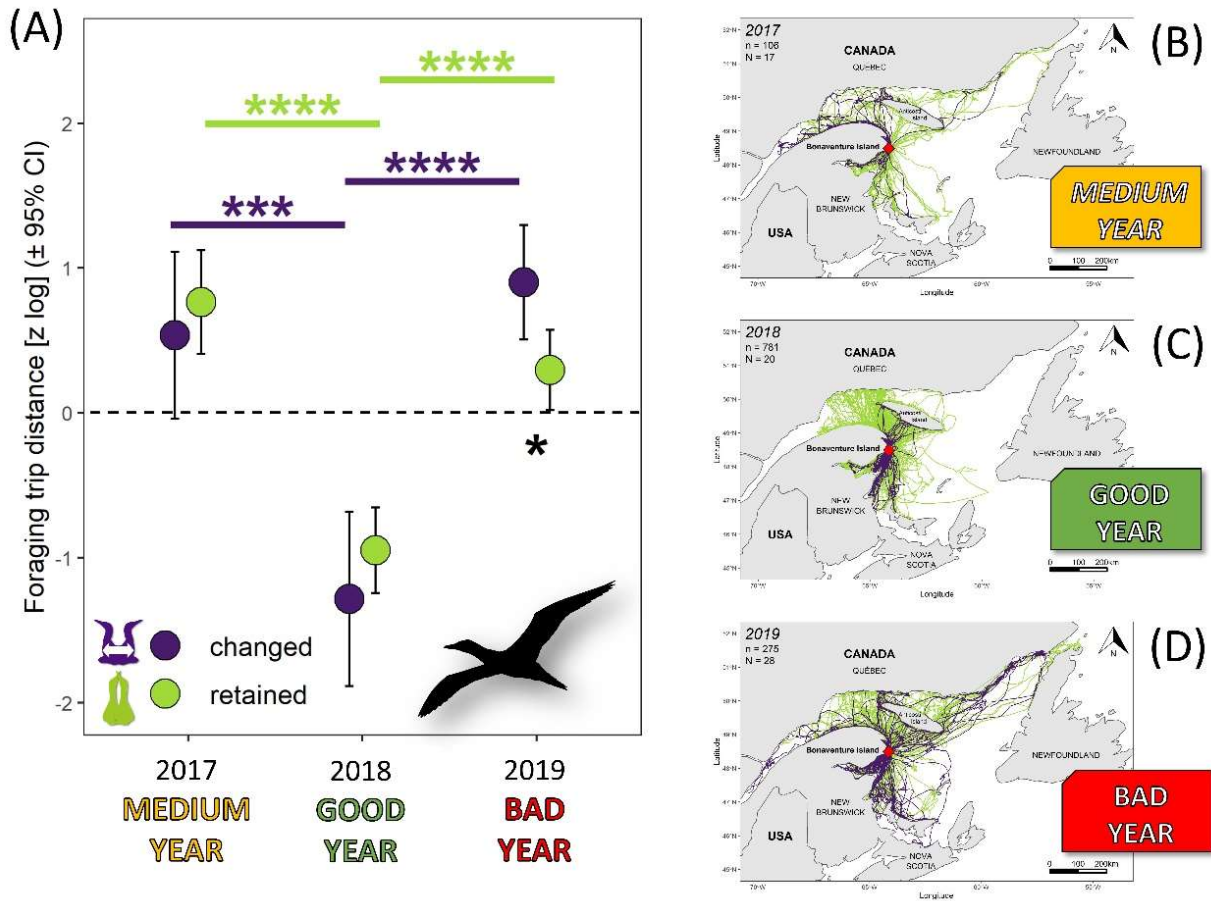


Figure 4-1 Variation in foraging trip distance during breeding season by northern gannets that changed or retained their mates in 2017 ($N = 16$), 2018 ($N = 20$), and 2019 ($N = 28$). Results at left (A) are estimated marginal means (\pm 95% CI) by year obtained from a mixed linear model with year and partnership status:year interaction as fixed parameters and bird ID as random parameter. Data were log-transformed and standardized (*: $p < 0.05$; ***: $p < 0.001$; ****: $p < 0.0001$). Maps on the right side show the total foraging trips recorded each year with GPS devices: (B) 2017 = medium year (breeding success in the colony: 43%), (C) 2018 = good year (breeding success: 60%), and (D) 2019 = bad year (breeding success: 13%).

Table 4.1 Mean \pm SEM of 15 behavioral and physiological biomarkers compared between northern gannets that changed or retained their mates in 2017, 2018 and 2019. Results were recorded during the breeding season at Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé (Québec, Canada). The sample used to calculate these means is composed of 68 individuals with replicates. Thus, the N's in the table imply repeated measurements on the same individuals and that an individual may be in the "changed mates" category one year and in the "retained mates" category another year.

VARIABLES		CHANGED MATES		RETAINED MATES	
Foraging trip distance	km	550 \pm 86	N = 17	405 \pm 34	N = 45
Foraging trip range	km	169 \pm 28	N = 17	129 \pm 10	N = 45
PLASMA PHYSIOLOGICAL BIOMARKERS					
Body mass	g	3002 \pm 46	N = 30	2990 \pm 26	N = 88
Body mass variation	g.day ⁻¹	-4.7 \pm 2.9	N = 27	-1.7 \pm 1.9	N = 82
Glucose concentration	mmol.L ⁻¹	13.7 \pm 0.3	N = 29	13.5 \pm 0.2	N = 83
Triglycerides concentration	mmol.L ⁻¹	0.56 \pm 0.05	N = 29	0.47 \pm 0.02	N = 83
Beta-hydroxybutyrate concentration	mmol.L ⁻¹	1.46 \pm 0.19	N = 24	1.35 \pm 0.10	N = 71
Total protein concentration	g.L ⁻¹	40.5 \pm 0.9	N = 29	38.6 \pm 0.5	N = 83
Albumin concentration	g.L ⁻¹	15.9 \pm 0.3	N = 29	15.2 \pm 0.2	N = 83
Globulin concentration	g.L ⁻¹	24.6 \pm 0.8	N = 29	23.4 \pm 0.4	N = 83
Albumin/globulin ratio	-	0.66 \pm 0.02	N = 29	0.66 \pm 0.01	N = 83
Uric acid concentration	μ mol.L ⁻¹	738 \pm 73	N = 29	708 \pm 48	N = 82
Creatine kinase activity	U.L ⁻¹	1292 \pm 168	N = 29	1211 \pm 76	N = 83
Thiobarbituric acid reactive substances concentration / triglycerides concentration	μ mol.mmol triglycerides ⁻¹	5.2 \pm 0.5	N = 27	5.4 \pm 0.4	N = 73
Total antioxidant capacity	mmol.L ⁻¹ Trolox	1.71 \pm 0.16	N = 25	1.83 \pm 0.09	N = 75

4.5.2 Body mass

Mean body mass (BM) \pm SEM of gannets was 2993 ± 246 g. BM was best explained by a model with partnership status, breeding stage and sex (**Figure 4-2A**, $\chi^2 = 12.20$, $df = 1$, $p = 0.0005$, pseudo- R^2 total = 0.12; details in **Table S1- annexe E**). Body mass did not vary with partnership status ($F_{1,115} = 0.171$, $p = 0.68$), but varied with breeding stage ($F_{1,122} = 11.97$, $p = 0.0007$) and sex ($F_{1,62} = 5.31$, $p = 0.02$). BM was 43% higher during the incubation period, and 21% lower for males. Body mass variation (BMvar) was best explained by partnership status, breeding stage and year (**Figure 4-2B**, $\chi^2 = 18.84$, $df = 2$, $p < 0.0001$, details in **Table S1 – annexe E**). BMvar varied with partnership status ($F_{1,97} = 4.95$, $p = 0.03$) and year ($F_{2,85} = 9.68$, $p = 0.0002$). Gannets that have changed their partner lose 25% more mass during reproduction than those that have retained their partner. Daily mass loss recorded during good year (2018) was 35% lower than the medium year (2017) and 29% the bad year (2019).

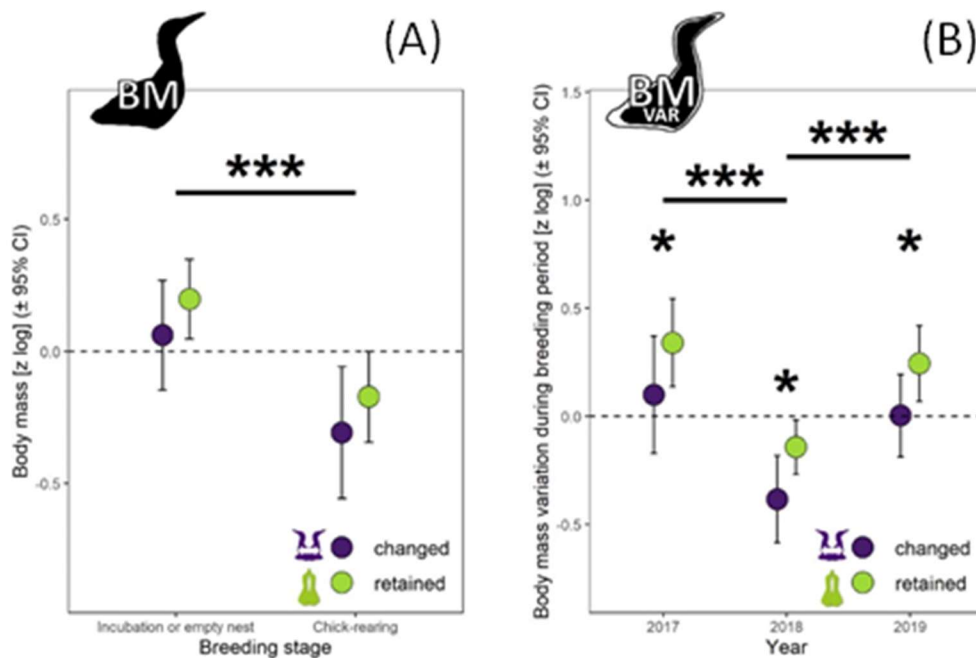


Figure 4-2 (A) Body mass (BM) and (B) body mass variation (BMvar) measured in breeding northern gannets that changed and retained their mates in 2017, 2018 and 2019. Results exposed are estimated marginal means (\pm 95% CI) by year obtained from a mixed linear model controlling for julian date (for body mass and body mass variation) with bird ID as random parameter and these fixed parameters: partnership status, breeding stage and sex for (A), and partnership status and year for (B). Data were log-transformed and standardized (*: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$, ****: $p < 0.0001$).

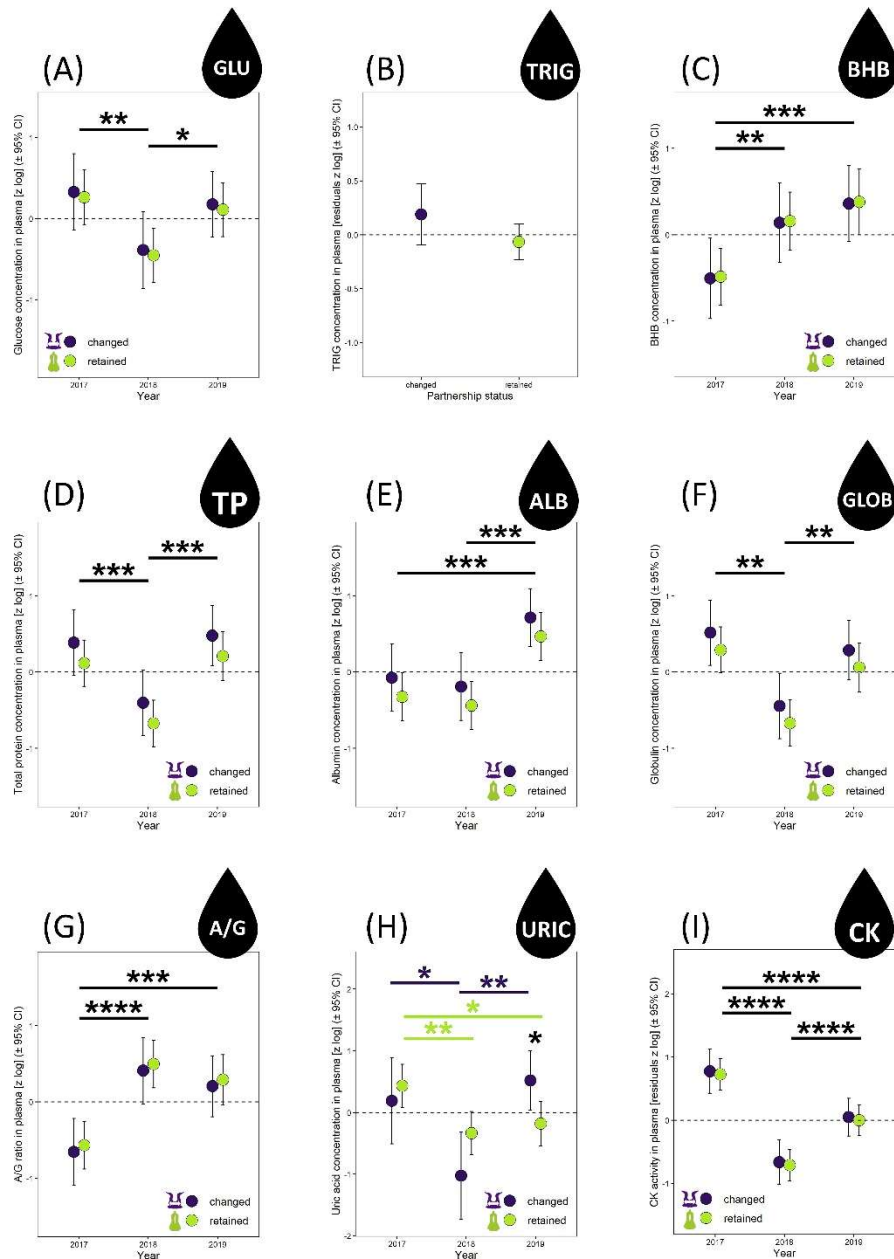


Figure 4-3 Plasma biomarkers concentration of nutritional status ([A] glucose [GLU], [B] triglycerides [TRIG], [C] beta-hydroxybutyrate [BHB], [D] total protein content [TP], [E] albumin [ALB], [F] globulins [GLOB], [G] albumin/globulins ratio [A/G], [H] uric acid [URIC]) and muscle damage ([I] creatine kinase activity [CK]) in northern gannets that changed and retained their mates in 2017, 2018 and 2019. Results exposed are estimated marginal means (\pm 95% CI) by year obtained from mixed linear models build with bird ID as random parameter and these fixed parameters: partnership status for (B), partnership status and year for (A, C and E), partnership status, year and partnership status:year interaction for (H), partnership status, year, sex and breeding stage for (D, F, G), and partnership status, year and sex for (I). Data were log-transformed and standardized (*: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, *: $p < 0.001$, ****: $p < 0.0001$; green symbols represent significant differences for individuals that retained their mate and purple symbols represent significant differences for individuals that changed mates).**

4.5.3 Nutritional status and muscle damage

Of these nine biomarkers of nutritional status and muscle damage (**Figure 4-3**), only plasma uric acid (URIC) concentration varied with an interaction in partnership status and year (**Figure 4-3H**, $F_{2,104} = 4.24$, $p = 0.02$, **Table S1- annexe E**), varied with year ($F_{2,99} = 7.81$, $p = 0.0007$), but did not vary with partnership status alone ($F_{1,100} = 0.13$, $p = 0.72$). In retained mates, URIC was higher in 2017 (+115% and +84% higher than 2018 [$p = 0.007$] and 2019 [$p = 0.046$], respectively). At the opposite, in changed mates, URIC was the lowest in 2018, -70% lower than 2017 ($p = 0.04$) and -79% lower than 2019 ($p = 0.001$). During 2019, changed mates exhibited a 101% higher URIC concentration than retained mates.

The plasma concentration in glucose (GLU), triglycerides (TRIG), beta-hydroxybutyrate (BHB), total protein (TP), albumin (ALB), globulin (GLOB), the albumin/globulin (A/G) ratio, and the creatine kinase (CK) activity did not vary with partnership status (**Figure 4-3A to G and J**, $p > 0.05$) but GLU, BHB, TP, ALB, GLOB, A/G, and CK varied with year ($p < 0.01$) with medium to very large effect size (Cohen's $d > 0.5$, **Table S1 – annexe E**). All of these biomarkers were lower in the good year (2018) than in the bad year (2019) (except for BHB and A/G ratio), ranging from -43 to -147%.

TP, GLOB and A/G ratio varied also with breeding stage and sex ($p < 0.05$), where TP and GLOB were higher during incubation period than chick-rearing period and higher for females than males (with the opposite result for A/G ratio).

4.5.4 Oxidative stress

Thiobarbituric acid reactive substances concentration (TBARS) in plasma concentration (TBARSt) was best explained by a model with partnership status, breeding stage and partnership status:breeding stage interaction (**Figure 4-4A**, $\chi^2 = 11.05$, $df = 2$, $p = 0.004$, **Table S1 – annexe E**). TBARSt did not vary with partnership status alone ($F_{1,103} = 0.04$, $p = 0.85$), but varied with breeding stage ($F_{1,107} = 10.80$, $p = 0.001$). TBARSt between incubation and chick rearing periods increased by 217% ($p = 0.008$) for changed mates (only a trend [$p = 0.06$] for retained mates, it was 52% greater during chick rearing period).

Total antioxidant capacity (TAC) in plasma varied positively with uric acid (URIC, Pearson's $r = 0.46$, $F_{1,98} = 24.53$, $p < 0.0001$). TAC was best explained by a model with partnership status and year (**Figure 4-4B**, $\chi^2 = 34.02$, $df = 2$, $p < 0.0001$, **Table S1- annexe E**). TAC did not vary with partnership status ($F_{1,89} = 1.96$, $p = 0.17$), but varied with year ($F_{12,80} = 19.19$, $p < 0.0001$). The highest TAC concentration measured in 2017 was 245% higher than 2018 ($p < 0.0001$) and 144% higher than 2019 ($p < 0.0001$).

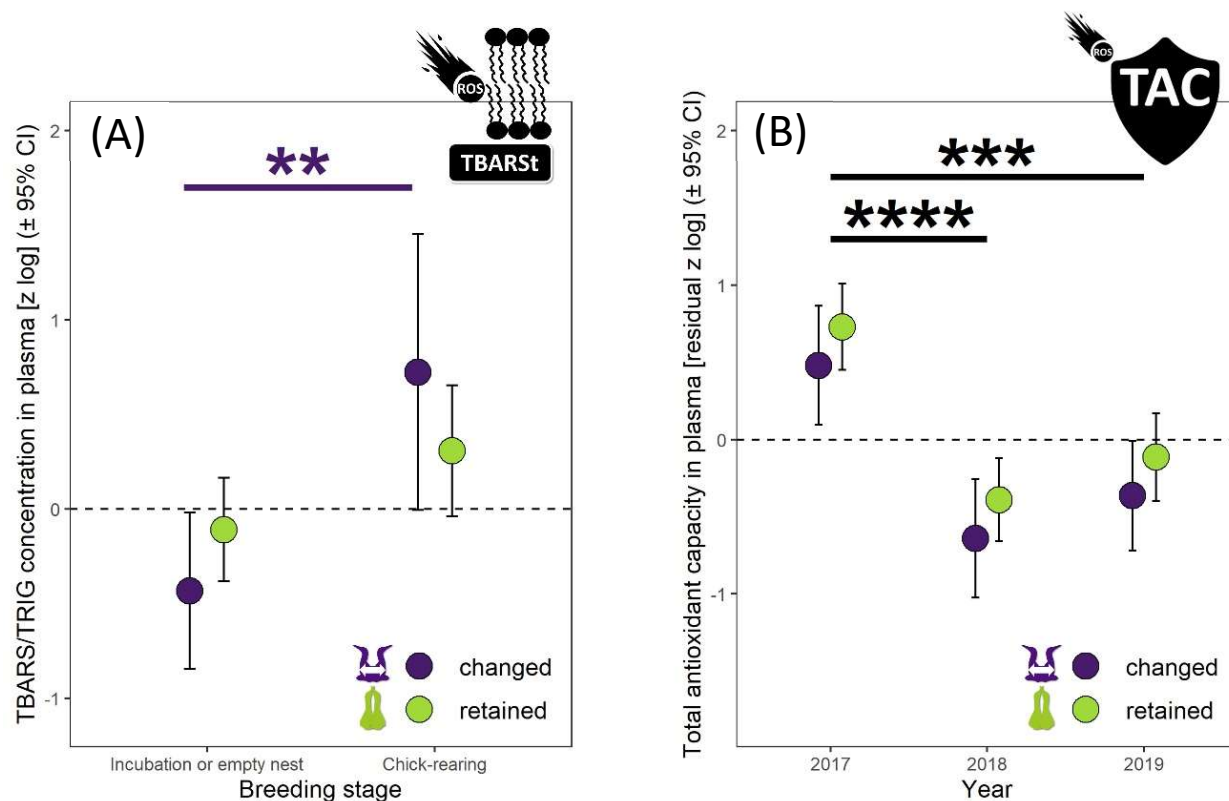



















Figure 4-4 Biomarkers of (A) oxidative damage in plasma (thiobarbituric acid reactive substance concentration corrected for triglycerides – TBARSt) and (B) total antioxidant capacity of plasma (TAC) in northern gannets that changed and retained their mates in 2017, 2018 and 2019. Results exposed are estimated marginal means (\pm 95% CI) by year obtained from a mixed linear model with bird ID as random parameter and these fixed parameters: partnership status, breeding stage and partnership status:breeding stage interaction for (A), and partnership status and year for (B). Data were log-transformed and standardized. Because TAC varied positively with uric acid (URIC, Pearson's $r = 0.46$, $F_{1,98} = 24.53$, $p < 0.0001$), TAC was controlled for URIC by using residuals of $\text{lmer}(z\text{TAC} \sim (1 | \text{ID}) + z\text{URIC}$ (**: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$, ****: $p < 0.0001$).

Table 4.2 Summary of the most parsimonious linear mixed models including partnership status calculated for behavioral and physiological variables (parental effort, body mass, nutritional status, muscle damage, oxidative stress) with year, partnership status, breeding stage, sex, and interactions as fixed factors, and bird ID as random parameters. Factors not included in the models were identified by N/A (not applicable) and included factors were characterized by symbols to illustrate the direction of variation. See Figures 4.1, 4.2, 4.3, 4.4 and annexe E for more details.

VARIABLES	YEAR			PARTNERSHIP STATUS		BREEDING STAGE	SEX	
	2017	2018	2019	 CHANGED	 RETAINED			
	MEDIUM	GOOD	BAD					
Foraging effort	 Foraging trip distance	↑	↓	↑	2017 & 2018: =		N/A	N/A
	 Foraging trip range	↑	↓	↑	↑	↓	N/A	N/A
Body mass	 BM	N/A	N/A	N/A	=		INC > CR	M < F
	 BMvar	↑	↓	↑	↓	↑	N/A	N/A
Nutritional status and muscle damage	 GLU	↑	↓	↑	=		N/A	N/A
	 TRIG	N/A	N/A	N/A	=		N/A	N/A
	 BHB	↓	↑	↑	=		N/A	N/A
	 TP	↑	↓	↑	=		INC > CR	M < F
	 ALB	↓	↓	↑	=		N/A	N/A
	 GLOB	↑	↓	↑	=		INC > CR	M < F
	 A/G	↓	↑	↑	=		INC < CR	M > F
	 URIC	↑	↓	↑	2017 & 2018: = 2019: ↑ ↓		N/A	N/A
	 CK	↑↑	↓	↑	=		N/A	N/A
	Oxidative stress	 TBARSt	N/A	N/A	N/A	=		Changed: INC < CR Retained: INC = CR
 TAC		↑	↓	↓	=		N/A	N/A

LEGEND: BM, body mass; BMvar: body mass variation during the breeding season;; GLU, plasma glucose concentration; TRIG, plasma triglycerides concentration; BHB, plasma beta-hydroxybutyrate concentration; TP, plasma total protein concentration; ALB, plasma albumin concentration; GLOB, plasma globulin concentration; A/G, albumin/globulin ratio in plasma; URIC, plasma uric acid concentration; CK, plasma creatine kinase activity; TBARSt, plasma thiobarbituric acid reactive substances divided by plasma triglycerides concentration; TAC, total antioxidant capacity of plasma; INC: incubation period; CC: chick-rearing period; M: male ; F: female.

4.6 Discussion

Our study contributes to filling a knowledge gap on how behavioral flexibility (expressed as mate change and foraging behavior) affects key physiological traits of seabirds during the breeding season. Our study shows that behavioral flexibility influences short-term health status of northern gannets through a variety of biomarkers including nutritional status, oxidative stress, and muscle damage (summary of significant results in **Table 4.2**). This study demonstrates that individuals breeding with a new mate experience a short-term constraint during the chick rearing period, especially in years with poor reproduction output. This is associated with increased foraging efforts observed after mate changes. Knowing that the gannets are plunge-divers searching for food during flight (Nelson, 2002), an increase in total flight cost may cause a short-term increase in oxidative stress and explain the concomitant decrease in body mass during the breeding season and higher level of protein catabolism. Most importantly variation in physiological health status is more influenced by behavioral adjustment related to environmental foraging conditions during reproduction, rather than behavioral adjustment resulting from re-pairing with a new partner. When gannets breed in a less favorable year, all individuals must increase foraging effort, which is associated with higher levels of glucose, ketone bodies, protein (albumin and globulins), uric acid, and muscle damage.

4.6.1 Behavioral flexibility, partnership status and parental effort

We have previously demonstrated that divorce can be considered as an example of behavioral flexibility to counteract the impact of food abundance reduction and low breeding success (Pelletier et Guillemette, 2022). The act of changing mates in gannets after breeding failure in a context of food stochasticity, and even food insecurity, may be interpreted as an ability for individuals to change their partnership status for future reproductive outcomes. In a review, Beever *et al.* (2017) showed that behavioral flexibility allows animals to rapidly cope with changing environmental conditions because behavior is an important component of species' adaptive capacity in the face of global changes. Thus, behavioral flexibility can prevent, correct, or minimize the negative consequences of adverse environmental changes (Williams, 2018) or of sudden reversals in the relative quality of mates (Botero et Rubenstein, 2012). However, it is likely influenced by the variability and predictability of local to global environmental attributes (Botero et Rubenstein, 2012), as well as intrinsic life history traits such as age and health status.

Given that mate changes are often associated with mate adjustment and compensation (and different costs, see Ens *et al.*, 1996), the latter may contribute to increase physiological stress. In our study,

gannets increased parental effort during the breeding season by enhancing foraging trip distance and range, particularly during unfavorable years. In a new pair, this increase in parental effort may occur in one or both partners, but our sample is not sufficient to explore this variation in couples. In any case, even though biparental care is widespread in birds (80% of species, see Cockburn, 2006), the division of labor within the pair can be highly variable. In a new pair, re-pairing mates may cooperate and share equally and rapidly their parental investment (Hinde, 2006; Hinde et Kilner, 2007), or one individual may contribute less to the protection of young and provisioning at the cost of its new partner ('sexual conflict', Houston *et al.*, 2005). In both cases, parental care can be costly to a parent, in that it reduces their reproductive success in other breeding attempts (Clutton-Brock, 1991; Royle *et al.*, 2012) and their survival probability (Stearns, 1992; but see Cruz-Flores *et al.*, 2021).

Any enhancement in parental effort implies an increment in energy expenditure, especially when this investment is related to foraging and flight behavior. In our study, foraging efforts increase during detrimental years and particularly for changed mates (consistent with our first prediction P1). Flight is the dominant behavior of gannets during foraging, searching for prey and plunge-diving (Lewis *et al.*, 2002). As many other nesting birds, gannets adopt a central-place foraging strategy during reproduction (Ashmole, 1963), i.e., they need to collect and return with food at the nest regardless of the prey density and environmental conditions. Thus, when the distribution of prey is changing or when prey biomass decreases, seabirds must have the capacity to broaden their foraging range. As observed between 2003 and 2012-2014, gannets nesting at Bonaventure Island expanded substantially their time searching for food (+ 57%) due to biomass decline of their preferred prey (Atlantic mackerel, Guillemette *et al.*, 2018). Trip distance and trip range measured in our study are very contrasted according to the years: lower distances during the favorable year (2018 [186 ± 17 km]) than those found in literature for the same species, but during less favorable years (2017 [576 ± 61 km] and 2019 [530 ± 51 km]) distances are much higher or similar (e.g., mean trip duration = 232 km in Hamer *et al.* (2000), data from 18 to 595 km in Pettex *et al.* (2012), 266 km for males or 519 km for females in Stauss *et al.* (2012), means from 480 to 563 km in Guillemette *et al.* (2018), means from 369 to 601 km, Malvat *et al.* (2020)). Given the high rate of energy expenditure associated with flight, an estimated cost of flight during foraging (84 W, Pelletier *et al.*, 2020) was in average 2848 kJ for a flight of 550 km and 2097 kJ for a flight of 405 km (Table 1). This high level of energy expenditure, viewed as an augmentation in parental effort, might potentially reduce the health condition of the parent at the end of the breeding season, limiting survival probability and the opportunity of breeding the following year (Stearns, 1992).

4.6.2 Physiological condition

4.6.2.1 Nutritional status and muscle damage

Results presented in our study highlighted no increase in nutritional stress related with partnership status (according to carbohydrates, lipids, and protein metabolism). For instance, we found no evidence to support our initial prediction (P2), where changed mates, compared to retained mates, increase their nutritional stress (except for uric acid).

Plasma GLU levels measured in our study (13.6 mM) are similar to those obtained by Braun et Sweazea (2008) predicted by the relationship between plasma GLU and log BM ($15.3 - 0.44 \cdot \log \text{BM} = 13.8$ mM where BM = 3000 g) most likely to ensure the bird's central nervous system homeostasis (Totzke *et al.*, 1999; Braun et Sweazea, 2008).

Combination of results for TRIG, BHB and URIC plasma content were suspected to reflect nutritional and physiological state of birds (Jenni-Eiermann et Jenni, 1998), but the results did not reveal any trend related to partnership status. Because levels of plasma TRIG were found to reflect reproductive effort in breeding birds (Masello et Quillfeldt, 2004) and flying effort during migration (Jenni-Eiermann et Jenni, 1992), this biomarker could have been useful for tracking foraging effort, but this is not the case. TRIG are involved in lipid transport and are the main energy source during prolonged flight (Rothe *et al.*, 1987). From our results the total quantity of lipids delivered to active muscles during flight, and fat deposition, do not appear to be associated to partnership status, breeding stage, or annual environmental conditions. In addition, this absence of association with TRIG is reflected by plasma levels of BHB, a by-product of the breakdown of fatty acids. In other words, fasting did not appear to be more severe in birds that changed mates. Nevertheless, the inter-annual comparison suggests that fat catabolism was intensely mobilized during the detrimental year, suggesting fasting in the whole population when feeding conditions are critical.

We found no evidence of influence of partnership status on protein metabolism via TP, ALB and GLOB, but we recorded highest rates of these metabolites during unfavorable years. TP, ALB and GLOB ranges were similar to those found in literature for similar species (Balasch *et al.*, 1974; Lumeij, 1987; Newman *et al.*, 1997). Increase in TP and ALB may also result from dehydration, and increase in TP, but not ALB, may be due to acute or chronic inflammatory conditions implying an elevation in α , β or γ globulin

concentrations and frequently, a decrease in ALB. The combined effect of these changes is a decrease in A/G ratio. Chronic infectious diseases such as aspergillosis and tuberculosis are some possible examples (Lumeij, 1987).

We found high variability in protein catabolism via plasma URIC concentration between partnership status and year, but the highest URIC values were measured in changed mates during 2019. URIC results measured in our study ($767 \mu\text{mol.L}^{-1}$ in average) are higher than reported values for other avian species: $178\text{-}595 \mu\text{mol.L}^{-1}$ (Campbell et Grant, 2010). Therefore, our study suggests that gannets breeding during unfavorable years increased protein catabolism. Studies of starvation in large birds (see Jenni-Eiermann et Jenni, 1998) have shown that URIC increases dramatically with, conversely, a rapid drop in TRIG and/or BHB levels, indicating that mobilization of protein concord with diminution of the reserves of stored fat. The extrinsic conditions affect breeding gannets and during unfavorable years, gannets of any partnership status are probably at the threshold of starvation. Furthermore, in unfavorable years, birds that changed their mates may possibly experience a more critical health condition, characterized by higher levels of nutritional stress and dehydration.

The plasma CK activity changes significantly between years and not between partnership status, which did not support our initial prediction (P3) where changed mates increase their muscle damage (expressed as increase in CK activity). This result again demonstrates that increased foraging effort related to unfavorable environmental conditions for reproduction is a determinant of physiological condition, more than increased effort associated with mate change. Indeed, the CK activity increased the most during years when the foraging distances traveled by gannets are greater. These results are consistent with the highest foraging effort associated with flight (Guglielmo *et al.*, 2001; Swanson et Thomas, 2007) and the highest protein catabolism in changed mates during unfavorable years.

4.6.2.2 Oxidative stress

Oxidative stress regulation has been proposed as a key physiological mechanism underlying life-history trade-offs in vertebrates (Costantini, 2017). However, long-lived bird species are known to produce less blood cell mitochondrial ROS than short-lived birds (Delhaye *et al.*, 2016) and to have normally low levels of reactive oxygen species in circulation (Xia et Møller, 2018). Long-lived birds should suffer less oxidative damage than short-lived birds and therefore, inter-individual differences are probably difficult to distinguish without considering intra-individual variability.

In a meta-analysis (with 82 species), (Costantini, 2017) found no differences between males and females in terms of oxidative damage when both sexes contribute to parental care, suggesting that equivalent workload (e.g., foraging flights, protection behavior, etc.) drives equivalent oxidative balance. Sex has not been included in any model calculated for TBARSt, but we found higher short-term plasma oxidative damage (higher TBARSt) in changed mates between incubation and chick-rearing periods. Thus, this increase is only greater during the year when environmental conditions were most unfavorable for gannet breeding (prediction P4 where changed mates increase their oxidative damage more than retained mates). The short-term increase in oxidative damage related to parental adjustment or parental compensation could however be partly offset by mechanisms of protection. Biomarkers that assess stress and oxidative stress in mid- or long-term perspective (such as biomarkers of DNA damage or telomere dynamics) should be used to investigate the long-term influence of increased parental effort promoted by changes in partnership status.

Plasma TAC levels were not influenced by partnership status (prediction P5 where changed mates decrease their antioxidant capacity). However, as shown above, gannets that changed their mate, increased their foraging effort during the worst unfavorable breeding conditions and then, the increased workload due to this energetic demand should have negatively affected the non-enzymatic antioxidant capacity of plasma. As demonstrated in an experimental study by Alonso-Alvarez *et al.* (2004), an augmentation in parental effort in zebra finches (from no breeding to six chicks rearing) contribute to decreasing plasma antioxidant capacity and thus, to increase potential oxidative stress. However, long-lived bird species, such as gannets, have higher levels of antioxidants to cope and live longer with many oxidative attacks caused through the life by aerobic metabolism (Falnes *et al.*, 2007; Galván *et al.*, 2012) (but see Cohen *et al.*, 2008). Antioxidants protect them against alteration of gene expression that ultimately leads to cellular senescence and cell death (Finkel et Holbrook, 2000). It has been shown that king penguins are naturally equipped to resist stress with an up-regulation in endogenous antioxidant defenses (glutathione antioxidant system) and a decrease in mitochondrial efficiency (Stier *et al.*, 2019).

4.7 Conclusion

The goal of this paper was to identify the potential physiological consequences of behavioral flexibility (as divorce and foraging effort) in relation to annual variation in breeding conditions (as food stochasticity). Our study enabled us to provide insights into the impacts of an individual's decision-making process as change mates on nutritional status and oxidative stress. At the breeding season temporal scale, our

findings indicate that birds that changed mates had to enhance their parental effort, specifically through increased foraging activities. Individuals with a new partner were affected by greater increases of lipid oxidative damage and higher mass loss during chick rearing period, and higher protein catabolism (supporting our first hypothesis). Moreover, the adverse effects of mate change on physiological condition are predominantly evident during unfavorable years, characterized by environmental conditions that result in food insecurity. The interannual variability in physiological biomarker suggests that regulation of nutritional status and antioxidant capacity may have a primary role to play in explaining the impact of parental effort on physiological condition. Most importantly, using annual breeding success as a proxy, our results show that the very high interannual environmental variability seems to be a major factor in explaining the long-term physiological condition of gannets.

4.8 Conflict of interest

The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

4.9 Ethics statement

The animal study was reviewed and approved by Animal Care Committee (ACC) of the Université du Québec à Rimouski and complied with the guidelines of the Canadian Council on Animal Care (CCAC).

4.10 Author contributions

DP: conceptualization (equal), data curation (lead), investigation (lead), formal analysis (lead), and writing-original draft (equal). PB: writing-review and editing (equal). FV: writing-review and editing (equal). MG: conceptualization (equal) and writing-original draft (equal). All authors contributed to the article and approved the submitted version.

4.11 Funding

Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) Discovery Grant (to MG) and Fonds de recherche du Québec Nature et Technologies (FRQNT) – Programme de recherche pour les chercheurs de collège (to DP), grant number: 193215. Alexander Graham Bell Canada Graduate Scholarship – Doctoral award (to DP). Grants from Environment and Climate Change Canada and from BOREAS-UQAR (to DP).

The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

4.12 Acknowledgments

Thanks for the extensive commitment of sampling, laboratory and analytical personnel involved in the Laboratoire d'ornithologie marine de Rimouski (LOMR) at Université du Québec à Rimouski (Yannick Seyer, Laurie Maynard, Sarah Wing, Isabeau Pratte, Mélanie Laflèche, Catherine Ayotte, Dévrig Bouillet, Félix Larochelle, Olivier Buteau, Gabrielle Thérout, Liette Régimbald, Sandrine Gingras, Jolanie Roy, Safouane Khamassi, Jeanne Bouchard, Selma Elfassi-Fihri, Marie-Anne Robitaille, Richard Gravel, Roxanne Turgeon, Camille Novalés, Laurence Gagnon, Marie-Eve Labonté Dupras, Catherine Destrempe, Fanny May Couture-Charron, Laury-Ann Dumoulin, Angéline Robichaud, Andra Florea), Cégep de Rimouski (Gabrielle Bouchard, Anne-Charlotte Lebel, Daisy Turcotte, Laura Turcotte, Catherine Gloutnez, Andréa Lévesque, Isabelle Demalsy, Alexia Tremblay, Emma Côté, Lydiane Parent, Sandrine St-Pierre-Lepage, Catherine Bouchard), CWS and DFO during all those years. We sincerely thank France Dufresne (UQAR) for having welcomed us in its laboratory for the sex determination analyzes and to Geneviève Côté and Jean-Michel Martin for helping us with sex determination. Thanks to Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé and its staff for transportation and supportive collaboration. Final thanks to Frédérique Paquin, France Dufresne and Felix Christen for helpful comments. The title is inspired by "Good Times Bad Times", the opening song of the first Led Zeppelin album released in 1969 describing the challenges and experiences that can arise in any relationship, whether it ultimately ends or continues.

4.13 Supplementary material

The Supplementary material for this article can be found online at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2023.1108293/full#supplementary-material> (**Table S1 - annexe E**: summary of results from linear mixed models computed with the 'lme4' package in R).

4.14 Data availability statement

The raw data supporting the conclusions of this article will be made available by the authors, without undue reservation.

CHAPITRE 5

Under pressure – Exploring partner changes, physiological responses and telomere dynamics in northern gannets across varying breeding seasons



Fou de Bassan en vol à proximité de la colonie du Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé
(crédit photo : Roxanne Turgeon).

Références de la publication :

Pelletier, David, Pierre Blier, François Vézina, France Dufresne, Frédérique Paquin, Felix Christen, and Magella Guillemette (*In revision*). "Under pressure – Exploring partner changes, physiological responses, and telomere dynamics in northern gannets across varying breeding seasons" *PeerJ*

5.1 Résumé

Contexte. La théorie des histoires de vie prédit des compromis entre la reproduction et la survie pour les espèces telles que le fou de Bassan (*Morus bassanus*). Pendant la reproduction, des conditions de recherche alimentaire exigeantes les amènent à étendre leur aire de recherche alimentaire et à diversifier leur régime, augmentant ainsi le risque d'échec de reproduction. Changer de partenaire peut améliorer le succès de la reproduction, mais entraîner plus de coûts physiologiques.

Méthodes. Pour étudier les coûts physiologiques de la reproduction lors des changements de partenaires, nous avons mesuré et comparé 21 biomarqueurs liés à la dynamique des télomères, au stress oxydant, à l'inflammation, à l'hématologie, à l'état nutritionnel et aux lésions musculaires. Nous avons utilisé une approche longitudinale avec les fous de Bassan ($n = 38$) sur trois années contrastées (2017, 2018 et 2019).

Résultats. Nos résultats suggèrent que les conditions annuelles de reproduction exercent une plus grande influence sur les changements physiologiques que le statut de partenariat. Les individus ayant changé de partenaire ont connu un stress à court terme plus important que ceux ayant conservé leur partenaire. Cette augmentation transitoire du stress était marquée par des augmentations à court terme des dommages lipidiques oxydants, une capacité antioxydante plus faible, des signes d'inflammation et une perte de poids plus importante. Dans des conditions favorables, ceux qui ont changé de partenaire ont stabilisé la longueur des télomères, diminué la capacité antioxydante, la concentration de glucose et les lésions musculaires, tout en augmentant la capacité de transport d'oxygène. À l'inverse, des conditions de reproduction défavorables ont conduit à une réduction de la longueur des télomères, à la stabilisation de la capacité antioxydante, à une susceptibilité moindre à l'inflammation, à une capacité de transport d'oxygène réduite et à une augmentation des lésions musculaires. Dans les cas où les fous de Bassan ont conservé leur partenaire, des changements physiologiques distincts ont été observés selon les conditions de l'année, mais la dynamique des télomères est restée constante dans les deux catégories de statut de partenariat. Durant l'année favorable, il y a eu une augmentation des acides gras insaturés et de la capacité de transport d'oxygène dans le sang, associée à une réduction du potentiel inflammatoire et du catabolisme des protéines. En revanche, pendant l'année défavorable chez les partenaires fidèles, nous avons observé une augmentation des dommages oxydants à l'ADN, de la capacité antioxydante, de la perte de poids, mais une diminution de la susceptibilité à l'inflammation comme observé chez ceux qui ont changés de partenaire.

Discussion. Notre étude montre que la flexibilité comportementale telle que le changement de partenaire peut aider les oiseaux marins à faire face aux défis de la rareté de la nourriture pendant la reproduction, mais ces stratégies d'adaptation peuvent avoir un impact négatif sur l'état physiologique au niveau individuel. De plus, la réduction marquée de la longueur des télomères observée dans des conditions difficiles, couplée à la stabilisation de la longueur des télomères dans des conditions favorables, souligne l'impact physiologique à long terme des conditions annuelles de reproduction sur les oiseaux marins. Ces résultats mettent en évidence l'effet sur leur survie et leur *fitness* (ou valeur adaptative), soulignant que l'influence des conditions annuelles de reproduction est plus grande que celle du statut de partenariat.

Mots-clés : stress, hématologie, inflammation, qualité individuelle, théorie des histoires de vie, statut nutritionnel, stress oxydant, coûts physiologiques de la reproduction, attrition des télomères

5.2 Abstract

Background. Life history theory predicts trade-offs between reproduction and survival in species like the northern gannet (*Morus bassanus*). During breeding, demanding foraging conditions lead them to expand foraging range and diversify diet, increasing reproductive failure risk. Changing partners may enhance breeding success but lead to more physiological costs.

Methods. To investigate the physiological costs of reproduction upon partner changes, we measured and compared 21 biomarkers related to telomere dynamics, oxidative stress, inflammation, hematology, nutritional status, and muscle damage. We used a longitudinal approach with gannets ($n = 38$) over three contrasting years (2017, 2018 and 2019).

Results. Our results suggest that annual breeding conditions exert a greater influence on physiological changes than partnership status. Individuals that changed partner experienced greater short-term stress than retained partners. This transient increase in stress was marked by short-term increases in oxidative lipid damage, lower antioxidant capacity, signs of inflammation, and greater weight loss. During favorable conditions, those that changed mates had stabilized telomere length, decreased antioxidant capacity, glucose concentration, and muscle damage, along with increased oxygen transport capacity. Conversely, unfavorable breeding conditions led to increased telomere attrition, stabilized antioxidant capacity, decreased inflammation susceptibility, diminished oxygen transport capacity, and increased muscle damage. In the cases where partners were retained, distinct physiological changes were observed depending on the year's conditions, yet the telomere dynamics remained consistent across both partnership status categories. During the favorable year, there was an increase in unsaturated fatty acids and oxygen transport capacity in the blood, coupled with a reduction in inflammation potential and protein catabolism. In contrast, during the unfavorable year in the retained mates, we observed an increase in oxidative DNA damage, antioxidant capacity, weight loss, but a decrease in inflammation susceptibility as observed in changed mates.

Discussion. Our study suggests that behavioral flexibility such as mate switching can help seabirds cope with the challenges of food scarcity during reproduction, but these coping strategies may have a negative impact on physiological status at the individual level. In addition, the marked reduction in telomere length observed during harsh conditions, coupled with the stabilization of telomere length in favorable conditions, highlights the long-term physiological impact of annual breeding conditions on seabirds. These findings underscore the effect on their potential survival and fitness, emphasizing that the influence of annual breeding conditions is greater than that of partnership status.

Keywords: stress, hematology, inflammation, individual quality, life history theory, nutritional status, oxidative stress, physiological costs of reproduction, telomere attrition

5.3 Introduction

According to life history theory, limited resources create energy allocation trade-offs between different components of fitness (Stearns, 1992). In times of food scarcity, increasing reproductive investment can hinder survival. One central question in life history theory is how these trade-offs occur at the organismal level (Stearns, 2000). Although the negative relationship between reproduction and future reproduction or lifespan, commonly referred to as the "cost of reproduction" (Williams, 1966), is well-established, the mechanistic link between the two remains a conundrum in the field (Flatt et Heyland, 2011). Understanding this trade-off from a physiological perspective is essential as it holds the key to unraveling the underlying processes that govern survival and reproductive strategies.

It is possible that such trade-offs occur because increased reproductive effort cause damage to the soma (growth) or suppress repair and maintenance mechanisms (Salmon *et al.*, 2001; Wang *et al.*, 2001). It has been suggested that oxidative stress, characterized by an imbalance between the production of reactive oxygen species (ROS) and the organism's antioxidant capacity to neutralize them, may be a primary mechanism in modulating short- and long-term life history trade-offs (Monaghan *et al.*, 2009). This imbalance leads to damage to lipids, proteins, or DNA (Halliwell et Gutteridge, 2015), and has been linked to effects such as tissue degradation caused by increased investment in reproductive-related activities (e.g., protection, feeding, etc.). Such changes may influence reproductive performance, growth patterns, senescence, and survival (Costantini, 2008; Costantini et Bonadonna, 2010; Metcalfe et Alonso-Alvarez, 2010; Williams, 2012; Costantini *et al.*, 2014; Montoya *et al.*, 2016; Lin *et al.*, 2022).

However, the relationship between parental effort and oxidative stress has been subject to debate and contrasting findings. While some studies have found evidence that high levels of parental effort induce oxidative stress (Norte *et al.*, 2010; Guindre-Parker et Rubenstein, 2018), others have reported no relationship (Beaulieu *et al.*, 2011; Wegmann *et al.*, 2015). These contrasting results extend beyond the types of physiological traits measured (but see Hegemann *et al.*, 2013; Fowler et Williams, 2017) and is further complicated by differing interpretations and hypotheses, including the oxidative shielding (Blount *et al.*, 2016) and hormesis hypotheses (Alonso-Alvarez *et al.*, 2017). These differing views contribute to an intricate and nuanced understanding of the cost of reproduction (Speakman et Garratt, 2014), particularly when considering the effects of oxidative stress across different species.

At the intraspecific level, most of the studies has been done with small short-lived passerines, that compromise oxidative defenses when faced with increased reproduction workload (Alonso-Alvarez *et al.*, 2004; Wiersma *et al.*, 2004). According to the evolutionary theory, long-lived seabirds should avoid long-

term impact of workload and oxidative stress on adult survival and therefore sacrifice current reproduction in prioritizing self-maintenance. They should therefore exhibit higher oxidative defenses, and suffer less from oxidative stress than short-lived species (Xia et Møller, 2018) in response to increased breeding effort. Indeed, long-lived birds have high levels of nonenzymatic antioxidants (Finkel et Holbrook, 2000; Falnes et al., 2007; Galván et al., 2012) (but see Cohen et al., 2008).

Long-lived seabirds also exhibit contrasting telomere dynamics when compared to small, short-lived passerines (Hausmann et al., 2003; Tricola et al., 2018). Telomeres, the protective envelopes at the chromosomes-ends (Blackburn, 1991), not only play a crucial role in cellular aging and lifespan (Lopez-Otin et al., 2013), but their attrition is considered as a biomarker of cumulative stress (Bateson, 2016) and an indirect reflection of individual quality (Angelier et al., 2019). Unlike small passerines that experience a rapid decline in telomere length over time as a consequence of the trade-off between reproduction and somatic maintenance (Monaghan, 2014), long-lived seabirds display decreasing, relatively stable or even increasing telomere lengths with age (Hausmann et al., 2003; Bauch et al., 2013). This intriguing pattern suggests a distinctive strategy employed by these seabirds to sustain cellular integrity and achieve longevity. For instance, Heidinger et al. (2012) observed an age-dependent increase in telomere length in the wandering albatross (*Diomedea exulans*), potentially attributed to elevated investment in self-maintenance and enhanced resistance to oxidative stress. The divergent telomere dynamics observed in long-lived seabirds underscore the intricate interplay of lifespan and reproductive strategies across species.

Divorce has rarely been considered in studies based on life history theory but starting a relationship with a new partner in a long-lived species with biparental care presents its own set of challenges and potential costs (Black, 1996), such as costs for searching for a new mate, fighting rivals, changing for a poorer mate, and costs related to an initial inefficiency in reproduction with a new mate. We recently showed that individual northern gannets (*Morus bassanus*, hereafter “gannets”) that switch partners must increase their parental effort by increasing their feeding effort during unfavorable reproductive years, when individuals are under nutritional stress (Pelletier et al., 2023). These consequences may increase physiological stress, particularly if an individual of an obligate biparental care species must compensate for decreased parental effort by their partner (Houston et al., 2005). However, little is known about the costs and physiological impacts of these partner changes.

Thus, to delineate the relationship between reproductive investment (as partnership change) and physiological costs of reproduction, we measured and compared 21 physiological biomarkers between gannets that stayed with previous mates and others that changed. We used longitudinal tests (for

intraindividual comparison) with data recorded in gannets during three subsequent and highly contrasted years in terms of population breeding success and diet. We evaluated partnership status with a long-term ringing monitoring program. We sampled blood during incubation and chick-rearing periods to measure biomarkers of physiological condition: telomere dynamics (relative telomere length, telomere rate of change in red blood cells), oxidative damage (thiobarbituric acid reactive substances, 8-hydroxy-2'-deoxyguanosine), antioxidant capacity, oxidative susceptibility (with fatty acid profiles and peroxidation index), inflammation (inflammation susceptibility with $\omega 6/\omega 3$ ratio and inflammation consequence with plasma albumin and globulin concentration), hematological indicator of stress (heterophils/lymphocytes ratio), oxygen transport capacity (hematocrit), body mass, nutritional status (plasma concentration in glucose, triglycerides, beta-hydroxybutyrate, total protein, uric acid), and muscle damage (creatine kinase activity)..

Our paper aimed to assess the relationship between partnership status and stress across years with contrasted breeding conditions and improve our understanding of the intrinsic mechanisms implied in the trade-off process between reproduction and survival. We hypothesized that behavioral flexibility, expressed as mate change, represent an important cost and challenges the physiological status of adults. Secondly, we hypothesized that breeding conditions modulate the physiological cost of mate change. Therefore, we predict that individuals that change partners will have higher rate of telomere attrition, higher levels of stress, increased oxidative damage, decreased plasma total antioxidant capacity, increased oxidative damage susceptibility, more inflammation, decreased oxygen-carrying capacity, increased weight loss, higher nutritional stress, and increased muscle damage.

5.4 Material and methods

5.4.1 Study site and species

We conducted fieldwork on Bonaventure Island (48°30' N, 64°09' W) located in the Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé in the Gulf of St. Lawrence (Québec, Canada), the largest gannet colony in Canada, where a long-term study started in 2008. This colony was monitored annually from 2008 to 2019 for partnership status and breeding success. Gannets in this population are known to exhibit a highly variable divorce rate ($22 \pm 3\%$, range: 13–46%), which is influenced by the previous year's breeding success. During the same period, breeding success remained low and variable, ranging from 3% to 60%, with an average of $32 \pm 5\%$ (Pelletier et Guillemette, 2022).

5.4.2 Fieldwork

Between 2017 and 2019, we captured gannets once or twice during the breeding season (incubation and chick rearing periods) using a noose pole. We recorded the body mass (BM) of the birds, and when two BM measurements were taken over the season, we calculated the body mass variation (BMvar, averaging 27 ± 7 days between two measures). All bird capture and handling methods were approved by the Animal Care Committee (ACC) of the Université du Québec à Rimouski and complied with the guidelines of the Canadian Council on Animal Care (CCAC; CPA-49-12-102, CPA-65-16-177). We marked each bird with a U.S. Fish and Wildlife Service steel ring with an alphanumeric code and colored plastic band (permit numbers SC25, RE-27, 10704) with approval from Société des établissements de plein air du Québec (permit numbers PNIBRP-2008-001 to PNIBRP-2019-001). We identified established partnerships in the set of monitored nests as previously described (Pelletier et Guillemette, 2022; Pelletier *et al.*, 2023).

We plucked breast feathers (for sex determination) and we took blood samples (less than 5 ml, approx. 0.16% volume/weight) as described in Pelletier *et al.* (2023). In the field, blood samples were divided in two tubes, one for blood smears and hematocrit preparation, and another one was centrifuged (5 min; $1700 \times g$). Two capillary tubes were centrifuged during 5 min at $1300 \times g$ for hematocrit reading. Two or three blood smears were prepared in the field using the two-slide wedge technique, fixed 2 min in absolute methanol and air dried prior to storage (Clark *et al.*, 2009). From the centrifuged tube, plasma and blood cells phases were divided in cryotubes and were stored immediately in liquid nitrogen ($-196 \text{ }^\circ\text{C}$), and subsequently (after 6-7 days) in a $-80 \text{ }^\circ\text{C}$ freezer until biomarkers analyses. The birds were immediately released near their nesting site after blood sampling. Handling time was kept to a maximum of 15 min and the blood sample was taken within the first 5 min. None of the birds displayed any immediate harmful effects.

5.4.3 Telomere length

Red blood cells were centrifuged from blood samples and stored previously at $-80 \text{ }^\circ\text{C}$. DNA was extracted with DNeasy Blood and Tissue kit (QIAGEN, Hilden, Germany). Agarose gel electrophoresis was used to determine the integrity of genomic DNA samples and DNA was checked using the ratio of absorbance (A_{260}/A_{280}) on a NanoDrop 2000 (Thermo Scientific). The telomere length assay was adapted from the published original protocol (Cawthon, 2002), from the modified protocol for birds (Crisuolo *et al.*, 2009), and from the qPCR protocol developed for the Roche LightCycler 480 (LC480) (Jodczyk *et al.*, 2015). This approach allows for the relative quantification of the mean telomere length in blood cells by assessing the

quantity of telomere repeats (T) within a sample of genomic DNA, in relation to the amount of a single copy reference gene (S). This relationship is then expressed as a T/S ratio. For the telomeric DNA and the single copy reference gene, qPCR was conducted in duplicate and in isolated reactions using the LC480. Care was taken to ensure that the T and S reactions for each individual sample maintained the same relative position within the 96-well plate format. Primers for the telomere PCR were telg (5'-ACACTAAGGTTTGGGTTTGGGTTTGGGTTTGGGTTAGTGT-3') and telc (5'-TGTTAGGTATCCCTATCCCTATCCCTATCCCTATCCCTAACA-3') (Cawthon, 2009). Primers for the single copy reference gene GAPDH (glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase) (Atema *et al.*, 2013) were GAPDH-F_{sula3} (5'-CCTGTTTCATCACTGCCAGGT-3') and GAPDH-R_{sula3} (5'-AGCATCCCATACACCCTCCA-3'). The GAPDH primers were designed by Primer Premier 5.0 (Premier Biosoft International, USA). Amplicon lengths were 160 bp, the GC content was 55%, and the melting temperature was between 61.13 °C and 62.63 °C. We compared the primer sequences to known gene databases at NCBI, using the BLAST option. BLAST of the 2 primers, primer F and primer R identified GAPDH gene of *Sula nebouxi* (blue-footed booby) with E-value of 0.33 or less. All the primers were synthesized and purified by Sigma Life Science (Ontario, Canada). We performed qPCR for both GAPDH and telomeres using 20 ng of DNA per reaction (Crisciolo *et al.*, 2009; Jodczyk *et al.*, 2015). The telomere primers telc/telg were used at a concentration of 300 nM and primers GAPDH-F_{sula3}/GAPDH-R_{sula3} at 900 nM for a final volume of 20 µl containing 10 µl of LightCycler® 480 SYBR Green I qPCR Master Mix.

The thermal cycling profile for the telomere PCR consisted of the following steps: 95 °C for 12 min followed by 40 cycles (3-step) of 95 °C for 10 s, 62 °C for 10 s and 72 °C for 5 s. GAPDH PCR started with 12 min at 95 °C followed by 40 cycles (3-step) of 95 °C for 10 s, 58 °C for 10 s and 72 °C for 6 s. Melt curve analysis was performed at the end of each run to verify the specificity of PCR amplification products. Each 96-well plates included serial dilutions (with 80 ng, 20 ng, 5 ng, 1.25 ng and 0,3 ng of DNA per well), run in triplicate, of DNA from the same reference bird (the internal calibrator), which was used to generate a reference curve to control for the amplifying efficiency of the qPCR and to calibrate the threshold Ct. Mean values per plate were used to calculate relative T/S ratios of target individual relative to the reference individual using the formula $2^{-\Delta\Delta C_t}$, where $[2^{C_t(\text{telomeres})} / 2^{C_t(\text{GAPDH})}]^{-1}$. T/S ratios were used to estimate the average relative telomere length (TL) and $TL_{\text{year1}} - TL_{\text{year0}}$ for the annual telomere rate of change (TROC). Efficiencies of qPCR reactions were between 96-113% for the five telomeres plates (T plates) and between 98-107% for the five GAPDH plates (S plates). Mean intraplate coefficient of variation was $0.5 \pm 0.7 \%$ for the Ct values of GAPDH assays and $0.9 \pm 0.7 \%$ for the Ct values of telomere assays, and interplate coefficient of variation was 3.8% (T plates) and 2.2% (S plates) for ΔC_t values of the reference sample.

Intraclass correlation coefficient for intra- and inter- runs (ICC; based on 2 samples repeated over the 96-well plates) were 0.975 and 0,929 for the five T plates, and 0.968 and 0,910 for the five S plates, respectively (Eisenberg, 2016) (Verhulst *et al.*, 2016).

5.4.4 Oxidative stress and inflammation

We measured two biomarkers commonly used of oxidative damage (thiobarbituric acid reactive substances [TBARS] and 8-hydroxy-2'-deoxyguanosine [OHdG]), one biomarker of total antioxidant capacity (TAC) in plasma, two biomarkers of peroxidation susceptibility (peroxidation index of plasma [PI_p] and blood cells [PI_c]) and three biomarkers of inflammation susceptibility (ω 6/ ω 3 ratio in plasma and blood cells, and plasma globulins [GLOB] concentration, see next subsection). The method for measuring TBARS and TAC in gannets has been described elsewhere in depth (Pelletier *et al.*, 2023). We corrected TBARS for triglycerides concentration in plasma (TBARSt) (Perez-Rodriguez *et al.*, 2015).

Oxidative DNA damage was assessed by measuring the amount of OHdG in plasma, using commercial kits (DNA/RNA oxidative damage ELISA Kit; Cayman Chemical, USA). We used kit instructions for measurement of OHdG in plasma (in triplicate) with a dilution of 1:50 (10 μ L of plasma into 490 μ L of ELISA buffer). The 96-well plates were read in EnVision Multimode Microplate Reader at a wavelength of 412 nm. Mean \pm SD intraplate coefficient of variation was $4.2 \pm 3.9\%$ and interplate coefficient of variation was 5.0%.

PI_p and PI_c were determined for plasma and blood cells . Fatty acid (FA) transmethylation protocol was adapted from Lepage et Roy (1984) and Ekström *et al.* (2017) for plasma and blood cells. We performed trans-methylation of 50 μ L of plasma (or blood cells) with 500 μ L of toluene, 3 ml of a 12% sulfuric acid (H₂SO₄) methanol solution directly in test vials, at 90 °C in a dry bath for 1 h. Vials were vortexed before the dry bath, after 30 min and at the end of the procedure and were subsequently cooled at room temperature. At the end, we added 3 ml of nano water and 500 μ L of hexane (for the fatty acids methyl ester (FAME) extraction), followed by centrifugation (3000 *g*) for 10 min at room temperature. We collected the supernatant, containing FAME in toluene-hexane, in a test tube. Using gas chromatography (Trace Ultra 100, Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA) equipped with a 60 m \times 0.25 mm i.d. capillary column (DB-23, Agilent Technologies Canada, Mississauga, ON, Canada), we separated and quantified the FAMEs. We utilized helium as the carrier gas, maintaining a constant pressure of 230 kPa, and set the vaporization temperature at 230 °C with a split injection of 100 ml·min⁻¹. The programming began at 50 °C, then rose to 140 °C at a heating rate of 25 °C·min⁻¹, followed by an increase to 195 °C at a

heating rate of 3 °C·min⁻¹, and finally increased at a rate of 4 °C·min⁻¹ up until 225 °C, which we maintained for 5 minutes. We identified the individual methyl esters by comparing them with known standards (Supelco 37 Component FAME mix). The proportion of each FA was calculated by dividing each peak area with the sum of all FA peak areas in each individual. Proportions of ω6 and ω3 fatty acids were cumulated to evaluate inflammation susceptibility in plasma and blood cells. PI, was calculated with cumulated percentages of unsaturated fatty acids per categories according to (Hulbert et al. 2007) (values without units) :

$$PI = \frac{\sum[(0.025 \times \%monoenoics)(1 \times \%dienoics)(2 \times \%trienoics)(4 \times \%tetraenoics)(6 \times \%pentaenoics)(8 \times \%hexaenoics)]}{\sum[\%monoenoics + \%dienoics + \%trienoics + \%tetraenoics + \%pentaenoics + \%hexaenoics]}$$

where % monoenoics = cumulated percentage of monounsaturated fatty acids (MUFA, with one double bond) and % dienoics, trienoics, tetraenoics, pentaenoics, hexaenoics are cumulated percentages of PUFA with two, three, four or six double bonds, respectively.

5.4.5 Hematological biomarkers

The fixed and dried blood smears were stained during the weeks following blood sampling using a Wright-Giemsa modified staining protocol (Woronzoff-Dashkoff, 2002). Blood smears were examined by only one observer with a compound microscope at 400 and 1000 x magnification. Leukocytes were identified as heterophils (H), lymphocytes (L), eosinophils, monocytes, or basophils (Campbell, 2015). At least 100 white blood cells were counted per slide in duplicates or triplicates. We calculated HL ratios as a hematological index of stress (Davis *et al.*, 2008). This ratio has been shown to scale positively with plasma levels of corticosterone, the primary vertebrate stress hormone (Gross et Siegel, 1983; Ots et Horak, 1996; Vleck *et al.*, 2000; Davis *et al.*, 2008). Means ± SD intraindividual coefficient of variation for H count, L count and HL ratio was 6.3 ± 4.9%, 9.0 ± 7.0% and 12.3 ± 8.9%, respectively. Hematocrit (HCT) was determined in the field (in duplicates) after centrifugation. HCT was divided by plasma total protein concentration to remove the effect of hemoconcentration when there is dehydration (possibly caused by elevated temperatures at colony) and subsequent artificial increase in HCT. Mean ± SD intraindividual coefficient of variation was 0.4 ± 0.9%.

5.4.6 Nutritional status and muscle damage

We evaluated nutritional status (fasting/starvation levels) by measuring glucose (GLU), triglycerides (TRIG), uric acid (URIC), total protein (TP), albumin (ALB), and globulins (GLOB) concentrations in plasma

and ALB/GLOB ratio (A/G) with IDEXX Catalyst Dx™. In addition, the study of variations in ALB, GLOB and A/G ratios is also important for health evaluation in birds. For example, a decrease in the A/G ratio may indicate malnutrition, inflammatory conditions, immune response or liver dysfunction, while a decrease may indicate dehydration or immunodeficiency (Lumeij, 2008). We assessed muscle damage by determining creatine kinase (CK) activity in plasma using the same device. Using a commercial colorimetric assay kit (Beta-Hydroxybutyrate [Ketone Body] Colorimetric Assay Kit, Cayman Chemical Assay, USA) and an EnVision Multimode Microplate Reader (with readings at 450 nm), we also measured beta-hydroxybutyrate (BHB), a ketone body. This serves as a marker of fatty acid catabolism during fasting (Vleck et Vleck, 2002). Pelletier *et al.* (2023) detailed these methods.

5.4.7 Data analysis

5.4.7.1 Partnership status

We used the same dataset of partnership status of Pelletier et Guillemette (2022). We determined three categories for partnership status: retained mates, divorced mates, and lost mates. However, for our investigation, we utilized only two categories: "retained mates" and "changed mates." In the "changed mates" category, we combined lost and divorced mates, primarily because of the low number of lost mates and our interest in initially exploring the effects of parental effort and stress following mating with a new partner.

5.4.7.2 Statistical analysis

We conducted all statistical analyses using the statistical software R 4.0.3 (R Core Team, 2020) and we made plots with 'ggplot2' package (Wickham, 2016).

We computed longitudinal tests using the same group over time (intraindividual comparison) and the annual difference for each predictor was used as response variable. We analyzed the effect of these predictors (categorical, fixed factors): partnership status (changed versus retained mates), annual environmental condition for breeding (indicated by the predictor "year"), breeding stage (incubation [or empty nest] and chick rearing)), and sex on various continuous response variables (biomarkers) using multiple univariate linear mixed models. We used the function "lmer" in the package 'lme4' to run mixed-effects models (Bates *et al.*, 2015) and we also log-transformed and standardized (z-scored) continuous response variables to meet statistical test assumptions and improve comparability with other studies (Verhulst, 2020). We checked for outliers with the 'rosnerTest' function in the 'EnvStats' package (Millard,

2013). We systematically tested each biomarker for the effect of julian date and body mass, and if the relationship was significant, we used the residuals. Thus, we extracted and used residuals to remove the effect of julian date for BM and BMvar, considering the effect of decreasing BM during breeding season (Hillstrom, 1995; Merila et Wiggins, 1997; Gebhardt - Henrich *et al.*, 1998). Also, we removed the effect of BM on TRIG. Then, for each response variable, we built 64 candidate models with the function “dredge” in the package “MuMIn” (Barton, 2009): a null model (only with bird ID as a random factor) and models including partnership status, year, breeding stage, sex and interactions with this global model call: biomarker ~ (1 | ID) + Partnership status × Year + Partnership status × Breeding stage + Sex. We added URIC as covariate in models for TAC, knowing that they might be correlated (Cohen *et al.*, 2007; Costantini, 2011). We calculated an Akaike information criterion value corrected for small sample (AICc) (Burnham et Anderson, 2002), and we chose the most parsimonious model including partnership status (first objective of the study) with the lowest AICc. Model including partnership status with unreasonable $\Delta AICc$ (> 2.5) were excluded (see **Table S1** in Supplementary Material). We used a likelihood ratio test (using the Chi square distribution) of the best model compared to a null model to determine if set of predictors retained in the best model were explaining variation of each dependent variable. Considering the large number of univariate statistical tests, we controlled type I errors using the false discovery rate control based on the Benjamini-Hochberg procedure applied to the p -values of the selected models (Benjamini et Hochberg, 1995). Estimated marginal means of annual differences in biomarkers were considered significant when their confidence intervals did not include zero (= average of log-transformed data) and when the p value calculated by the “summ” function (“jtools” package, Long, 2020) was < 0.05 (**Table S2**). With this function, models were fitted using the restricted maximum likelihood (REML) approach and p values were derived using the Satterthwaite approximations. Normality of residuals and homogeneity of variances was confirmed visually for all models. Since the sub-samples were unbalanced between the categories of predictors used in the models, we conducted post hoc tests with the Tukey method for comparing groups of estimates with estimated marginal means using the function “emmeans” (“emmeans” package, Lenth, 2020). We also computed the effect size in **Table S2** by calculating Cohen’s d (Cohen, 1988) and using these categories: $d = 0.1$ for very small effect size, $d = 0.2$ for small effect size, $d = 0.5$ for medium effect size, $d = 0.8$ for large effect size, $d = 1.2$ for very large effect size, and $d = 2.0$ for huge effect size (Sawilowsky, 2009).

As described in (Pelletier *et al.*, 2023), we used gannets’ breeding success as proxy of annual environmental conditions where high breeding success was related to abundance and availability of their main prey (mackerel, herring, and capelin). Then, we qualified 2018 as a “good or favorable year”

(breeding success: 60%), 2019 as “bad or unfavorable year” (breeding success: 13%), and 2017 as a “medium or intermediate year” (breeding success: 41%). It should be noted that the breeding success recorded in 2018 was the best recorded since monitoring began in 2008, and that the 2019 success was the second-worst recorded.

All values are reported as mean \pm standard error of the mean (SEM) in the text and mean \pm 95% confidence intervals (CI) in the figures.

5.5 Results

Thirty-eight northern gannets (17 females and 21 males) were studied for two (25) or three years (13) between 2017, 2018 and 2019 to evaluate the influence of partnership status and annual breeding conditions on 21 attributes of telomere length, oxidative stress, inflammation susceptibility, hematology, body mass, nutritional status, and muscle damage and (see **Tables S1 – annexe F and S2 – annexe G** for the summary of the linear mixed models used and **Table S3 – annexe H** for the detailed results). Partnership status varied between years: 12% (2/17) changed their partner in 2017, 18% (7/38) in 2018, and 43% (15/35) in 2019.

The longitudinal analyses showed that the predictor "year" influenced 16 biomarkers (TL, TROC, OHdG, TAC, w6w3_c, HCT/TP, BMvar, GLU, BHB, TP, ALB, GLOB, A/G, URIC, CK), “breeding stage” influenced six biomarkers (TROC, TBARSt, HCT/TP, BM, GLU, BHB), and "partnership status" influenced five biomarkers (TBARSt, TAC, BMvar, TP, GLOB) (see **Figure 5.1** and **Tables S2 – annexe G**).

5.5.1 Telomere length

TL did not vary with partnership status ($F_{1,76} = 0.62$, $p = 0.62$), but varied with year ($F_{2,67} = 20.75$, $p < 0.0001$). TL was similar in 2017 and 2018 ($t_{67} = -1.80$, $p = 0.18$), but TL was 137% higher in 2017 ($t_{69} = 3.29$, $p = 0.004$) and 279% higher in 2018 compared to 2019 ($t_{52} = 6.42$, $p < 0.0001$). The annual TROC was associated with breeding stage, partnership status and year ($\chi^2 = 4.23$, $df = 1$, $p = 0.04$), but varied only with year ($t_{12} = -6.69$, $p < 0.0001$) and breeding stage ($t_{34} = 2.06$, $p = 0.047$). TROC was lower during the unfavorable year, with a huge effect size (Cohen's $d = -3.86$) and was 126% higher (lower reduction in TL) during the incubation period compared to the chick-rearing period. Consequently, during a favorable year, gannets preserved their telomere length on average (**Figure 5.2a**). Based on the biomarkers highlighted in the longitudinal analyses (**Figure 5.1**), we explored relationships between each biomarker and the TROC using

a nonparametric Spearman's rank correlation coefficient to detect trends. Our results revealed two weak correlations between OHdG and TROC (**Figure 5.2b**, Spearman's $\rho = -0.422$, $p = 0.002$) and between HL ratio and TROC (**Figure 2c**, Spearman's $\rho = -0.466$, $p < 0.001$). These correlations indicate that individuals that show greater telomere reduction are also those with greater oxidative DNA damage and a higher HL ratio in the second year of measurement in longitudinal monitoring.

5.5.2 Oxidative stress and inflammation

The annual difference in TBARSt was 60% lower in retained mates ($p = 0.047$) than changed mates (**Figure 5.1**) and 88% lower during the incubation period than the chick rearing period ($p = 0.01$, **Figure 5.3a**). The difference in OHdG concentration between subsequent years was not affected by partnership status ($t_{37} = 0.72$, $p = 0.48$), but varied according to years ($t_{37} = 2.04$, $p = 0.049$) with higher differences between 2018 and 2019 in retained mates (**Figure 5.1**, mean \pm 95% CI did not include zero, lower 95% CI = 0.257). The annual difference in TAC in plasma varied with partnership status ($t_{35} = 2.48$, $p = 0.02$), year ($t_{35} = 3.92$, $p = 0.0004$) and URIC difference ($t_{35} = 2.87$, $p = 0.007$). Retained mates exhibited 151% higher TAC than changed mates, and TAC increased more in bad year (2018 to 2019, 390% more, with a very large effect size, Cohen's $d = 1.32$). TAC difference was negative in 2018 compared to 2017 for all individuals (**Figure 5.1**), but only retained mates increased TAC in 2019 (zero not included in 95% CI, lower 95% CI = 0.060).

The annual difference in $\omega 6/\omega 3$ fatty acids ratio in plasma ($\omega 6/\omega 3_p$) was best explained by the null model (no model including partnership status was selected, because none was different from the null model ($p > 0.05$) and no model including partnership status had reasonable AICc value around 2 or less). Moreover, the annual difference in PI_p did not vary according to partnership status ($t_{11} = 0.64$, $p = 0.53$) and year ($t_{11} = -1.19$, $p = 0.26$). With the blood cells, the annual difference in $\omega 6/\omega 3_c$ did not vary with partnership status ($t_{36} = 0.84$, $p = 0.41$) but varied with year ($t_{36} = -3.24$, $p = 0.003$, **Figure 5.1**). The $\omega 6/\omega 3_c$ difference was 70% lower in 2018-2019 than 2017-2018, with a large effect size (Cohen's $d = -1.08$). No model including the dependent variables was selected for PI_c , because none was different from the null model ($p > 0.05$) and no model including partnership status and year had reasonable AICc value (around 2 or less).

5.5.3 Body mass

There was a trend for 60% higher annual difference in BM for retained mates ($t_{47} = 1.89$, $p = 0.06$) but all means \pm 95% CI included zero, suggesting that annual individual difference in BM was not influenced by

environmental conditions (**Figure 5.1**), but BM was 115% higher during incubation than during chick-rearing (**Figure 3b**). Annual difference in BMvar was 106% higher in retained mates ($t_9 = 3.92, p = 0.004$) and BMvar was 231% higher during bad years (2019) compared to a good year (2018) ($t_7 = 6.87, p < 0.001$, with a huge effect size, Cohen's $d = 5.20$).

5.5.4 Hematology

The annual difference in HL ratio did not vary with partnership status ($t_{46} = 0.28, p = 0.78$), but varied with year ($t_{46} = 5.46, p = 0.02$). There was a trend for a decrease in HL ratio between 2017 and 2018 and a trend for an increase between 2018 and 2019, but 95% CI included zero in both years (**Figure 5.1**). The annual differences in HCT/TP were 77% lower in bad year (2019) compared to increase in a good year (2018) ($t_{42} = -3.45, p = 0.001$). Differences in HCT/TP tended to be lower in changed mates ($t_{42} = 1.82, p = 0.08$). HCT/TP increased during the favorable year for retained mates and decreased for changed mates during the most unfavorable year (**Figure 5.1**).

5.5.5 Nutritional status and muscle damage

The annual difference in GLU concentration in plasma did not vary with partnership status ($t_{43} = -1.19, p = 0.24$) but varied with breeding stage ($t_{43} = 2.04, p = 0.047$) and year ($t_{43} = 3.34, p = 0.002$). GLU difference increase more (+180%) during incubation compared to chick rearing period and was 341% higher in 2018-2019 than 2017-2018 (**Figure 5.1**). During favorable years, both partnership status decreased GLU concentration in plasma (zero not included in 95% CI).

The annual difference in TRIG concentration in plasma did not vary with partnership status ($t_{43} = -1.18, p = 0.25$) but varied with breeding stage ($t_{43} = 2.25, p = 0.03$). TRIG difference was 154% higher during incubation than during chick-rearing (**Figure 5.3c**).

No model including the partnership status was selected for the annual difference in BHB concentration in plasma, since none including this parameter had reasonable AICc (around 2 and less). The best model included breeding stage and year ($\chi^2 = 4.03, df = 1, p = 0.04$). BHB difference varied with year ($t_{15} = -2.16, p = 0.047$) and breeding stage ($t_{32} = 2.13, p = 0.04$). BHB difference was 52% lower during unfavorable year and 165% during the incubation period.

The annual difference in TP concentration in plasma varied with partnership status ($t_{42} = -2.18, p = 0.03$), with year ($t_{42} = 3.21, p = 0.002$) but did not vary with breeding stage ($t_{42} = 1.86, p = 0.07$). TP

decreased in retained mates only during favorable years (**Figure 5.1**) and increased during the unfavorable year in changed mates (with large effect size: Cohen's $d = 0.99$). The annual difference in ALB concentration in plasma did not vary with partnership status ($t_{43} = -1.63, p = 0.11$) but varied with year ($t_{43} = 2.22, p = 0.03$) with higher difference between 2018 and 2019 where both, retained and changed mates, increased ALB during bad year (**Figure 5.1**). The annual difference in plasma GLOB concentration varied with partnership status ($t_{42} = -2.10, p = 0.04$), and year ($t_{42} = 3.20, p = 0.003$), and there was a trend with breeding stage ($t_{42} = 1.91, p = 0.06$). In the favorable year, GLOB decreased for retained mates and in the unfavorable year, GLOB increased for changed mates. The annual difference in A/G ratio did not vary with partnership status ($t_{43} = 1.35, p = 0.18$) but varied with year ($t_{43} = -2.90, p = 0.01$). In the favorable year, A/G ratio increased for retained mates and in the unfavorable year, A/G ratio decreased for changed mates.

The annual difference in URIC concentration in plasma did not vary with partnership status ($t_{43} = -0.39, p = 0.70$) but it varied with year ($t_{43} = 3.48, p = 0.001$). URIC decreased during the favorable year and increased during the unfavorable year (with a large effect size, Cohen's $d = 1.06$, **Figure 5.1**).

The annual difference in CK activity in plasma did not vary with partnership status ($t_{43} = -1.27, p = 0.21$) but it varied with year ($t_{43} = 4.36, p = 0.0001$). In 2018, both partnership status decreased CK, but in 2019, only changed mates showed an increase in CK.

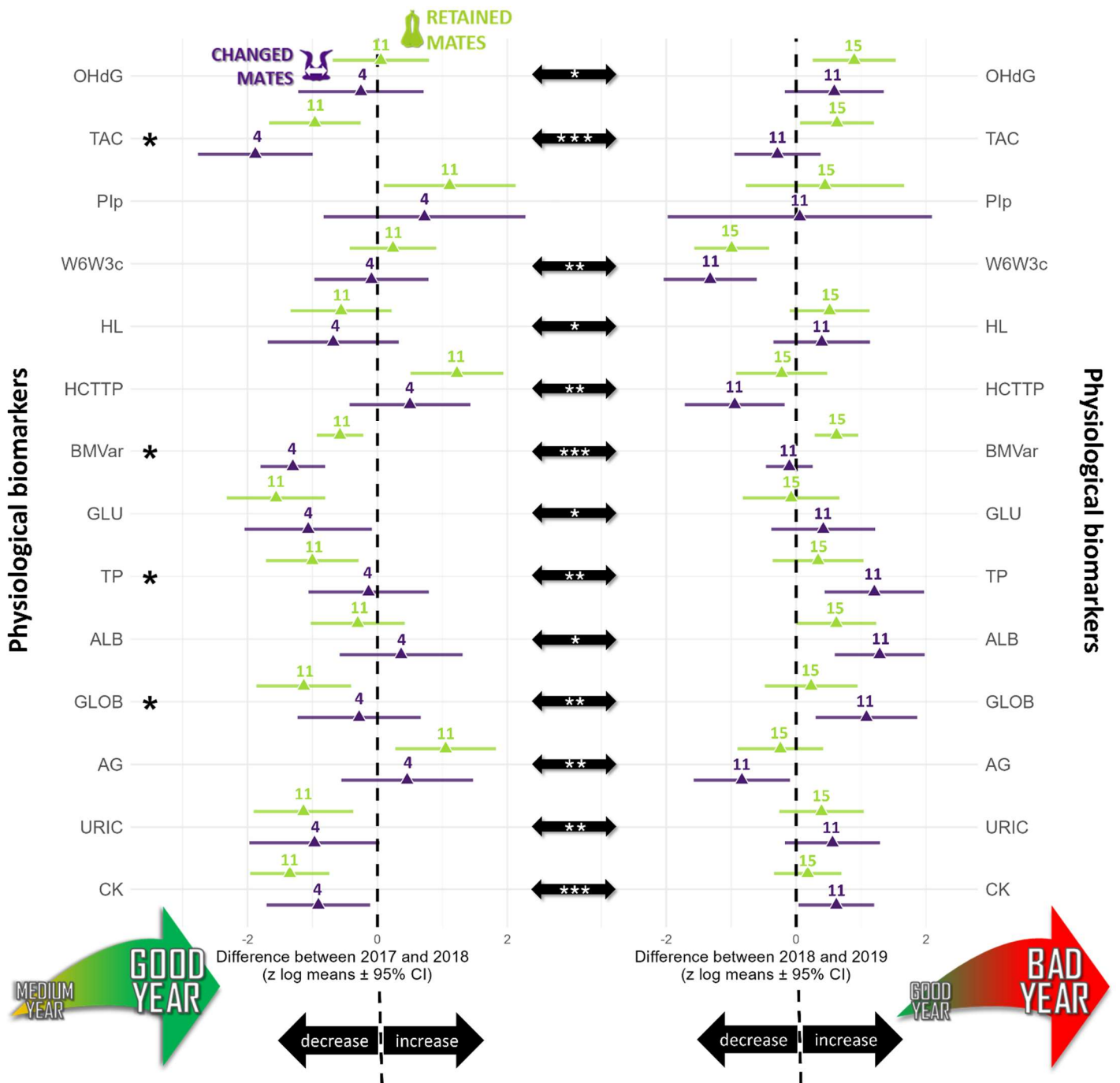


Figure 5-1 Summary of the longitudinal tests computed for annual differences calculated for each physiological biomarker studied (log-transformed and standardized) in northern gannets ($n = 38$). This figure shows three types of comparisons: 1) the difference between partnership status (retained mates: green symbols; changed mates: purple symbols), 2) the annual differences between 2017–2018 (left column) and 2018–2019 (right column), and 3) the differences between annual differences. The aste-

risks on the left highlight physiological biomarkers for which there are significant differences between partnership status ($p < 0.05$). The center black arrows show significant differences between years. All possible submodels were derived from four predictors and two interactions as fixed factors and bird ID as random factor. Model selection was based on this criterion: the most parsimonious model including partnership status, with the lowest Akaike information criterion for small samples ($AICc < 2$). Likelihood ratio test (using the Chi square distribution) of the best model were also used to compare the best model to a null model. Computation of p values was based on t-test calculation using Satterthwaite approximation for the degrees of freedom. TRIG is illustrated in the summary, but “year” was not included in the most parsimonious model and we repeated the same means \pm 95% CI for 2017–2018 and 2018–2019 differences. **LEGEND:** BM, body mass; BMvar: body mass variation during the breeding season; HL, heterophils:lymphocytes ratio; HCT/TP, hematocrit divided by plasma total protein concentration; TBARSt, plasma thiobarbituric acid reactive substances divided by plasma triglycerides concentration; OHdG, plasma 8-hydroxy-2'-deoxyguanosine concentration; TAC, total antioxidant capacity of plasma; ω_6/ω_3_c , omega-6/omega-3 ratio in blood cells; ω_6/ω_3_p , omega-6/omega-3 ratio in plasma; Pi_c , peroxidation index in blood cells; Pi_p , peroxidation index in plasma; GLU, plasma glucose concentration; TRIG, plasma triglycerides concentration; BHB, plasma beta-hydroxybutyrate concentration; TP, plasma total protein concentration; ALB, plasma albumin concentration; GLOB, plasma globulin concentration; A/G, albumin/globulin ratio in plasma; URIC, plasma uric acid concentration; CK, plasma creatine kinase activity; *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$).

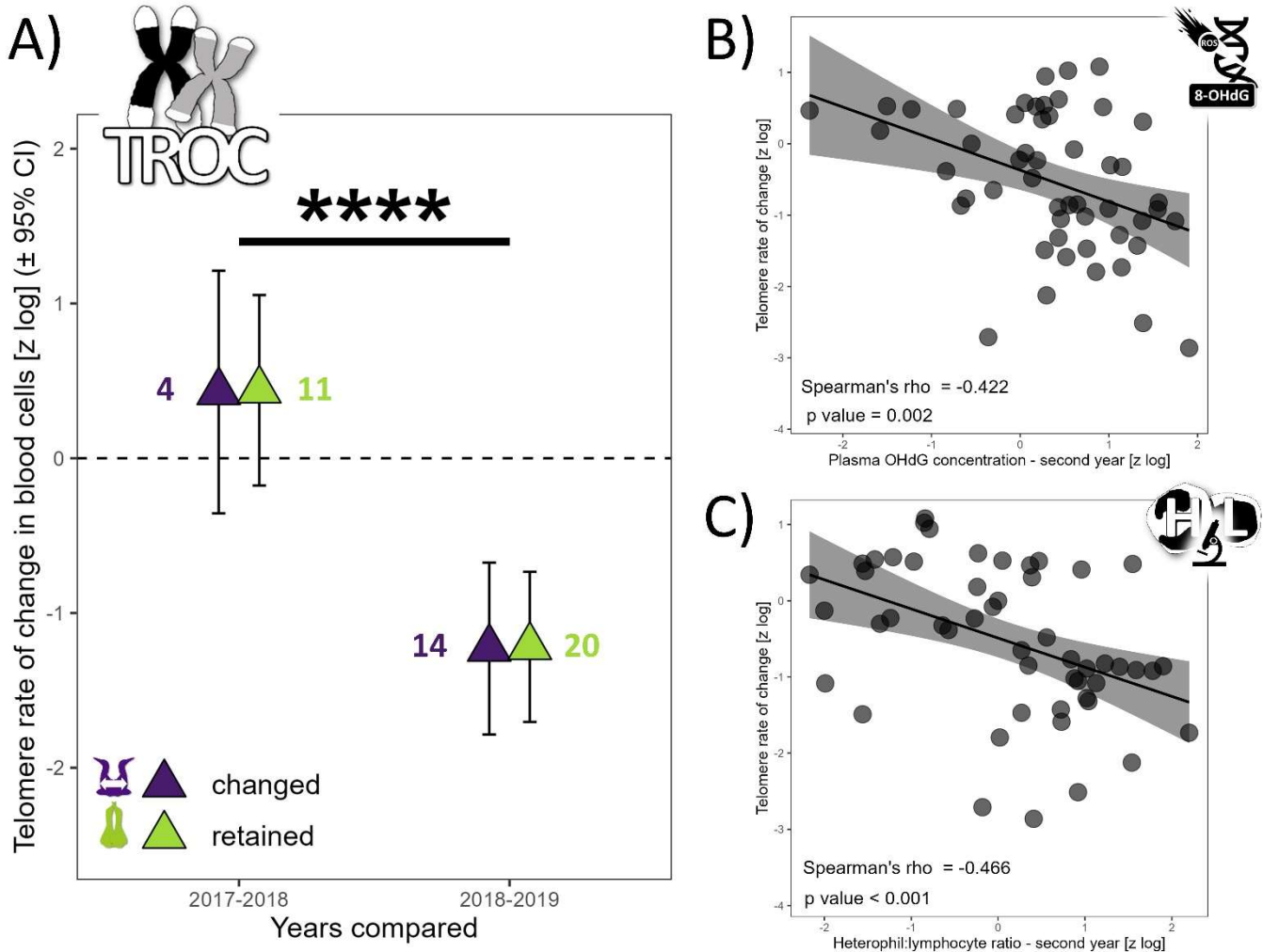


Figure 5-2 a) Annual telomere rate of change (TROC) in northern gannets ($n = 38$) that changed and retained their mates in 2017, 2018 and 2019. Results shown are estimated marginal means (\pm 95% CI) by year obtained from a mixed linear model with bird ID as random parameter and these fixed parameters: partnership status and year. Data were log-transformed and standardized (****: $p < 0.0001$). Spearman's rank correlation coefficient (with data from longitudinal tests) between TROC and **b) plasma 8-hydroxy-2'-deoxyguanosine (OHdG) concentration measured the second year and c) heterophil:lymphocyte (HL) ratio measured the second year.**

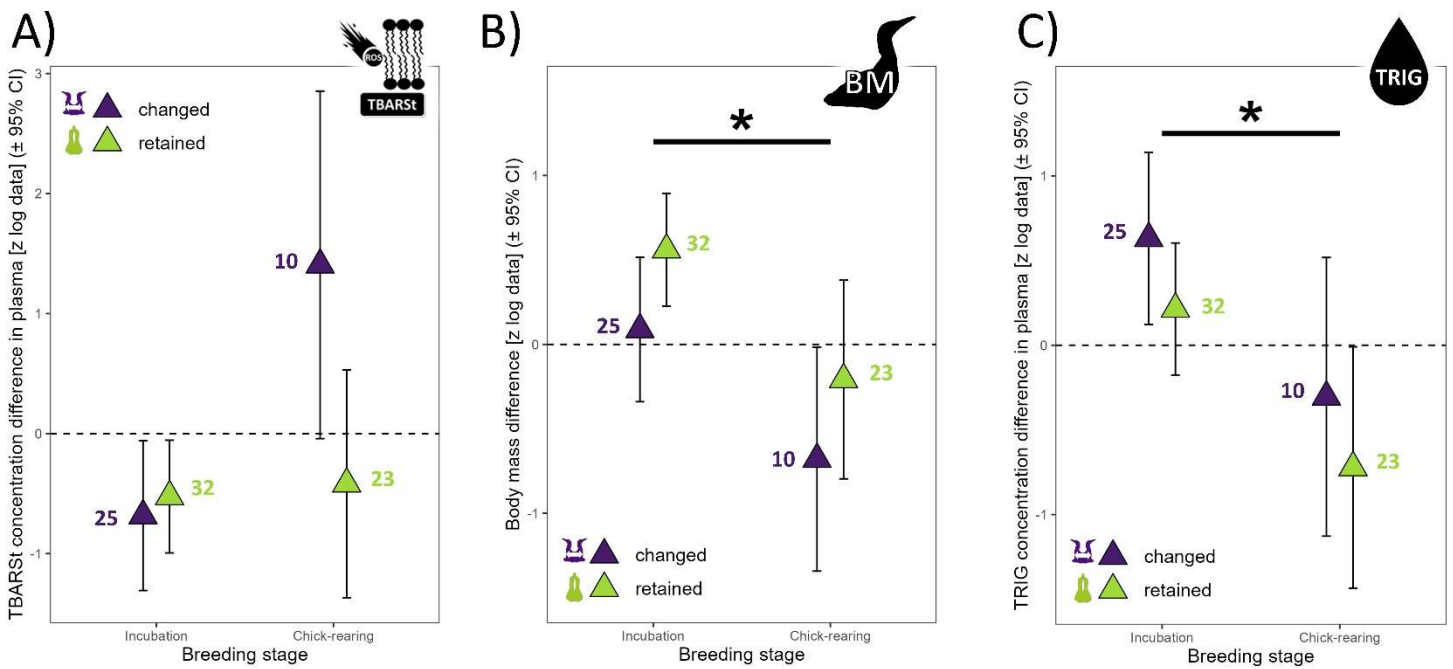


Figure 5-3 Annual differences in biomarkers measured in northern gannets ($n = 38$) for which the predictor "year" was not present in any of the best linear mixed models selected (see Table S1 – annexe E), but for which "breeding stage" and "partnership status" were included. Biomarkers illustrated: a) annual difference in plasma thiobarbituric acid reactive substances divided by plasma triglycerides concentration (TBARSt), b) annual difference in body mass (BM), and c) annual difference in plasma triglycerides concentration (TRIG). Results shown are estimated marginal means (\pm 95% CI) by breeding stage obtained from a mixed linear model with bird ID as random parameter and these fixed parameters: breeding stage and partnership status. Data were log-transformed and standardized (*: $p < 0.05$).

A) Concerning the **PARTNERSHIP STATUS**



B) Concerning the **ANNUAL BREEDING CONDITIONS** (for **CHANGED MATES** & **RETAINED MATES**)

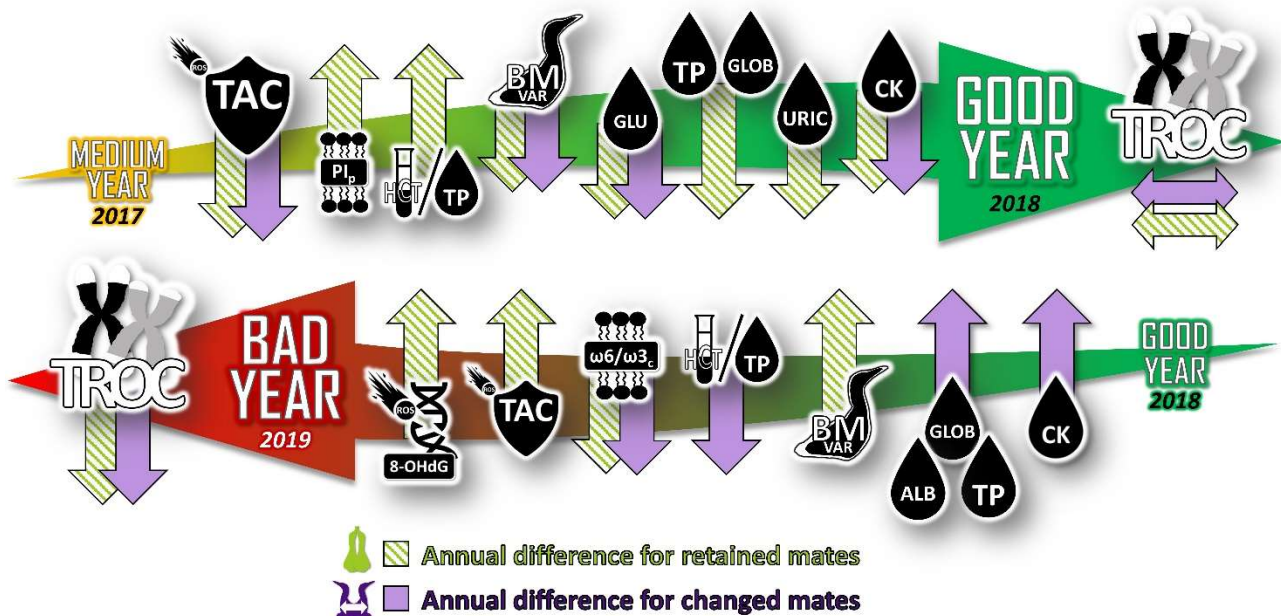


Figure 5.4 Summary of the longitudinal results of physiological characteristics of northern gannets that changed or retained their mates in 2017 (medium or intermediate year), 2018 (good or favorable year) and 2019 (bad or unfavorable year), a) in relation to the partnership status and b) the annual breeding conditions (n = 38 individuals where 25 individuals for two years and 13 for three years). Results were obtained from mixed linear models build with bird ID as random parameter and fixed parameters: partnership status, year, breeding stage, sex and interactions. See Figure 1 and Tables S1 and S2 for more details. **LEGEND:** TROC, annual telomere rate of change; OHdG, plasma 8-hydroxy-2'-deoxyguanosine concentration; TBARSt, plasma thiobarbituric acid reactive substances divided by plasma triglycerides concentration; TAC, total antioxidant capacity of plasma; PI_p , peroxidation index in plasma; ω_6/ω_3_c , omega-6/omega-3 ratio in blood cells; BM, body mass; BMvar: body mass variation during the breeding season; HCT/TP, hematocrit divided by plasma total protein concentration; GLU, plasma glucose concentration; TRIG, plasma triglycerides concentration; TP, plasma total protein concentration; ALB, plasma albumin concentration; GLOB, plasma globulin concentration; URIC, plasma uric acid concentration; CK, plasma creatine kinase activity.

5.6 Discussion

Our study reveals a complex and nuanced interplay between pairing behavior, physiological responses and annual breeding conditions in northern gannets, as depicted in **Figure 5.4**. When transitioning from an average to a favorable year, gannets improve their physiological health regardless of their partnership status. This is marked stabilized telomere length and reduced antioxidant capacity, weight loss, glucose concentration, and muscle damage. For individuals who remain with their previous partner, the health benefits appear even more pronounced, with enhancements in oxygen transport capacity, and reduction in both signs of inflammation and protein catabolism. However, a shift from favorable to unfavorable conditions yields the opposite effect, resulting in increased telomere attrition and decreased susceptibility to inflammation. In these unfavorable breeding conditions, the physiological response varies based on pairing behavior. Oxygen transport capacity declines, while signs of inflammation and muscle damage escalate. Concurrently, there is an uptick in oxidative DNA damage, antioxidant capacity, and weight loss.

5.6.1 Behavioral flexibility through partnership status

Divorce, as a behavioral strategy, has been demonstrated to mitigate the effects of low food abundance, subsequently enhancing breeding success in the year following a failure (Pelletier et Guillemette, 2022). A recent study further illuminated this phenomenon among gannets, revealing that those that paired with new partners augmented their parental effort during breeding seasons. Specifically, they increased their foraging effort, both in distance and range, during unfavorable years (Pelletier *et al.*, 2023). This behavioral flexibility serves as a mechanism to counter some of the stressors triggered by environmental fluctuations. However, these coping strategies are not without cost. They may adversely impact an individual's physiological condition and, consequently, affect future reproductive success. In our study, we provide a detailed quantification of these physiological costs, shedding a light on the intricate balance between immediate benefits and potential long-term consequences.

5.6.2 Telomeres and reproduction costs

Telomere length, serving as an integrative marker of an individual's life stress and stress-coping mechanisms, and individual quality (Angelier *et al.*, 2019), was examined in our longitudinal study. We found no differences in telomere length between retained and changed mates, suggesting both types of parents might not differ in 'quality'. Interestingly, gannets' telomeres were stabilized during the favorable year and underwent during unfavorable breeding conditions when parental effort increased, aligning with

life history theory (Stearns, 1992) and observations of telomere attrition being influenced by seasonal variations and non-permanent states (Crisuolo *et al.*, 2020; Tissier *et al.*, 2022; Viblanc *et al.*, 2022). This may implied that increased effort during poor feeding years (Pelletier *et al.*, 2023) is associated with shortened telomeres, and a reduction in life expectancy, as in black-legged kittiwakes (*Rissa tridactyla*) (Benowitz-Fredericks *et al.*, 2022).

Despite observing higher levels of lipid oxidative damage and lower antioxidant capacity in birds that changed mates, no differences were found in DNA oxidative damage and telomere length between changed and retained mates. This suggests that stress due to parental compensation after a mate change might be counterbalanced by an endogenous or exogenous protective mechanism, perhaps similar to the telomerase activity described by Hausmann *et al.* (2007), which could prevent the negative impact on telomeres. Partnership status, therefore, does not seem to affect telomere length and dynamics, a surprising result that prompts further exploration of protective mechanisms during breeding or non-breeding seasons.

Our study underscores that annual breeding conditions have more pronounced effects on telomere dynamics than re-mating behavior in gannets. We observed that favorable breeding years stabilize telomere length, while unfavorable years contribute to telomere shortening. This is in line with previous research showing that environmental rearing conditions can influence both offspring and parents' telomere length (Viblanc *et al.*, 2020), and a recent meta-analysis linking exposure to stressors with shorter telomeres (Chatelain *et al.*, 2020). The results gathered across three contrasting years substantiate these findings, emphasizing the need for future studies to further explore the relationships between telomere length, breeding conditions, and potentially unexplored biological mechanisms.

5.6.3 Physiological status

Our study did not report differences in terms of stress (evaluated with the HL ratio) according to partnership status. However, within our three-years sample scheme, the HL ratio increased and lymphocytes decreased during the unfavorable year (**Figure 1**), indicating higher stress during unfavorable breeding conditions. Furthermore, oxygen-carrying capacity was not related to partnership status, instead showing a relationship in the between-year comparison. In medium-vs.-good years comparison, retained mates increased HCT and, at the opposite, in good-vs.-bad years comparisons, changed mates decreased HCT. As HCT is a key determinant of oxygen transport capacity and exercise performance (Böning *et al.*, 2011; Yap *et al.*, 2018), increased HCT during favorable breeding conditions suggests that birds are more

adept at performing endurance flights than during unfavorable conditions. Birds typically increase erythropoiesis and hematocrit rates before and during migratory flights (Fudickar *et al.*, 2016), or in response to an increased workload due to brood enlargement (Hörak *et al.*, 1998). The study's findings suggest that gannets may be better equipped to support metabolic activities such as foraging flights during favorable breeding conditions due to the observed increase in hematocrit levels.

Workload induced by foraging flights or protective behavior could partly drive oxidative balance. In our study, sex was not included in any of the best models produced with the set of biomarkers used, but we found that short-term plasma oxidative damage was higher (with higher TBARSt) in changed mates. However, with a medium-term biomarker test (OHdG), there was no effect of partnership status. The increase in parental effort promoted by partnership status changes (Pelletier *et al.*, 2023) does not appear to destabilize the oxidative balance long enough to cause a divergence in cumulative oxidative DNA damage. The differences in DNA damage observed in longitudinal tests between intermediate-vs.-good and good-vs.-bad years comparisons suggest that environmental conditions may have a greater impact on oxidative balance from a medium- to long-term perspective. Our study suggests that increased foraging effort during unfavorable breeding conditions and after a mate change may affect the non-enzymatic antioxidant capacity of gannet plasma. This phenomenon has been observed in small passerines, such as zebra finches (*Taeniopygia guttata*), where increased parental effort led to decreased plasma antioxidant capacity and increased oxidative stress (Alonso-Alvarez *et al.*, 2004)..

Our study also suggests that changes in breeding conditions may lead to annual variations in antioxidant capacity, which are partially influenced by partnership status and associated parental effort. Gannets, regardless their pairing behavior, exhibited a decrease in total antioxidant capacity (TAC) in favorable years and an increase in TAC in unfavorable years (only in retained mates), indicating a flexible physiological response to cope with oxidative stress during periods of high metabolic activity and reduced food availability. Conversely, the changed mates did not adjust their non-enzymatic antioxidant capacity in the blood to cope with the increased metabolic demands during the unfavorable breeding conditions. King penguins (*Aptenodytes patagonicus*) have been shown to resist stress by upregulating endogenous antioxidant defenses (glutathione antioxidant system) and decreasing mitochondrial efficiency (Stier *et al.*, 2019) and we suspect that differences in stress markers associated with partnership status in gannets may be related to regulation of antioxidant capacity.

The difference in peroxidation index in plasma (PI_p) decreased between medium-vs.-good years to good-vs.-bad years, suggests an increase in oxidative damage susceptibility during unfavorable years. PI_p

is influenced by the composition of fatty acids (FAs) obtained mainly *via* dietary sources in seabirds (Käkelä *et al.*, 2007; Käkelä *et al.*, 2009). In our study, changed and retained mates share the same diet, but further analysis of plasma and prey fatty acid profiles could potentially confirm this (Iverson *et al.*, 2004; Budge *et al.*, 2006; Karnovsky *et al.*, 2012).

The ratio of omega-6 to omega-3 fatty acids, which is a marker of inflammation susceptibility, varied between years but was not affected by partnership status. In blood cells, the ratio decreased during the unfavorable year, which suggests a higher intake of fish rich in omega-3 PUFAs or fewer prey items rich in omega-6 PUFAs. Eicosanoids, which are hormone-like lipids that modulate inflammatory and immune responses, are derived from omega-6 and omega-3 fatty acids. Omega-6 fatty acids have pro-inflammatory effects, while omega-3 fatty acids inhibit inflammation (Rose et Connolly, 1999; Larsson *et al.*, 2004). The decrease in the omega-6/omega-3 ratio during the unfavorable year (with higher intake of fish rich in ω 3 PUFAs like mackerel) could potentially provide some protection against the excess inflammation associated with increased metabolism.

In our investigation, we were unable to uncover definitive evidence pointing to elevated nutritional stress correlated with partnership status, as examined through the lenses of carbohydrate, lipid, and protein metabolism. Nevertheless, nuances in protein metabolism did manifest as discernible disparities in both nutritional stress and inflammation between changed and retained mates. To elucidate, total protein (TP) and globulin (GLOB) concentrations were found to be elevated in changed mates, and the levels of TP, GLOB, and albumin (ALB) were observed to rise during the unfavorable year. Intriguingly, there was an absence of variation in protein catabolism, as signified by uric acid levels, associated with partnership status. However, we did identify an escalation during the unfavorable year (Pelletier *et al.* 2023). Elevated TP and ALB levels can act as indicators of protein reserves, such as those seen during hyperphagia before migration (Allison, 1955; Mori et George, 1978; Jenni-Eiermann et Jenni, 1998), but these levels can alternatively be reflective of dehydration (Boyd, 1981) or chronic inflammatory states, characterized by an increase in α , β or γ globulin (GLOB) concentrations and oftentimes, a decrease in ALB (Całkosiński *et al.*, 2016)). Our findings propose that changed mates might be subject to an escalation in inflammation, particularly during the unfavorable year, in spite of a reduction in susceptibility to inflammation (as illustrated by the w6/w3 results previously detailed). Experiments conducted on laboratory rats have documented declines in ALB concentration during acute inflammation and augmentations in various globulins as a response to either chronic inflammation or infection (Całkosiński *et al.*, 2016). Therefore, it may be posited that the amplified GLOB levels in changed mates could have an underlying connections to chronic inflammation (Gustafsson *et al.*, 1994; Martinez *et al.*, 2003).

Our study also revealed that during unfavorable years, breeding gannets showed an increase in protein catabolism, as indicated by the rise in uric acid (URIC) levels (Mori et George, 1978). However, their levels were lower than those reported for other piscivorous marine birds (1190–1784 $\mu\text{mol.L}^{-1}$, Newman *et al.* (1997)) but higher than values reported for other avian species (178–595 $\mu\text{mol.L}^{-1}$, Campbell et Grant (2010)). In contrast, there was no significant variation in triglycerides (TRIG) and β -hydroxybutyrate (BHB) levels, suggesting that we cannot assess the nutritional status of gannets based on these markers alone (Jenni-Eiermann et Jenni, 1998). Nevertheless, plasma activity of creatine kinase (CK) indicated that annual breeding conditions influenced muscle damage in both partnership statuses, with gannets decreasing CK levels during favorable years and increasing them during unfavorable years. These results are in accordance with the highest foraging effort associated with flight (Guglielmo *et al.*, 2001; Swanson et Thomas, 2007). This observation could likely explain the increased protein catabolism observed during unfavorable years for reproduction.

The comparison of annual differences in glucose concentration (GLU) may provide insights into potential connections between changes in parental effort and impacts on telomere length, though our study did not observe a direct correlation between GLU and TL (or TROC). GLU levels are typically regulated by hormonal control and kept within narrow limits, as their maintenance is critical for the bird's central nervous system (Totzke *et al.*, 1999; Braun et Sweazea, 2008). Our results suggest that GLU variation in plasma may be indicative of more global consequences of stress levels than nutritional status level. This hypothesis is further supported by the HL ratio results. During favorable years, GLU levels and HL ratios were lower, and they increased during unfavorable years. The toxicity of glucose is related to damage from reactive oxygen species (ROS) through the oxidation of glucose, non-enzymatic glycation of proteins, and the production of advanced glycation end (AGEs) products, which are implicated in aging (Holmes et Austad, 1995). Rates of ROS production and protein glycation are known to be proportional to glucose concentration (Bunn *et al.*, 1976), and modest plasma glucose levels could be beneficial in reducing its apparent toxicity. Lower GLU levels might assist birds, which typically have 2-4x higher GLU concentration than similar-sized mammals (Holmes et Austad, 1995), to reduce glucose toxicity. While the reduced GLU levels observed in 2018 suggest that glucose regulation could be a contributing factor to telomere length stability measured in that year, the absence of direct associations between TL and GLU in our study limits the certainty of this connection. Moreover, the increase in GLU levels observed in 2019, combined with increases in TP and GLOB levels as signs of inflammation, could potentially explain telomere dynamics through hyperglycemia-related oxidative stress and inflammatory processes that accelerate age-related telomere attrition (Koliada *et al.*, 2015), though further research require to substantiate this relationship..

5.7 Conclusions

In summary, our study sheds light on the impacts of behavioral flexibility resulting from mate change on stress regulation, nutrition, and telomere dynamics in northern gannets. We found that interannual variation in breeding conditions (related to food availability and parental effort) has the most significant impact on the birds' health and telomere dynamics at a medium-term (three years) scale. However, at the breeding season temporal scale, our results support our first hypothesis that changing mates has a negative impact on the health condition of gannets, as indicated by lower antioxidant capacity, higher rates of lipid oxidative damage associated with inflammation, and higher mass loss during chick-rearing. Additionally, we found that the negative impact of mate change occurs during an unfavorable year when environmental conditions lead to low food abundance, confirming our second hypothesis. Therefore, from favorable to unfavorable years, the physiological status of gannets decreased, and telomere erosion accelerated. Overall, our study suggests that unfavorable environmental conditions have a more significant impact on the telomere dynamics of gannets than the behavioral flexibility resulting from re-pairing behavior. Nevertheless, the physiological changes related to the partnership status decision appear to last only during the breeding season following the change and do not seem to alter individual parental quality. Furthermore, our findings indicate that pairing with a new mate is unlikely to affect the survival and fitness of the parents as opposed to harsh environmental conditions during the breeding period. As a future direction, we recommend an in-depth analysis of physiological markers that could identify traits that give individuals an advantage within a population in the face of global changes. This could potentially contribute to a better understanding of the mechanisms underlying the adaptability of seabirds to environmental variability and provide insights into how to mitigate the impact of anthropogenic activities on seabird populations.

5.8 Author contributions

D.P.: Conceptualization (equal), data curation (lead), investigation (lead), formal analysis (lead), writing-original draft (equal). P.B.: Writing-review and editing (equal). France Dufresne: Writing-review and editing (equal). F.V.: Writing-review and editing (equal). F.P.: Writing-review and editing (equal). F.C.: Writing-review and editing (equal). M.G.: Conceptualization (equal), writing-original draft (equal).

5.9 Acknowledgments

Thanks for the extensive commitment of sampling, laboratories and analytical personnel involved in the Laboratoire d'ornithologie marine de Rimouski (LOMR) at Université du Québec à Rimouski (Sandrine Gingras, Jolanie Roy, Safouane Khamassi, Jeanne Bouchard, Selma Elfassi-Fihri, Marie-Anne Robitaille, Richard Gravel, Roxanne Turgeon, Camille Novales, Laurence Gagnon, Marie-Eve Labonté Dupras, Catherine Destrempe, Fanny May Couture Charron, Andra Florea) and at Cégep de Rimouski (Catherine Bouchard, Laury-Ann Dumoulin, Angéline Robichaud, Catherine Gloutnez, Andrée Lévesque, Isabelle Demalsy, Alexia Tremblay, Vincent Benjamin, Josiane Lavoie-Bélangier, Laura Levesque Arsenault, Zoé Fournier, Juliette Deschenaux, Carole-Anne Michaud, Rosalie Pedneault, Gabrielle Pellerin). We sincerely thank Liette Regimbald and Veronique Desrosiers for helping us with blood sampling and analyses; Emily Cornelius for helping us with avian hematology; François Criscuolo, Cécile Ribout (from CNRS - Université de Strasbourg), Thomas Zgirski and Jean-Michel Martin for helping us with protocol development of telomere length measurement. Thanks to Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé and its staff for transportation and supportive collaboration. Final thanks to Denis Réale, Frédéric Angelier and Céline Audet for being part of the jury evaluating DP's PhD thesis (in which this article appears), and thanks to many anonymous reviewers for their helpful comments. The title is inspired by "Under pressure", a song written by Queen and David Bowie about the stress of life and the pressures of relationships.

5.10 Conflict of interest

The authors have no conflicts of interest.

5.11 Data availability statement

Raw data are available in the Supplemental Files.

5.12 Funding statement:

This work was supported by the Canadian Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) discovery and equipment grants to Magella Guillemette, by the Fonds de recherche du Québec-Nature et technologies (FRQNT) Research program for college researchers to David Pelletier, and by the NSERC Alexander Graham Bell Canada Graduate Scholarship to David Pelletier. The laboratory analysis of telomeres was funded by the BORÉAS-UQAR research group.

CHAPITRE 6 – CONCLUSION



Fou de Bassan (*Morus bassanus*) prenant son envol d'une falaise à la colonie du Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé (crédit photo : Dévrig Bouillet).

6.1 Retour sur le but, les objectifs et les résultats saillants

L'étude des relations entre les changements environnementaux et les réponses comportementales et physiologiques des oiseaux marins est d'une grande importance considérant la rapidité avec laquelle les changements s'effectuent (IPCC, 2013, 2019) et la vulnérabilité de ces espèces à l'échelle planétaire (Paleczny *et al.*, 2015; IOCAN, 2016). Cette thèse doctorale a permis d'approfondir les connaissances fondamentales sur l'un des prédateurs aviaires majeurs du golfe du Saint-Laurent, le fou de Bassan, et d'évaluer un certain nombre d'hypothèses (**Tableau 6.1**). Les connaissances apportées par cette thèse ont pu mettre en évidence le fait que le succès de reproduction ne semble pas être influencé par la période de non-reproduction (causes distales, **CHAPITRE 2**), mais seulement par des facteurs agissant directement pendant la période de reproduction (causes proximales, **CHAPITRE 3**). Cette étude a démontré que les fous de Bassan sont dotés d'une grande flexibilité comportementale afin de maintenir leur succès de reproduction, au niveau de l'effort alimentaire et du choix de partenaire (**CHAPITRE 4**). Toutefois, cette flexibilité comportementale entraînerait des coûts physiologiques variables en fonction des conditions de reproduction (**CHAPITRE 4** et **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). L'augmentation de l'investissement parental dans la reproduction lors de conditions suboptimales de reproduction produirait une hausse marquée du stress à court terme et à long terme ainsi qu'une réduction potentielle de l'espérance de vie (en raison du raccourcissement rapide des télomères, **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). Le résumé des chapitres 2 à 5 est précédé d'un nuage de mots dans lesquels la taille des mots est proportionnelle à leur fréquence dans les chapitres.

Tableau 6.1 Résumé des hypothèses évaluées dans cette thèse.

Hypothèses (H)	
Chapitre 2	<ul style="list-style-type: none">• H1 : La zone d'hivernage affecte la survie et la reproduction.• H2 : Les migrateurs de longue distance profitent d'un avantage sur le plan énergétique rendus dans les zones d'hivernage éloignées.
Chapitre 3	<ul style="list-style-type: none">• H3 : Le succès de reproduction est affecté par l'abondance des proies préférentielles et par la composition du régime alimentaire.• H4 : La prévalence du divorce est influencée par le succès de reproduction annuel.• H5 : Le divorce est un exemple de flexibilité comportementale dans des conditions suboptimales de reproduction.
Chapitre 4	<ul style="list-style-type: none">• H6 : Le changement de partenaire augmente l'effort parental.• H7a : L'état de santé physiologique est affecté par le stress induit par le changement de partenaire.• H8a : L'impact du changement de partenaire sur le stress physiologique est modulé par les conditions globales de reproduction.
Chapitre 5	<ul style="list-style-type: none">• H7b et H8b : répétition de H7a et H8a avec une autre approche, d'autres prédictions et d'autres biomarqueurs



Dans le **chapitre 2**, nous avons étudié l'effet des zones d'hivernage et de la migration sur la reproduction du fou de Bassan. L'objectif était de voir s'il y avait des effets reportés de la saison de non-reproduction sur la saison de reproduction en comparant les coûts et les avantages de la migration en fonction des différentes aires d'hivernage (golfe du Mexique [GM], le sud-est [SE] ou le nord-est [NE] de la côte atlantique des États-Unis) en utilisant une combinaison de données : taux de survie, succès de reproduction, phénologie et données enregistrées avec des consigneurs d'intensité lumineuse (géolocalisateurs). Ceci a permis d'évaluer la position géographique quotidienne des individus, leur comportement ainsi que leur dépense énergétique quotidienne.

Les résultats du **chapitre 2** ne supportent pas la première hypothèse (**H1**) selon laquelle la zone d'hivernage et l'effort migratoire associé affecteraient la survie et la reproduction des fous de Bassan. Nos résultats ont plutôt démontré que, bien que le coût global de la migration soit plus élevé pour ceux qui se rendent plus loin (dans le GM), la survie et le succès de reproduction sont similaires pour les trois groupes de migrants. La survie enregistrée pendant l'étude a été d'environ 84% (soit de 79 à 90%) et le succès d'éclosion a été très variable (entre 45 et 100%), celui-ci dépendant plutôt des conditions annuelles de reproduction (de l'abondance de nourriture) plutôt que de l'aire d'hivernage. En revanche, une différence a été observée quant à la phénologie de la migration. Bien que les dates d'arrivée à la colonie ne soient pas différentes entre les groupes de migrants, les fous de Bassan qui hivernent dans le GM ont quitté la colonie en moyenne 8 jours plus tôt que les autres migrants (soit le 3 octobre pour ceux du GM comparativement au 10 octobre pour ceux du SE et le 13 octobre pour ceux du NE). Les résultats du

chapitre 2 semblent toutefois supporter la seconde hypothèse (**H2**) selon laquelle les oiseaux qui migrent plus loin doivent profiter d'un avantage rendus dans l'aire d'hivernage comparativement aux autres groupes de migrants. En effet, pendant la période d'hivernage, les fous de Bassan du GM tendent à voler 30 minutes de moins par jour que les autres migrants. Cette observation suggère que les efforts liés à l'alimentation seraient moindres dans le GM pendant l'hiver comparativement aux fous de Bassan du NE et du SE. De plus, la température de l'eau étant en moyenne de 4 à 7 °C plus chaude dans le GM que dans le NE et le SE, les coûts liés à l'entretien et à la thermorégulation, et ainsi les coûts énergétiques quotidiens, seraient inférieurs pendant l'hiver pour les migrants du GM. Cette étude contribue donc à augmenter les connaissances à propos des stratégies migratrices et des raisons supportant la migration différentielle chez les oiseaux et nuance l'impact de la migration sur leur valeur adaptative.



Au **chapitre 3** nous avons combiné l'utilisation de deux approches pour étudier les causes proximales du faible succès de reproduction du fou de Bassan et pour mettre en lumière la flexibilité comportementale de cette espèce. Dans un premier temps, des séries temporelles de biomasse de proies (maquereau bleu et hareng atlantique), de succès de reproduction du fou de Bassan, de la diversité de leur régime alimentaire et du taux de divorce ont été mis en parallèle afin de décrire les relations entre elles. Ensuite, une approche individuelle reliant le succès de reproduction et le statut de partenariat a été utilisée pour évaluer l'hypothèse selon laquelle le divorce pourrait être un exemple de flexibilité comportementale

chez les monogames sociaux afin de maximiser leur potentiel reproducteur lors de conditions suboptimales de reproduction (Choudhury, 1995; Ens *et al.*, 1996; Dubois et Cézilly, 2002).

Les résultats du **chapitre 3** décrivent une relation forte entre le régime alimentaire et le succès de reproduction du fou de Bassan et révèlent surtout une autre stratégie d'ajustement des oiseaux marins face aux changements environnementaux. En effet, les résultats soutiennent notre première hypothèse (**H3**) selon laquelle le succès de reproduction du fou de Bassan est influencé par son régime alimentaire. Lorsque la biomasse du stock de maquereau diminue, ou que le régime alimentaire est caractérisé par une plus grande diversité et une moins grande proportion de maquereaux, le succès de reproduction du fou de Bassan diminue. Or, les résultats du chapitre 3 démontrent également que l'année suivant un faible succès de reproduction dans la colonie, on enregistre un haut taux de divorce (moyenne de 22 %, allant de 13 à 46 %). Ce résultat soutient donc notre seconde hypothèse (**H4**) selon laquelle la prévalence du divorce dans la population de fous de Bassan est inversement reliée au succès de reproduction. Au niveau individuel, il a été constaté que ce sont les individus qui ont obtenu des échecs de reproduction qui ont plutôt été enclin à divorcer et que ce changement de partenaire leur permettait d'augmenter la probabilité de se reproduire l'année suivante. Ainsi, ce résultat soutient la troisième hypothèse (**H5**) suggérant donc que le divorce serait une stratégie d'ajustement comportemental efficace à court terme pour maintenir la performance reproductive malgré des conditions suboptimales de reproduction.



Dans le **chapitre 4**, nous avons utilisé une approche écophysiological et interindividuelle (transversale) pour évaluer la relation entre le statut de partenariat, l'effort parental et le stress relié à l'alimentation. L'objectif principal a été d'étudier l'effet du changement de partenaire sur le comportement de quête alimentaire comme proxy d'effort parental tout en mesurant l'impact de ces changements sur la condition corporelle en utilisant 13 biomarqueurs sanguins liés au statut nutritionnel, au stress oxydant et aux dommages musculaires. Cette étude a été réalisée pendant trois années présentant des conditions de reproduction très contrastées. L'année 2018 a été une année pendant laquelle le succès de reproduction de 60 % à la colonie a été le meilleur enregistré depuis 2008 et où les fous de Bassan avaient un régime alimentaire moins diversifié (6 espèces de proies), comportant proportionnellement plus de maquereaux. L'année 2019 a été au contraire l'une des pires années en termes de succès de reproduction (13 %) et de régime alimentaire hétérogène (11 espèces de proies). L'année 2017 est considérée comme une année moyenne, intermédiaire entre les deux années précédentes sur les plans de la reproduction (41 %) et du régime alimentaire (8 espèces de proies).

Ce contraste élevé en matière de conditions environnementales annuelles a permis de mettre en lumière des résultats très intéressants dans le **chapitre 4** quant aux relations entre les conditions de reproduction, la flexibilité comportementale (associé au changement de partenaire et au comportement alimentaire) et la santé individuelle. Notre étude a démontré que les fous de Bassan qui changent de partenaire augmentent leur effort parental en augmentant les distances parcourues pour alimenter leur poussin, mais seulement les années pendant lesquelles les conditions de reproduction sont défavorables. Ces résultats soutiennent la première hypothèse (**H6**) selon laquelle le changement de partenaire augmente l'effort parental. Cette augmentation d'effort parental chez les individus qui changent de partenaires se traduirait par des conséquences négatives sur la condition corporelle des individus : perte de masse corporelle plus importante, catabolisme protéique plus élevé et dommages oxydants plus importants (surtout pendant la période d'élevage des poussins). Les résultats soutiennent la seconde hypothèse (**H7a**) selon laquelle l'augmentation d'effort parental affecte la santé des fous de Bassan. Ils suggèrent également que le stress physiologique lié au changement de partenaire serait probablement de courte durée et que cette décision n'est probablement pas susceptible d'avoir un impact sur la qualité à long terme des parents. En revanche, la reproduction dans des conditions difficiles serait probablement un facteur plus important dans la perte de qualité individuelle chez cette espèce d'oiseau longévive. Ces résultats soutiennent l'hypothèse (**H8a**) selon laquelle l'impact du changement de partenaire sur le stress physiologique est modulé par les conditions environnementales liées à la reproduction.



Au **chapitre 5**, une approche écophysiologique multicritère et intraindividuelle (longitudinale) a été utilisée pour répondre à l’objectif principal d’évaluer les coûts physiologiques liés au changement de partenaire durant trois années aux conditions de reproduction très contrastées chez le fou de Bassan. Selon la théorie des histoires de vie (Stearns, 1992), les organismes font des compromis quant à l’allocation d’énergie entre la survie et la reproduction, ce qui peut avoir des répercussions sur leur qualité individuelle, leur condition corporelle ou encore leur santé individuelle à court ou à long terme. L’étude réalisée dans le chapitre 5 a donc permis de décrire les conséquences du changement de partenaire sur la régulation du stress et l’état de santé individuel en mesurant 23 biomarqueurs physiologiques reliés à l’hématologie, à la capacité aérobie, au stress oxydant, au statut nutritionnel, à l’inflammation et à la dynamique télomérique. L’étude a également permis d’approfondir notre compréhension des mécanismes moléculaires intrinsèques impliqués dans le processus de compromis entre la survie et la reproduction.

Les résultats du **chapitre 5** révèlent des conséquences à court et à long terme du changement de partenaire sur la condition physiologique des fous de Bassan. À court terme, on note une augmentation du dommage oxydant, une diminution de la capacité antioxydante, des signes d’inflammation et une perte pondérale plus élevée. Ces résultats supportent la première hypothèse (**H7b**) selon laquelle l’état de santé physiologique est affecté par le changement de partenaire. En comparant les différences interannuelles, les résultats démontrent que la condition corporelle des fous de Bassan (divorcés ou non) s’améliore au niveau de la capacité aérobie et des dommages musculaires lorsque les conditions de reproduction sont favorables. En raison de l’investissement parental moins élevé, ils n’auraient pas à mobiliser une capacité antioxydante élevée pour pallier les potentielles augmentations de dérivés réactifs de l’oxygène produits

lors des augmentations de métabolisme liées à l'augmentation de l'effort alimentaire parental. Ainsi, de meilleures conditions de reproduction diminueraient les coûts physiologiques liés à la reproduction et permettraient une probabilité de survie potentiellement plus élevée. Ceci se traduit d'ailleurs par une stabilisation de la longueur des télomères dans les conditions favorables de reproduction. En revanche, lors de conditions défavorables, peu importe le statut de partenariat, on a enregistré des réductions importantes des télomères chez le fou de Bassan confirmant ainsi notre seconde hypothèse (**H8b**) selon laquelle les individus qui se reproduisent dans de telles conditions présentent un coût physiologique important et que la prise de décision liée au compromis entre la reproduction et la survie s'exprime seulement lorsque les conditions de reproduction sont médiocres. Dans ce cas, les fous de Bassan qui se reproduisent lorsque les conditions sont suboptimales s'exposent à une réduction de leur état de santé et potentiellement de leur espérance de vie. Les biomarqueurs mis en évidence lors des conditions défavorables laissent supposer que l'augmentation de métabolisme liée à l'augmentation de l'effort alimentaire, la capacité aérobie, la capacité antioxydante, l'inflammation et la dynamique télomérique sont des facteurs clés dans la compréhension des mécanismes moléculaires expliquant les coûts physiologiques reliés aux compromis entre la reproduction et la survie.

6.2 Originalité et pertinence de l'étude

De manière globale, cette **thèse est originale** puisqu'elle identifie et approfondit les causes, les conséquences et les processus d'ajustement phénotypique liés aux échecs de reproduction d'une espèce animale en milieu naturel en utilisant différentes approches et différents niveaux d'organisation du vivant : investigation du cycle annuel complet et effets reportés de la période de non-reproduction sur la période de reproduction, analyses de séries temporelles d'abondance d'espèces et de paramètres liés à la productivité de la population, étude du mouvement et du comportement, approche écophysiologique ainsi que l'analyse multicritère de biomarqueurs sanguins cellulaires (hématologiques), moléculaires et chimiques. Elle est également originale en raison de l'application de l'ensemble de ces approches à un milieu, l'écosystème marin, qui présente des difficultés logistiques importantes quant à la mise en place de suivis écologiques et écophysiologiques à long terme. Dans ce contexte, l'utilisation du fou de Bassan a été un choix pertinent comme modèle d'étude, en raison de sa capacité à patrouiller un grand territoire pendant la reproduction, de son accessibilité et de sa colonialité en période de reproduction, de sa maniabilité, de sa tolérance au dérangement humain ainsi que de sa grande taille, nous permettant ainsi d'utiliser des appareils électroniques miniatures et de prélever suffisamment de sang pour des analyses sanguines.

Dans le contexte actuel des changements environnementaux rapides et d'origine anthropique, il est plus que jamais **pertinent** de s'attarder à l'évaluation des interactions entre les organismes vivants et leur milieu afin de comprendre comment ceux-ci ont la capacité, ou non, de s'ajuster à ces changements. Les organismes qui vivent dans le milieu marin font face à des perturbations majeures et les biologistes doivent être en mesure de décrire leurs réponses comportementales et physiologiques afin d'être en mesure d'évaluer leur niveau de résilience ou inversement, de vulnérabilité. Face à cette 6^e extinction massive d'espèces qui est actuellement en cours sur la planète (Dirzo *et al.*, 2014; Ceballos *et al.*, 2015) et afin de relever les défis imposés par cet enjeu environnemental prioritaire (Living Planet, 2022), les scientifiques devront s'attarder dans les prochaines décennies à comprendre les interactions écologiques et les mécanismes physiologiques impliqués afin de freiner cette extinction massive. Qui plus est, les changements climatiques amplifient ce déclin de biodiversité dans les écosystèmes marins (Penn et Deutsch, 2022) et seule une connaissance approfondie des mécanismes écophysiologiques ainsi qu'une concertation des milieux scientifiques et gouvernementaux permettront d'améliorer la situation. Les connaissances mises en lumière dans cette thèse doctorale s'inscrivent d'ailleurs dans les cibles visées par les 14^e et 15^e objectifs de développement durable présentés dans le programme des Nations unies qui concernent la protection des écosystèmes marins et de la biodiversité (United Nations, 2022).

De manière plus spécifique, voici maintenant pour quelles raisons les sujets traités dans chacun des chapitres sont originaux et pertinents.

L'originalité du **chapitre 2** repose sur la combinaison de différents types de données pour évaluer les hypothèses. Les séries temporelles de survie, de reproduction et de phénologie sont difficiles à obtenir et à produire considérant les efforts considérables que ce type de données cumulées nécessitent et considérant le peu de soutien financier que reçoivent les suivis écologiques à long terme. La base de données comportant autant d'individus suivis pendant un an complet ($n = 58$) est également très rare dans la littérature scientifique chez les oiseaux marins en milieu naturel.

L'étude réalisée dans le **chapitre 2** est pertinente sur le plan fondamental considérant les nouvelles connaissances qui ont été acquises pour cette espèce, mais elle est également importante considérant qu'elle a été réalisée en parallèle avec d'autres études portant sur l'influence à long terme du déversement pétrolier Deepwater Horizon en 2010. L'identification des aires d'hivernage des individus utilisées dans le chapitre 2 a d'ailleurs permis d'alimenter deux autres études : une portant sur le statut endocrinien

d'individus potentiellement exposés aux hydrocarbures déversés dans le GM (Franci *et al.*, 2014, échantillon composé uniquement des individus capturés en 2010) et une autre portant sur les effets physiologiques globaux du déversement pétrolier sur les fous de Bassan du GM (Champoux *et al.*, 2020, comportant le même échantillon que Franci *et al.* (2014) et d'autres individus de l'étude de Fairhurst *et al.* (2017)). À noter que les travaux d'analyse des aires d'hivernage avaient été réalisés en 2013, bien avant la rédaction de l'article du chapitre 2.

L'originalité du **chapitre 3** repose également sur une combinaison de différents types de données pour évaluer les hypothèses ainsi que de deux approches utilisées au sein de la même étude. L'approche populationnelle présente dans la première partie de l'étude est basée sur l'utilisation de séries temporelles issues d'un important travail de collaboration et d'un partage de données entre le ministère Pêches et Océans (MPO), le Service canadien de la Faune (SCF) et le laboratoire d'ornithologie marine de Rimouski (LOMR). Bien que les données de biomasse de maquereau et de hareng aient été rendues disponibles par le MPO à travers différents rapports, un travail important de colligation scientifique a été réalisé afin d'uniformiser les données. De nombreuses rencontres et de nombreux échanges de courriels ont été nécessaires afin de produire une base de données 1979-2019 fiables, standardisées et utilisables pour notre étude. Les données récoltées par le SCF entre 1979 et 2008 et celles du LOMR entre 2009 et 2019 sont également le fruit d'un travail laborieux, rigoureux et chronophage, effectué par des dizaines d'étudiant·e·s et de stagiaires en biologie à travers toutes ces années. Il est rare de pouvoir avoir accès à des séries temporelles de ce type et encore plus rare d'évaluer les relations entre elles. Pour ajouter à l'originalité de cette première partie, l'utilisation du test de causalité temporelle de Granger (Granger, 1969; Granger, 1988) mérite également d'être soulignée. Normalement, cette approche statistique est beaucoup plus utilisée en économie, mais elle a fait son entrée dans les dernières années en écologie parce qu'elle permet justement d'investiguer de manière empirique les interactions entre des variables fortement synchronisées, avec ou sans décalage temporel (Engle et White, 1999; Sugihara *et al.*, 2012; Contreras-Reyes et Hernández-Santoro, 2020). Dans la seconde partie du chapitre 3, l'originalité repose sur l'exploitation d'une base de données exceptionnelle comportant le suivi des relations intraspécifiques chez 809 individus pendant 11 ans. Peu d'études en écologie peuvent se targuer de suivre autant d'individus durant plus d'une décennie. Le choix du modèle d'étude y est pour beaucoup. Le fait que le fou de Bassan niche dans une colonie facile d'accès, dans un parc national, que l'espèce soit tolérante au dérangement et qu'elle soit relativement facile à capturer pour la munir de bagues métalliques et de

bagues colorées avec code alphanumérique a permis d'effectuer un suivi pluriannuel standardisé et riche en informations biologiques.

L'étude réalisée dans le **chapitre 3** est pertinente sur le plan fondamental puisqu'elle a mis en lumière un exemple frappant de résilience comportementale dans un contexte de changements environnementaux importants. Cette étude a permis d'évaluer de manière empirique l'hypothèse selon laquelle le divorce pouvait agir à titre d'exemple de flexibilité comportementale dans un contexte de réduction de la ressource alimentaire. D'un point de vue fondamental, l'étude a offert des pistes pour expliquer le moment pour lequel un oiseau marin monogame social divorce et les raisons pour lesquelles il le fait.

L'originalité du **chapitre 4** repose sur une combinaison d'approches et d'une diversité de marqueurs sanguins pour tester l'impact de la flexibilité comportementale sur la condition corporelle d'un individu en milieu naturel. Selon nous, c'est la première étude à évaluer l'impact de la flexibilité comportementale, via le changement de partenaire et la modification du comportement alimentaire, sur la condition corporelle et la santé d'une espèce animale en milieu naturel. Peu d'études écophysiologiques réalisées en milieu naturel avec des espèces prédatrices dans l'écosystème marin peuvent se vanter d'avoir mesurer une si grande diversité de biomarqueurs pendant trois années consécutives. Les conditions logistiques favorables pour répondre aux objectifs de cette thèse et le choix du modèle d'étude ont contribué au succès de cette étude.

L'étude présentée dans le **chapitre 4** est pertinente parce qu'elle démontre à quel point l'évaluation des interactions entre les facteurs extrinsèques liés à la reproduction, le comportement animal et la physiologie animale doit être réalisée sur une période significativement longue.

L'originalité du **chapitre 5** repose, tout comme pour le chapitre 4, sur le fait que peu d'études ont combiné une variété d'approches et de biomarqueurs sanguins pour évaluer l'impact de la flexibilité comportementale chez les oiseaux en milieu naturel. De plus, aucune étude, à notre connaissance, n'a mesuré les coûts physiologiques liés au changement de partenaire en milieu naturel. L'approche longitudinale présentée dans le chapitre 5, sur une période de trois années aux conditions de reproduction très contrastées, est un facteur important qui a contribué à l'originalité de l'étude. De plus, la collaboration qui a été mise en place pendant le long processus d'analyse des paramètres sanguins entre une multitude de chercheurs spécialisés en hématologie aviaire, en physiologie aviaire, en stress oxydant, en profil

lipidique, en génétique et en biologie des télomères a contribué au succès de l'approche longitudinale multicritères.

L'étude présentée dans le **chapitre 5** est pertinente parce qu'elle renforce les conclusions du chapitre 4 quant à l'approfondissement des conséquences et des mécanismes écophysiologiques sous-jacents l'interaction entre la variabilité des conditions environnementales liées à la reproduction, le comportement animal et l'état de santé individuel. L'étude soutient le principe que, en raison de la stochasticité environnementale, il est essentiel de réaliser un suivi à long terme pour mettre en lumière des processus écophysiologiques en milieu naturel. L'approche longitudinale, basée sur le suivi répété à fine échelle des mêmes individus, permet également quant à elle de prendre en considération la variabilité intraindividuelle pour mettre en lumière les processus impliqués.

6.3 Limites de l'étude

Dans le **chapitre 2**, la technologie utilisée de type géolocateur, beaucoup moins précise que la technologie GPS, aurait pu biaiser les analyses effectuées. Par exemple, la résolution d'environ 200 km (Phillips *et al.*, 2004) limite l'interprétation à fine échelle, mais elle a été suffisante pour remplir nos objectifs concernant la détermination des patrons de migration et les zones d'hivernage. De plus, l'imprécision quant à l'estimation de la latitude augmentait durant les périodes d'équinoxe parce que la durée du jour est similaire partout sur le globe (Hill, 1994; Ekstrom, 2004), mais les données de géolocalisation enregistrées pendant ces périodes ont été retirées des analyses. De plus, l'utilisation des données des interrupteurs sec/humide nous a permis d'évaluer adéquatement le comportement de vol en dehors de ces périodes pendant toute la période de non-reproduction, limitant ainsi les erreurs possibles qui auraient pu survenir en analysant seulement les données de localisation. Bien que très rare, il est possible que les fous de Bassan étudiés se soient à quelques moments perchés sur des rochers, mais il existe peu d'observations confirmant ce comportement. Si c'est le cas, nos estimations de temps passé à voler auraient été surévaluées. Il faut également noter que nous avons estimé la dépense énergétique en vol à partir de modèles basés sur des prédictions théoriques (Pennycuik, 1989) et qu'une valeur unique de coûts (du vol et de la thermorégulation) a été généralisée à l'ensemble de la période de non-reproduction. Quoique approximative, cette méthode a néanmoins été conservée pour l'ensemble des individus afin de préserver la constance des analyses. Enfin, l'interprétation des résultats quant aux avantages de migrer jusqu'au golfe du Mexique demeure spéculative laissant supposer que les conditions d'alimentation sont plus faciles dans le golfe du Mexique : proies plus abondantes et/ou plus disponibles pour les prédateurs.

Toutefois, considérant que la température de l'eau est plus élevée et que les coûts de thermorégulation moindres, la faible dépense énergétique quotidienne en résultant pourrait également expliquer le fait que les fous de Bassan du golfe du Mexique limitent leur effort alimentaire vu que leurs besoins énergétiques seraient plus faibles.

Dans le **chapitre 3**, dans la partie portant sur l'approche individuelle, l'âge des individus n'a pas été pris en considération, même s'il est connu que cette variable puisse affecter les comportements individuels notamment pendant la reproduction (Choudhury, 1995). Malheureusement, cette variable n'a pu être considérée dans cette étude, car tous les individus étudiés ont tous été marqués à l'âge adulte. L'âge minimal, ou encore l'expérience de reproduction (qui correspond au nombre d'années de suivi d'un individu), aurait tout de même pu être utilisé comme c'est le cas dans de nombreuses études réalisées en milieu naturel (ex. : Ratcliffe *et al.*, 1998; Pyle *et al.*, 2001; Elliott *et al.*, 2014). Sachant que les plus jeunes individus ont souvent plus tendance à changer de partenaires (Choudhury, 1995; Ens *et al.*, 1996), l'absence de cette variable a pu causer un biais dans certaines analyses. Aussi, afin d'évaluer de manière exhaustive la relation entre l'abondance de proies et la reproduction du fou de Bassan, il aurait également fallu intégrer dans les modèles généraux additifs (GAM) la biomasse des autres proies tels que le capelan, le lançon et le sébaste. Toutefois, après de nombreuses recherches et discussions avec les spécialistes de l'évaluation des stocks de poissons dans l'estuaire et dans le golfe Saint-Laurent au ministère Pêches et Océans, aucune base de données n'existe pour estimer la biomasse de ces poissons pendant la période étudiée dans le chapitre (1979 à 2019). Quoiqu'il en soit, considérant que ces autres espèces de proies ont commencé à augmenter dans le régime alimentaire seulement vers la fin de la série temporelle, on peut supposer que les résultats auraient été très similaires. Concernant le succès de reproduction du fou de Bassan, il est à noter que la variable utilisée (nombre de jeunes à l'envol sur le nombre de poussin) est relativement conservatrice quant à la productivité réelle de la colonie. Les suivis de la reproduction ne sont pas réalisés jusqu'à la fin complète de la période d'élevage des poussins. En terminant le suivi au mois de septembre, on peut supposer qu'un certain nombre d'individus ne réussiront pas à survivre encore pendant un autre mois (la période d'envol des poussins se terminant souvent dans le mois d'octobre) ni à survivre à leur premier envol. Les données sont toutefois inexistantes quant à cette période de la reproduction.

Dans le **chapitre 4**, l'étude de la relation entre le divorce, l'effort alimentaire et la condition physiologique n'est qu'observationnelle ou corrélationnelle. Ainsi, l'inférence des conclusions obtenues à

l'ensemble de la population reste limitée, la causalité peut être difficilement déterminée et l'étude de toute la complexité des réponses physiologiques observées relève du défi considérant que de nombreux paramètres ne sont ni contrôlés ni mesurés. Toutefois, des mesures ont été mises en place pour diminuer les biais en procédant entre autres à un échantillonnage aléatoire parmi les individus présents dans les nids suivis. Aussi, la relation potentielle entre chacune des variables, la masse corporelle et la date a été évaluée afin d'extraire l'effet de ces variables s'il y avait lieu en utilisant les résidus. Dans le même ordre d'idées, afin que toutes les variables soient comparables entre elles, ce sont les données physiologiques normalisées qui ont été utilisées au lieu des données brutes. De plus certaines variables confondantes extrinsèques (ex. : composition et qualité du repas pré-capture) ou intrinsèques (ex. : infection, niveau d'activité pré-capture) non mesurées ont peut-être biaisé les résultats. Il n'a donc pas été possible d'intégrer ces variables confondantes dans les modèles pour mesurer leur influence dans l'interprétation des résultats. Il aurait également été intéressant de procéder à une analyse multivariée afin d'évaluer l'interaction entre l'ensemble des différentes variables dépendantes et indépendantes mesurées, mais considérant le nombre de paramètres, il aurait fallu un échantillon beaucoup plus important. Il y avait également des données manquantes pour certains tests ou certains individus qui permettaient de procéder ainsi. Afin d'éviter d'interpoler des données et pour faciliter l'interprétation des résultats, il a été privilégié de plutôt réaliser une suite de tests en prenant une seule variable dépendante à la fois.

Dans le **chapitre 5**, les limites présentées pour le chapitre 4 quant à l'aspect corrélational et non expérimental de l'étude s'appliquent également pour le chapitre 5. En revanche, le fait que l'étude soit longitudinale et qu'elle tienne compte ainsi de la variabilité intraindividuelle améliore grandement la qualité et la portée des résultats obtenus.

6.4 Perspectives de recherche

La recherche scientifique s'attarde à l'avancement des connaissances et puisqu'elle a un caractère cyclique, les résultats et conclusions des études scientifiques deviennent alors le tremplin pour le développement des nouvelles perspectives d'études. Cette thèse présentée comme exigence partielle au doctorat en biologie comporte certes ses forces et ses faiblesses, mais elle mérite également d'avoir le potentiel de servir de matériau de base pour faire avancer les domaines de la biologie en général, de l'écologie, du comportement animal, de la physiologie et d'autres domaines connexes. J'utiliserai donc la typologie décrite dans le travail réalisé dans le cadre de mon examen doctoral pour développer des pistes de recherche découlant de ma thèse (**Figure 6.1**).

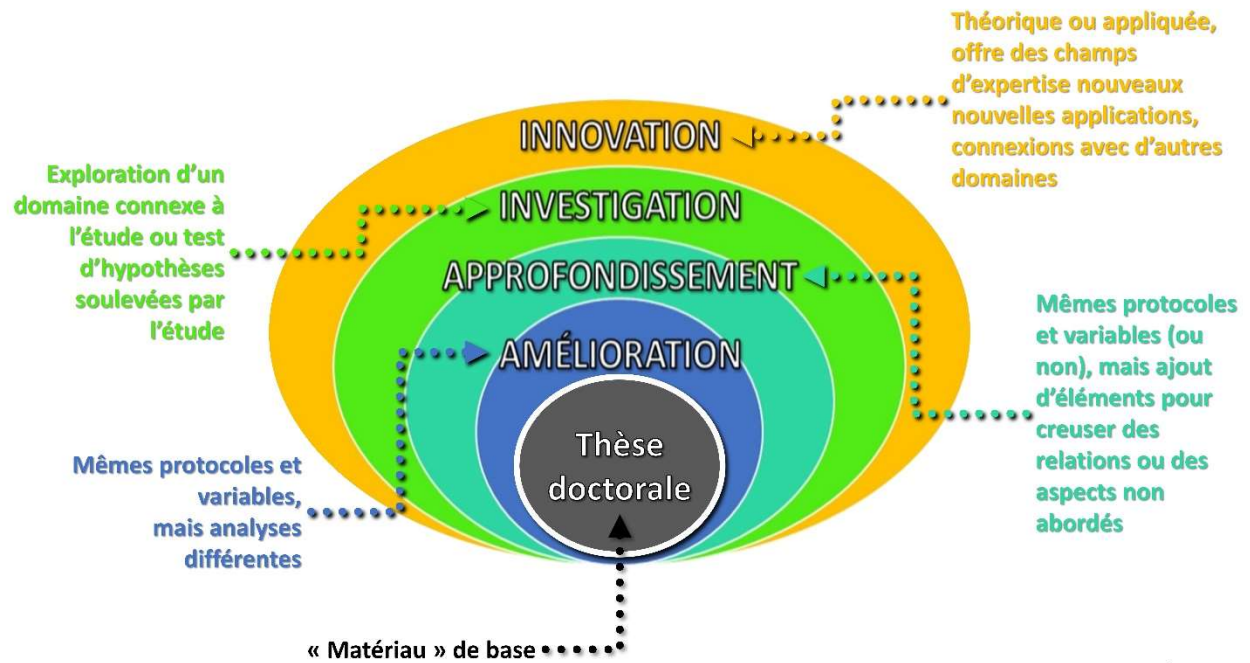


Figure 6.1 Typologie de développement des pistes de recherche possibles découlant de la thèse doctorale.

Selon cette typologie, les niveaux de complexité, de durée, de coûts et de collaborations nécessaires croissent en fonction de l'éloignement du « matériau » de base qu'est la thèse. Il faut alors voir une étude comme une graine qui a le potentiel de germer et de faire croître des idées de plus ou moins grande envergure. Un projet d'*amélioration* conserve le même protocole et possiblement les mêmes variables (réplication de l'étude), mais propose des analyses de données différentes qui visent l'augmentation des qualités d'une étude ou d'un sujet proposé dans une étude. L'*approfondissement* peut conserver, ou non, le protocole et les variables, mais propose d'ajouter des éléments à l'étude afin de creuser des relations ou des aspects non abordés et identifier le mécanisme sous-jacent. L'*investigation* utilise le sujet d'une étude, ainsi que les approfondissements possibles qui ont pu en découler, pour explorer un domaine connexe au sujet d'étude qui pourrait contribuer ultimement à une meilleure connaissance dudit sujet en tentant de répondre à des questions ou en testant expérimentalement des hypothèses explicatives soulevées dans une étude. Enfin, l'*innovation*, théorique ou appliquée, combine les conclusions des niveaux typologiques inférieurs pour faire évoluer un domaine de recherche, offrir des champs d'expertise nouveaux, développer de nouvelles applications ou créer des connexions avec d'autres

domaines d'expertise. Dans ce qui suit, une liste non exhaustive des possibilités sera présentée en utilisant comme « matériau » de base chacun des chapitres (voir **Tableau 6.2**).

Dans le **chapitre 2 (article 1)**, l'objectif était d'évaluer les causes distales du faible succès de reproduction du fou de Bassan à travers l'étude des effets reportés de la période de non-reproduction sur la période de reproduction. Une **AMÉLIORATION** pertinente de l'étude serait d'utiliser un GPS-Argos (ex. : Rainier-S20 tag de Wildlife Computers) au lieu d'un géolocateur et d'un consignateur de plongées (*time-depth recorder, TDR*). Le GPS permettrait d'améliorer la précision de l'estimation des localisations des individus et la combinaison du GPS et du TDR permettrait d'évaluer le comportement d'alimentation pendant la période de non-reproduction. Le GPS, fixé sur le bas du dos ou sur la queue, permettrait l'enregistrement des localisations au 5 à 10 min et la transmission quotidienne via le système Argos. Les différentes phases du comportement d'alimentation (vol de déplacement, pêche, repos sur l'eau) pourraient être déterminées selon la méthode des seuils (Grémillet *et al.*, 2004) ou selon les modèles de Markov cachés (HMM, ex.: moveHMM sur R développé par Michelot *et al.*, 2016). Cette estimation améliorerait l'estimation du temps passé à s'alimenter et permettrait ainsi d'améliorer l'évaluation de l'hypothèse selon laquelle l'augmentation de l'effort d'alimentation pendant la période de non-reproduction affecte le succès de reproduction.

Au lieu d'utiliser des approximations de dépense énergétique pour le vol basées sur le modèle aérodynamique de Pennycuik (1989), un projet d'**APPROFONDISSEMENT** visant à mesurer plus finement la dépense énergétique des oiseaux pendant la période de non-reproduction serait proposé. Une méthode non invasive et permettant d'obtenir un suivi à long terme serait d'utiliser les données d'accélérométrie (*overall dynamic body acceleration – ODBA*) enregistrée par un accéléromètre (ex. : AGM de TechnoSmart inc.) comme proxy de dépense énergétique tel que proposé par Wilson *et al.* (2006). Cette méthode a été validée par Hicks *et al.* (2017) en comparant l'ODBA avec la fréquence cardiaque chez le cormoran huppé (*Gulosus aristotelis*). Il faudrait toutefois effectuer cette même validation chez le fou de Bassan avec un enregistrement de la fréquence cardiaque, telle qu'utilisée par Guillemette et Pelletier dans quelques études pour évaluer la dépense énergétique chez l'eider à duvet (Cabanac et Guillemette, 2001; Guillemette *et al.*, 2002; Guillemette *et al.*, 2004; Pelletier *et al.*, 2007; Pelletier *et al.*, 2008; Guillemette *et al.*, 2017; Guillemette et Pelletier, 2022). Chez ce canard marin, le consignateur de données était implanté dans la cavité abdominale pendant la période d'incubation afin de limiter l'impact sur l'hydrodynamisme et l'aérodynamisme et parce que la femelle eider à duvet passe 95% du temps sur son

nid (Rigou, 2007). Cette quasi-permanence au nid lui laisse de temps de récupérer après l'opération intra-abdominale. En revanche, en raison du comportement plus actif du fou de Bassan pendant la période de reproduction, il serait proposé d'utiliser une méthode moins invasive pour la calibration de l'ODBA en utilisant l'enregistrement de la fréquence cardiaque à partir d'un électrocardiogramme fixé pendant une courte période sur le dos de l'animal (Müller *et al.*, 2017). De cette manière, et sachant que le GPS proposé plus haut permet d'enregistrer la température et d'évaluer ainsi les coûts de thermorégulation, il serait alors possible de tester l'hypothèse selon laquelle les augmentations de dépense énergétique pendant la période de non-reproduction affecte le succès de reproduction.

Afin d'évaluer la nouvelle hypothèse énoncée dans l'article 1 selon laquelle le comportement d'alimentation des fous de Bassan pendant l'hiver affecte la dépense énergétique de la période de non-reproduction et ensuite le succès de reproduction, le projet d'**INVESTIGATION** suivant serait proposé. Ce projet combinerait les propositions 1.1 et 1.2, mais nécessiterait une collaboration avec deux organismes américains qui ont déjà une solide expertise dans le suivi d'oiseaux marins en mer pendant la période d'hivernage : *Terra Mar Applied Sciences* (TMAS) et le *National Oceanic and Atmospheric Administration* (NOAA). Des équipes de TMAS patrouillent déjà le golfe du Mexique pendant l'hiver afin d'effectuer le suivi des oiseaux marins dans le cadre du programme *Gulf of Mexico Marine Assessment Program for Protected Species* (GoMMAPPS). Des observateurs en mer engagés par le NOAA peuvent également être présents sur des bateaux de pêche dans l'Atlantique et dans le golfe du Mexique. Il s'agirait alors de donner l'accès aux données Argos à un réseau d'observateurs de TMAS et NOAA afin qu'ils localisent les nicheurs de l'île Bonaventure dans leurs aires d'hivernage. Des discussions ont d'ailleurs déjà été entreprises avec Christopher Haney de TMAS il y a deux ans pour débiter une potentielle collaboration de ce type-là pour couvrir le golfe du Mexique. La même démarche pourrait être effectuée avec d'autres équipes d'observateurs du NOAA pour couvrir la section de l'Atlantique et principalement la baie de Chesapeake, là où la majorité des fous de Bassan qui nichent à l'île Bonaventure et qui hivernent dans l'Atlantique se retrouvent. Bien qu'il existe différentes méthodes pour évaluer le régime alimentaire des oiseaux en mer (Barrett *et al.*, 2007), dans ce cas-ci, la moins invasive (non létale) et la plus réaliste serait d'observer les groupes d'oiseaux en alimentation (à l'intérieur desquels les individus recherchés auraient été localisés) et d'identifier les proies en combinant l'observation visuelle du comportement des fous de Bassan et l'échantillonnage en mer ou le suivi acoustique avec échosondeur des proies. Selon cette proposition, on pourrait tester la prédiction selon laquelle les fous de Bassan qui hivernent dans le GM dépensent moins d'énergie en raison d'une réduction de l'effort alimentaire et d'une plus grande disponibilité des proies.

On pourrait également évaluer l'influence des variations de la dépense d'énergie et du comportement alimentaire pendant la non-reproduction sur le succès de reproduction.

Comme projet d'**INNOVATION**, l'idée serait de tester expérimentalement l'hypothèse selon laquelle les conditions liées à l'acquisition et à la dépense d'énergie pendant la période de non-reproduction influencent le succès de reproduction. Afin de faciliter la mise en place d'un cadre expérimental, il serait proposé d'utiliser une espèce modèle de plus petite taille et facile à élever en cage (ex. : diamants mandarins, *Taeniopygia guttata*). Les « conditions de non-reproduction » suivantes seraient mises en place et comparées : température faible/alimentation limitée, température faible/alimentation ad libitum, température optimale/alimentation limitée et température optimale/alimentation ad libitum (contrôle). L'aspect innovant serait la combinaison de différentes approches : comportement, apprentissage profond et physiologie. En effet, l'évaluation de l'effet de ces conditions sur le comportement et la reproduction serait effectuée à différentes échelles temporelles en utilisant des caméras et un programme automatisé de suivi développé grâce à l'intelligence artificielle (tel que proposé par Williams et DeLeon, 2019). Ce programme de suivi permettrait d'évaluer rapidement les effets des conditions de non-reproduction sur les facteurs-clés potentiellement affectés pendant la reproduction : phénologie (date de ponte, éclosion et envol), succès de reproduction (de ponte, éclosion, envol) et comportement (attente au nid, fréquence de nourrissage). En parallèle avec ce suivi, des prélèvements sanguins seraient effectués aux périodes suivantes afin d'évaluer le coût physiologique des conditions de non-reproduction : au début de la période de non-reproduction, au milieu de cette période, avant la ponte, pendant l'incubation, pendant le nourrissage et après la période de reproduction. Les indices suivants seraient mesurés (tels que décrits dans les articles 3 et 4) : indices de stress à court terme avec le ratio hétérophiles/lymphocytes (Davis *et al.*, 2008) et des marqueurs de stress oxydant (ex. : TBARS, capacité antioxydante totale) (Beaulieu et Costantini, 2014; Costantini *et al.*, 2014) ainsi que la mesure de la longueur et de la dynamique des télomères comme indice de stress cumulé à long terme (Sudyka, 2019; Atema *et al.*, 2021; Benowitz-Fredericks *et al.*, 2022).

Dans le **chapitre 3 (article 2)**, l'objectif général était d'étudier les causes proximales du faible succès de reproduction du fou de Bassan et de mettre en lumière ses capacités d'ajustement phénotypiques sur le plan comportemental. Le divorce suivant un échec de reproduction a été mis de l'avant comme stratégie comportementale assurant une augmentation du succès de reproduction lors de conditions d'alimentation difficiles pendant la reproduction. Comme projet d'**AMÉLIORATION**, il serait

proposé d'évaluer l'influence du sexe sur l'occurrence du taux de divorce sur les plans populationnel et individuel. Le sexe-ratio jouerait un rôle central chez les oiseaux monogames sociaux et les ratios déséquilibrés influenceraient les comportements sociaux tels que l'appariement, les soins parentaux, mais aussi le divorce (Liker *et al.*, 2014; Sun *et al.*, 2022a). Par exemple, selon une étude phylogénétique comparée (Liker *et al.*, 2014), le taux de divorce serait supérieur dans les populations d'oiseaux où le sexe-ratio est biaisé en faveur des femelles. Il serait donc proposé de débiter un programme pluriannuel de suivi du sexe-ratio de la population de fous de Bassan en évaluant le sexe-ratio des jeunes à l'envol et le taux de survie en fonction du sexe (Becker *et al.*, 2008). Au niveau individuel, on pourrait reprendre les analyses décrites dans l'article 2 en ajoutant une analyse comparée de la probabilité de divorce en fonction du sexe.

Comme projet d'**APPROFONDISSEMENT**, il serait intéressant de tester l'effet d'autres caractéristiques individuelles sur la probabilité de divorcer (âge, personnalité et environnement social). Par exemple, l'âge (ou l'expérience de reproduction) a été mis en évidence comme variable affectant la propension au divorce, le divorce étant plus fréquent chez les partenaires plus jeunes (Ens *et al.*, 1993). De plus, il a récemment été démontré que la personnalité (selon l'axe crainte-témérité) pouvait prédire l'occurrence du divorce chez les mâles albatros hurleur (*Diomedea exulans*) (Sun *et al.*, 2022b). Les mâles plus craintifs présentaient des taux de divorce plus élevés que les mâles téméraires, mais cette relation n'a pas été observée chez les femelles. Un test de réponse à un nouvel objet pourrait donc être réalisé afin de positionner chaque fou de Bassan sur un axe crainte-témérité (Gosling et John, 1999; Sih *et al.*, 2004) et ainsi, évaluer l'influence de la personnalité sur la probabilité de divorce. L'environnement social influence également l'appariement des partenaires (ou le rappariement après un changement de partenaire) au niveau individuel (Culina *et al.*, 2015a). Par conséquent, le niveau de labilité sociale (c'est-à-dire la position sociale d'un individu au sein d'un groupe et le niveau d'interactions qu'il entretient avec d'autres individus) pourrait influencer la probabilité de divorce. En utilisant le cadre conceptuel de la théorie des réseaux sociaux (*social network analysis – SNA*), nous pourrions calculer par exemple l'indice de centralité d'interconnectivité (*betweenness centrality index – BCI*) (Farine et Whitehead, 2015) à partir de toutes les interactions interindividuelles observées au nid pendant toutes les années du suivi (2009-2019). Or, les individus entretenant un plus grand nombre d'interactions devraient également être ceux qui peuvent potentiellement être plus susceptibles de changer de partenaire.

Un projet d'**INVESTIGATION** inspiré de l'article 2 pourrait servir à tester l'hypothèse selon laquelle le divorce, considérant l'augmentation d'effort potentiel lors du rattachement, peut affecter la survie des fous de Bassan. Au niveau populationnel, il serait intéressant de comparer la survie des individus qui divorcent de ceux qui restent avec les mêmes partenaires en utilisant des analyses de survie selon les modèles de capture-marquage-recapture de Cormack-Jolly-Seber (Lebreton *et al.*, 1992). Si l'augmentation d'effort liée au divorce et au rattachement nuit aux fous de Bassan, on devrait s'attendre à avoir un taux de survie plus faible chez les individus qui divorcent plus. Au niveau intra-individuel, la dynamique des télomères (longueur, taux de changement et ratio taux de changement/longueur) pourrait être utilisée pour évaluer l'espérance de vie résiduelle d'un individu (Hausmann *et al.*, 2003; Epel *et al.*, 2004; Hausmann *et al.*, 2005) en fonction de la fréquence passée de divorce dans la base de données de 2009 à 2019. De la même manière qu'au niveau populationnel, les individus chez qui on a observé une plus grande fréquence de divorce devraient avoir un taux de réduction des télomères plus rapide que les individus qui restent avec le même partenaire.

Pour ce qui est du projet d'**INNOVATION**, l'idée serait de développer un projet multicritère et multiapproche afin de vérifier si la similarité ou la compatibilité interindividuelle au sein d'un couple influence la probabilité de divorce. Selon l'approche génétique, deux théories s'opposent quant au choix des partenaires chez une variété d'espèces monogames : l'hypothèse de l'hétérozygotie-des-bons-gènes (Brown, 1997) et l'hypothèse de l'accouplement disassortatif (Tregenza et Wedell, 2000). Selon la première hypothèse, les femelles choisiraient des mâles avec un haut niveau d'hétérozygotie afin d'assurer la production d'une descendance plus diversifiée. Selon la seconde hypothèse, les génotypes des mâles et des femelles sont tout aussi importants à considérer, mais les femelles choisiraient les mâles génétiquement les plus différents d'elles-mêmes. Chez les vertébrés, l'analyse du complexe majeur d'histocompatibilité (CMH) a été utilisé depuis longtemps pour tester ces hypothèses (Brown et Eklund, 1994). Le CMH est un groupe de gènes impliqué principalement dans l'immunité. Il est connu pour être hautement polymorphique et présentant une grande hétérozygotie (ex.: il y aurait plus de 100 allèles différents dans chacun des locus impliqués chez la souris domestique, Klein, 1986). En revanche, on en sait encore peu quant au processus de sélection des partenaires basé sur le CMH ou en d'autres mots, comment un individu choisi son partenaire en fonction du génotype de son partenaire? L'idée du projet d'**INNOVATION** serait de proposer une étude corrélationnelle chez le fou de Bassan en milieu naturel dans lequel on mesurerait et comparerait le CMH des individus avant et après le divorce (l'hétérozygotie de chacun des partenaires et la dissimilarité génétique entre les partenaires des couples présents et passés).

Basé sur les suivis annuels de la reproduction, on serait en mesure d'identifier sur le terrain les couples passés et présents. Ensuite, afin de comprendre comment s'exprime le choix de partenaire, on comparerait les phénotypes des partenaires passés et présents selon différentes approches: l'âge, la morphologie (taille, masse), les marqueurs d'environnement social (ex.: indice de centralité d'interconnectivité), la personnalité (position sur l'axe crainte-témérité), le comportement alimentaire (temps en mer, distances parcourues), l'immunité (formule leucocytaire) et la régulation du stress à court et long terme (stress oxydant, indices hématologiques, hormones liées au stress [corticotérocortine], la dynamique télomérique). Une analyse en apprentissage machine de type forêt aléatoire permettrait de mettre en évidence la ou les variables qui prédisent mieux la probabilité de divorcer chez le fou de Bassan (Capitaine *et al.*, 2021) et une régression logistique permettrait de tester les deux hypothèses portant sur l'appariement des fous de Bassan.

Dans le **chapitre 4 (article 3)**, l'objectif principal était d'étudier la relation entre le statut de partenariat, l'effort parental, le statut nutritionnel et le stress oxydant chez le fou de Bassan. Un projet d'**AMÉLIORATION** serait de reprendre les données de l'article et d'effectuer une analyse comparative entre les deux partenaires d'un couple afin d'évaluer le partage de l'effort parental et des impacts sur la condition corporelle pendant les différentes phases de la reproduction avant et après le divorce. La biparentalité est obligatoire chez les oiseaux marins (Cockburn, 2006), mais une grande variété de partage existe : du partage égal (Hinde et Kilner, 2007) au partage inégal dans lequel un individu minimise son investissement au détriment de l'autre (Houston *et al.*, 2005). De plus, la coordination de l'effort parental diminuerait avec l'âge chez les oiseaux longévifs (Patrick *et al.*, 2020). On pourrait donc s'attendre à ce que les couples nouvellement formés d'individus plus âgés subissent un déséquilibre plus important et que ceci affecte plus leur condition corporelle.

Comme projet d'**APPROFONDISSEMENT**, il est proposé d'évaluer l'effet de la personnalité sur la modulation de l'impact du divorce sur l'effort alimentaire et le stress. La personnalité (déterminée selon l'axe crainte-témérité) peut prédire l'occurrence du divorce chez les oiseaux marins longévifs (Sun *et al.*, 2022b). Elle influence également leur comportement d'alimentation : les individus plus téméraires se nourrissant plus près de la colonie et ceux plus craintifs se déplaçant sur de plus grandes distances afin de se nourrir (Patrick et Weimerskirch, 2014). De plus, la réaction au stress varie en fonction de la personnalité chez les oiseaux (Groothuis et Carere, 2005; Carere *et al.*, 2010). Par conséquent, on peut supposer que

l'effort alimentaire et le niveau de stress oxydant suivant le rapprochement avec un nouveau partenaire seraient influencés par le type de personnalité.

Le projet d'**INVESTIGATION** serait de tester expérimentalement l'hypothèse selon laquelle l'augmentation de l'effort parental suivant le rapprochement est causé par un manque de synchronisme entre les deux partenaires et la compensation comportementale par l'un des deux partenaires. À partir du suivi des couples de fous de Bassan, il faudrait en début de saison localiser les nouveaux couples (dû au divorce ou à la perte du partenaire) ainsi que les couples fidèles. L'idée serait d'augmenter expérimentalement la charge de travail (et potentiellement l'activité métabolique) de l'un des deux partenaires pendant la période de reproduction en diminuant la capacité de vol. Différentes méthodes ont été proposées pour créer un handicap artificiel chez les oiseaux (ex. : ajout de poids, taille des plumes), mais la plus éthique à utiliser chez le fou de Bassan serait sans doute celle de coller ensemble les deux plus longues rémiges de chacune des ailes tel que testé par Bijleveld et Mullers (2009) avec le fou du Cap (*Morus capensis*). Cette méthode a l'avantage d'être réversible immédiatement parce que le ruban collant peut être retiré à tout moment sans endommager les plumes et il tombe de lui-même après quelque temps si l'oiseau n'est pas recapturé. Il y aurait quatre groupes « traitement » et deux groupes « contrôle » : nouveau couple avec femelle handicapée, nouveau couple avec mâle handicapé, couple fidèle avec femelle handicapée, couple fidèle avec mâle handicapé et deux groupes de couples sans traitement (nouveaux ou fidèles). Il serait attendu que les individus handicapés diminuent leurs soins apportés au poussin et que dans ce cas, le partenaire non manipulé augmente indirectement son effort parental. L'effort parental serait mesuré à l'aide de tracés GPS pour suivre le comportement alimentation et le temps passé au nid. Aussi, afin de tester la théorie des histoires de vie selon laquelle les espèces longévives vont investir plus dans leur survie que dans leur reproduction (Stearns, 1992; Flatt *et al.*, 2011), il faudrait également évaluer le succès de reproduction des couples ainsi que le taux de croissance des poussins tout en évaluant les variations de masse des adultes ainsi que des marqueurs de stress oxydant, considérant que la régulation du stress oxydant est un facteur d'importance dans la compréhension des mécanismes impliqués dans les compromis survie-reproduction (Monaghan *et al.*, 2009).

Quant au projet d'**INNOVATION**, il consisterait à développer un système automatisé de suivi de la reproduction et de l'effort parental au nid basé sur l'imagerie vidéo et l'intelligence artificielle. Les suivis à long terme des oiseaux marins permettent de répondre à de nombreuses questions en ornithologie marine et ils sont essentiels pour la conservation des espèces (Wooller *et al.*, 1992). Ils permettent entre

autres d'évaluer les tendances à long terme de l'effectif des populations d'oiseaux et de les mettre en relation avec des paramètres environnementaux, tels que l'abondance des proies (Guillemette *et al.*, 2018). Toutefois, la réalisation de suivis à long terme posent de nombreux défis : ils sont peu financés par les organismes subventionnaires, ce sont des activités exigeantes en temps, ils nécessitent du personnel de terrain bien formé qui doit être mobilisé pour une longue période dans des endroits isolés, etc. (Nichols et Williams, 2006).

Par conséquent, c'est dans ce contexte que serait proposé d'installer des caméras vidéo dans différentes colonies de fous de Bassan. Les réseaux de caméras autonomes déployées dans différentes colonies peuvent offrir une solution pour augmenter l'étendue spatiale et temporelle des suivis écologiques à long terme à moindre coût et de manière non invasive (Newbery et Southwell, 2009). L'application généralisée de ce type de systèmes d'enregistrement pourrait d'ailleurs être bénéfique pour la normalisation et la standardisation de la prise de données dans le temps comme dans l'espace pour le suivi de la phénologie et de la reproduction des oiseaux marins (Hinke *et al.*, 2018). De plus, les progrès récents et rapides en analyses automatisées d'images, via l'utilisation de l'intelligence artificielle, accroissent la pertinence d'utiliser la photographie ou la vidéo numérique pour faciliter et/ou remplacer les méthodes traditionnelles de suivi des oiseaux marins (Edney et Wood, 2021). L'idée serait donc de développer un programme de vision artificielle en apprentissage profond basé sur des réseaux de neurones convolutifs (Du *et al.*, 2016). Ces réseaux ont l'avantage de demander peu ou pas de prétraitement des images et ils « apprennent » à modéliser la transformation mathématique qui associe des exemples d'images (ex. : image de fou de Bassan adulte) et leur interprétation (ex. : catégorie « fou de Bassan adulte »). Cette étape d'annotation d'images est ensuite suivie par des phases d'entraînement et de tests avec du contenu inédit (Dhruv et Naskar, 2020). Les réseaux de neurones convolutifs sont plus efficaces face aux défis de classification des images à grain fin, où les variations interclasses qui déterminent la différence dans la classification sont petites (Xiao *et al.*, 2015). La reconnaissance d'espèces d'oiseaux, de leurs groupes d'âges, de leurs prédateurs ou de leurs comportements appartient justement à cette catégorie de défi de vision par ordinateur. Afin de faciliter l'identification des individus, il serait proposé de baguer les individus avec quatre bagues de couleurs différentes afin d'inclure dans le programme une reconnaissance des individus et non pas seulement des espèces et des classes d'âges. Ce système de caméras automatisés, combiné au programme d'intelligence artificielle, permettrait pendant la saison de reproduction d'évaluer automatiquement, saison après saison, les éléments suivants : phénologie (arrivée des parents, date de ponte, date d'éclosion, date de l'envol, départ des parents),

succès de reproduction (succès de la ponte, de l'éclosion et de l'envol), comportement parental (temps passé au nid et fréquence d'alimentation de chaque parent), fidélité (au partenaire et au nid) et évaluation des causes de mortalité des poussins (attaques intraspécifiques, prédation).

Enfin, dans le **chapitre 5 (article 4)**, l'objectif principal consistait à évaluer les coûts physiologiques liés aux conditions annuelles de reproduction et à la flexibilité comportementale. Un projet d'**AMÉLIORATION** consisterait à évaluer l'effet de l'âge (ou de l'expérience de reproduction en absence de données d'âge exact) dans les interactions entre le changement de partenaires et l'état de santé des individus en ajoutant cette variable aux analyses effectuées. Sachant que, chez certaines espèces d'oiseaux marins, il y a une forte relation entre l'âge et la fidélité au partenaire (Pyle *et al.*, 2001), on pourrait s'attendre à voir un effet de l'âge dans la composition des couples fidèles et divorcés. On pourrait également supposer que les coûts physiologiques associés à l'effort parental soient plus importants chez les individus plus âgés, comme ça pourrait être le cas chez les mammifères (Ricklefs, 2010). Cependant, les oiseaux, et en particulier les oiseaux marins, sont remarquables pour leur longévité (comparés à des mammifères de même taille). Le maintien prolongé des mécanismes de régulation du stress oxydant serait indépendant de l'âge chez ces espèces (Urvik *et al.*, 2016), ce qui retarderait donc la sénescence et leur vieillissement. L'ajout de cette variable mériterait d'être évalué afin de voir si c'est également le cas chez le fou de Bassan avec tous les biomarqueurs mesurés dans l'article 4.

Comme projet d'**APPROFONDISSEMENT**, il serait proposé d'évaluer si la localisation et les caractéristiques des aires de pêche influencent la composition en acides gras du plasma et des cellules sanguines du fou de Bassan. Comme plusieurs autres prédateurs, les oiseaux marins sont des échantillonneurs efficaces de leur environnement et de leur population de proies. Par exemple, il a été démontré que l'abondance relative des acides gras plasmatiques variaient en fonction du régime alimentaire entre des types de proies contrastés chez les oiseaux marins (Käkälä *et al.*, 2005; Käkälä *et al.*, 2007). Or, si leur régime alimentaire affecte leur composition en acides gras et que ceux-ci proviennent de leurs proies, les variations des profils d'acides gras mesurés chez les fous de Bassan pourraient nous renseigner sur leur diète (Iverson *et al.*, 2007) et sur la variation de la qualité des zones de pêche visitées par le fou de Bassan en termes d'acides gras disponibles. Les acides gras oméga-3 sont bénéfiques chez les oiseaux marins pour accélérer la croissance et la cognition des jeunes (Twining *et al.*, 2016; Lamarre *et al.*, 2021) et ils seraient des précurseurs pour la formation de molécules inhibitrices de l'inflammation et de la carcinogenèse (Larsson *et al.*, 2004). Les omega-3 qui contribuent le plus à ces effets positifs sont

l'acide eicosapentaénoïque (EPA) et l'acide docosahexaénoïque (DHA) et ils ne sont pas synthétisés chez les prédateurs. Ils sont produits tout au bas de la chaîne alimentaire dans les écosystèmes marins, c'est-à-dire le phytoplancton, et ils s'accumulent dans le zooplancton et dans les poissons qui les consomment (Hixson *et al.*, 2015). La production d'EPA et de DHA par le phytoplancton est dépendante de la santé des écosystèmes. La pollution, l'acidification des milieux et l'augmentation de la température de l'eau font partie des facteurs qui peuvent nuire à cette production (Doney *et al.*, 2009; Doney *et al.*, 2012). Par conséquent, un projet visant à identifier les zones de pêche des fous de Bassan et la composition en acides gras plasmatiques permettraient dans un premier temps de relier des profils d'acides gras à des zones géographiques de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Ensuite, les caractéristiques physicochimiques des zones de pêche pourraient être évaluées en utilisant les données de l'Observatoire global du Saint-Laurent (OGSL) afin d'expliquer les variations observées au niveau des profils d'acides gras.

Un projet d'**INVESTIGATION** pourrait être de tester de manière expérimentale et longitudinale (intra-individuelle) l'effet de l'effort alimentaire et la qualité de l'alimentation sur le taux de changement des télomères en tenant compte des paramètres individuels liés au sexe, à la morphologie, à la personnalité, au statut nutritionnel et au stress oxydant selon différentes échelles temporelles. La longueur des télomères est fortement influencée par l'intensité du comportement alimentaire (Young *et al.*, 2015), mais elle peut varier également en fonction de l'âge (Hausmann et Vleck, 2002), de la qualité individuelle (ou de l'espérance de vie résiduelle) (Monaghan et Hausmann, 2006), du succès de reproduction (Bauch *et al.*, 2013) et de l'utilisation de l'habitat (Angelier *et al.*, 2013). Considérant également que le régime alimentaire (Noguera, 2017), la composition en acides gras des proies (Seo *et al.*, 2022) et le stress oxydant (Von Zglinicki, 2000) influencent la dynamique télomérique, il serait bienvenu de mettre en place un cadre expérimental pour évaluer l'influence de la qualité de la nourriture (ratio oméga-6/oméga-3) et de l'effort alimentaire (temps, distance) sur le taux de changement des télomères. En collaboration avec le Laboratoire d'écophysiologie aviaire de l'UQAR, et en utilisant une espèce modèle plus facile à élever en captivité (ex. : diamants mandarins, *Taeniopygia guttata*), on pourrait étudier des oiseaux pendant un an en variant les combinaisons possibles des conditions suivantes : quantité de nourriture (ad libitum/limitée), qualité de la nourriture (ratio oméga-6/oméga-3 élevé ou faible) et distance à parcourir pour s'alimenter (à proximité du nid, éloigné du nid). Des prélèvements sanguins pourraient être effectués avant la ponte, pendant l'incubation, pendant le nourrissage des poussins, après la reproduction, pendant la période d'hiver et juste avant la ponte suivante afin d'effectuer des analyses de statut nutritionnel, de stress oxydant et de dynamique télomérique.

Enfin, le dernier projet d'**INNOVATION** serait de développer un réseau à l'échelle d'un écosystème pour mesurer l'influence des perturbations d'origine anthropique sur l'état de santé des animaux, selon une approche longitudinale et peu invasive. Les perturbations anthropiques sont connues pour affecter les animaux à différents niveaux : au niveau de la survie (Gibson *et al.*, 2018), de la reproduction (Walker *et al.*, 2006), de la survie des poussins (Ruhlen *et al.*, 2003) et de l'utilisation de l'habitat et des mouvements (Doherty *et al.*, 2021). En revanche, on en sait moins sur l'influence des perturbations anthropiques sur la santé des individus en milieu naturel et encore peu sur la dynamique des télomères. En revanche, on sait que les oiseaux exposés à un habitat de moindre qualité vont présenter un taux de rétrécissement des télomères plus rapide (Angelier *et al.*, 2013). Une étude expérimentale en milieu naturel vient également de démontrer que des perturbations de faible intensité pouvaient raccourcir plus rapidement les télomères des adultes pendant la période de reproduction et que cette variation se reflétait ensuite dans la génération suivante (Tablado *et al.*, 2022). Le projet d'**INNOVATION** proposé permettrait d'évaluer les effets à grande échelle de perturbations anthropiques (ex. : coupes forestières, construction de routes, pollution, etc.) sur le stress cumulé des populations animales qui habitent un territoire donné. Ce réseau serait muni de systèmes de trappes à poils pour les mammifères (avec caméras de chasse) ou des nichoirs à oiseaux (pour récolter des plumes ou des coquilles d'œufs), selon un plan d'échantillonnage aléatoire dans des territoires perturbés et non perturbés. Ces méthodes de collecte d'ADN non invasives ont peu d'impacts sur les animaux mais sont reconnues pour être équivalentes ou plus efficaces que les méthodes plus invasives, moins chères et plus rapides dans la récolte de matériel génétique animal (Zemanova, 2021). Or, à partir des poils ou des plumes récoltés, de l'ADN serait extrait des cellules épithéliales situées au bout des structures tégumentaires (De Volo *et al.*, 2008). Ensuite des analyses génétiques permettraient d'identifier les espèces, les individus, leur sexe de même que mesurer la longueur des télomères. La détection des espèces se ferait en utilisant des métacodebarres tel qu'utilisés pour la détection d'espèces avec de l'ADN environnemental (Leempoel *et al.*, 2020). L'identification des individus seraient faite via l'amplification d'un ensemble de microsatellites propres à certains groupes d'espèces (Monteiro *et al.*, 2014). La détermination du sexe et de la dynamique télomérique serait réalisée de manière similaire à ce qui est proposé dans la thèse, mais le protocole serait adapté (ex. : choix des amorces, temps et température d'élongation en qPCR, etc.) aux espèces détectées. Ce genre de système de suivi non invasif et à long terme serait hautement bénéfique dans le contexte actuel du déclin de la biodiversité afin d'identifier les territoires problématiques, les répercussions sur la faune et afin de mettre en place des mesures de conservation.

Tableau 6.2 Exemples de pistes de recherche découlant de la thèse doctorale en biologie de David Pelletier

« Matériau » de base	Niveau typologique de développement	Objectif général	Méthodologie générale proposée
Article 1 (chapitre 2)	1.1 Amélioration	Estimer plus précisément les déplacements associés au comportement d'alimentation pour le relier au succès de reproduction.	<ul style="list-style-type: none"> • Installer un GPS avec antenne Argos sur la queue ou le bas du dos du fou de Bassan (au lieu d'un géolocaliseur) et d'un consigneur de plongées (<i>time-depth recorder, TDR</i>) sur la patte avant le départ pour la migration d'automne; analyse comportementale des données GPS et TDR.
	1.2 Approfondissement	Mesurer la dépense énergétique pendant le cycle annuel pour la relier au succès de reproduction.	<ul style="list-style-type: none"> • Méthodologie de 1.1. • Utiliser aussi un accéléromètre pour évaluer la dépense énergétique ou enregistreur externe de fréquence cardiaque. • Calibrer les mesures d'accélérométrie pendant la reproduction avec l'enregistrement de la fréquence cardiaque via des consigneurs externes d'enregistrement d'électrocardiogramme.
	1.3 Investigation	Tester l'hypothèse selon laquelle le comportement d'alimentation des fous de Bassan du golfe du Mexique est plus avantageux que celui des fous de Bassan de l'Atlantique.	<ul style="list-style-type: none"> • Méthodologie de 1.1 et 1.2. • Localiser les fous de Bassan dans les aires d'hivernage du golfe du Mexique et de l'Atlantique afin d'évaluer le régime alimentaire et les conditions d'alimentation. • Collaborer avec Christopher Haney (de Terra Mar Applied Sciences, LLC) et le Woods Hole Oceanographic Institution (WHOI) pour la capture (démarches déjà entreprises).
	1.4 Innovation	Tester expérimentalement l'hypothèse selon laquelle les conditions liées à l'acquisition et à la dépense d'énergie pendant la période de non-reproduction influencent le succès de reproduction.	<ul style="list-style-type: none"> • Changer d'espèce modèle pour faciliter la mise en place d'un cadre expérimental avec une espèce modèle plus facile à élever que le fou de Bassan. • Assurer le suivi d'oiseaux placés en cage pendant un an en débutant par les quatre « conditions d'hivernage » suivantes : température faible/alimentation limitée, température faible/alimentation ad libitum, température optimale/alimentation limitée, température optimale/alimentation ad libitum (contrôle) et mesurer l'effet sur la phénologie, le succès et le comportement de reproduction. • Développer un programme de suivi automatisé basé sur la vidéo numérique et l'intelligence artificielle. • Mesurer les indices hématologiques de stress, le stress oxydant (court terme) et la dynamique des télomères (stress cumulé à long terme) des individus. • Collaborer avec François Vézina du laboratoire d'écophysiologie aviaire de l'UQAR et avec le Centre de développement et de recherche en intelligence numérique (CDRIN) du Cégep de Matane.

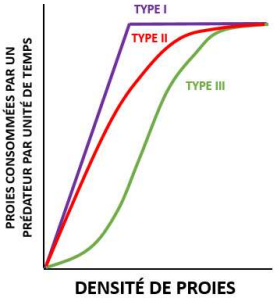
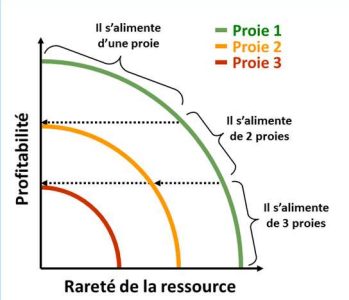
« Matériau » de base	Niveau typologique de développement des pistes de recherche	Objectif général	Méthodologie générale proposée
Article 2 (chapitre 3)	2.1 Amélioration	Évaluer l'influence du sexe sur le taux de divorce	<ul style="list-style-type: none"> • Évaluer le sexe ratio dans la colonie et son influence sur le taux de divorce au niveau populationnel • Utiliser la variable « sexe » pour évaluer si le divorce avantage ou désavantage l'un des deux sexes au niveau individuel.
	2.2 Approfondissement	Tester l'influence de caractéristiques individuelles (âge, personnalité, labilité sociale) sur la probabilité de divorcer	<ul style="list-style-type: none"> • Déterminer l'âge minimal à l'aide des relevés de baguage, évaluer la personnalité avec le test de réponse à un nouvel objet (axe craintif-téméraire) et évaluer le niveau d'interactions des individus avec leurs pairs selon la théorie des réseaux sociaux et les effets de ces variables sur l'occurrence du divorce.
	2.3 Investigation	Tester l'hypothèse selon laquelle le divorce peut affecter la survie potentielle des fous de Bassan	<ul style="list-style-type: none"> • Au niveau populationnel, comparer les probabilités de survie des fous qui divorcent de ceux qui restent avec le même partenaire selon les modèles de capture-marquage-recapture de Cormack-Jolly-Seber. • Au niveau individuel, évaluer l'influence de la fréquence de divorce sur l'espérance de vie potentielle des individus selon l'étude de la dynamique télomérique des cellules sanguines.
	2.4 Innovation	Évaluer si la similarité/compatibilité entre deux partenaires influence la probabilité de divorce	<ul style="list-style-type: none"> • Mesurer et évaluer la distance entre les deux partenaires selon des caractéristiques morphologiques (taille, masse), physiologiques (marqueurs de stress, indices hématologiques, hormones liées à la parentalité [prolactine, ocytocine]) et génétiques (gènes de complexes majeurs d'histocompatibilité et microsatellites) entre les deux partenaires d'un couple pour évaluer la propension au divorce.
Article 3 (chapitre 4)	3.1 Amélioration	Comparer l'influence du divorce sur l'effort parental et la condition corporelle au niveau des couples nouvellement appariés pour comparer l'effet sur chacun des partenaires.	<ul style="list-style-type: none"> • Reprendre la méthodologie de l'article mais en comparant les résultats entre les deux partenaires d'un même couple et en considérant l'âge comme covariable.

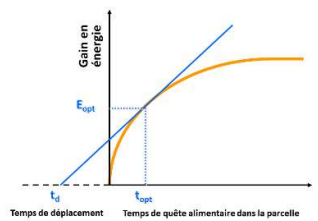
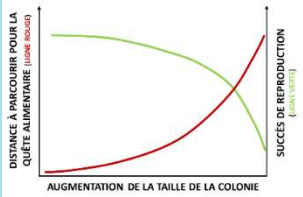
« Matériau » de base	Niveau typologique de développement des pistes de recherche	Objectif général	Méthodologie générale proposée
Article 3 (chapitre 4)	3.2 Approfondissement	Évaluer l'effet de la personnalité sur l'impact que peut avoir le divorce sur l'effort alimentaire et le stress	<ul style="list-style-type: none"> • Effectuer un test de réponse à un nouvel objet afin de déterminer le type de personnalité de chaque individu selon un axe crainte-témérité. • Reprendre les analyses portant sur l'effort parental et le stress.
	3.3 Investigation	Tester expérimentalement l'hypothèse selon laquelle l'augmentation de l'effort parental suivant le rapprochement est causé par un manque de synchronisme entre les deux partenaires et la compensation comportementale de l'un des deux partenaires.	<ul style="list-style-type: none"> • Localiser des couples de fous de Bassan nouvellement formés et ajouter un handicap non permanent à un des partenaires. • Déterminer le sexe des individus par des analyses génétiques. • Utiliser des GPS pour mesurer l'effort d'alimentation et le temps passé au nid. • Mesurer la croissance des poussins et le succès de reproduction des couples. • Mesurer la masse et un marqueur de stress oxydant chez les adultes.
	3.4 Innovation	Développer un système automatisé du suivi de la reproduction et de l'effort parental au nid basé sur l'imagerie vidéo et l'intelligence artificielle.	<ul style="list-style-type: none"> • Installer un système de caméras vidéo à la colonie et développer un modèle d'intelligence artificielle (IA) capable de reconnaître les fous de Bassan. • Mettre des ensembles de quatre bagues colorées aux pattes des individus pour identifier à distance les individus. • Annoter des images et entraîner les modèles d'IA pour reconnaître les classes d'âges (œuf, oisillon, poussin avec duvet, juvénile, immature, adulte), les individus (basé sur les codes de couleurs des bagues) et certains comportements (nourrissage). • Programmer une application pour : au niveau de la saison, mesurer le temps passé au nid de chacun des partenaires et la fréquence d'alimentation en fonction du temps (journalier et saison); entre les saisons, évaluer le taux de changement de partenaires. • Collaborer avec le Centre de développement et de recherche en intelligence numérique (CDRIN) du Cégep de Matane.

« Matériau » de base	Niveau typologique de développement des pistes de recherche	Objectif général	Méthodologie générale proposée
Article 4 (chapitre 5)	4.1 Amélioration	Évaluer l'effet de l'âge dans les interactions entre le changement de partenaires et l'état de santé	<ul style="list-style-type: none"> • Refaire les analyses de l'article 4 en ajoutant la variable âge (ou expérience).
	4.2 Approfondissement	Évaluer si la localisation et les aires de pêche influencent la composition en acides gras du plasma	<ul style="list-style-type: none"> • À partir des données GPS, déterminer les zones de pêche (<i>area-restricted search – ARS</i>) des individus et caractériser ces zones (température, chlorophylle a) avec les données disponibles sur le site de l'Observatoire global du Saint-Laurent.
	4.3 Investigation	Tester expérimentalement et de manière longitudinale l'effet de l'effort alimentaire et la qualité de l'alimentation sur le taux de changement des télomères en tenant compte des paramètres individuels liés au sexe, à la morphologie, à la personnalité, au statut nutritionnel et au stress oxydant selon différentes échelles temporelles.	<ul style="list-style-type: none"> • Changer d'espèce modèle pour faciliter la mise en place d'un cadre expérimental avec une espèce plus facile à élever que le fou de Bassan. • Assurer le suivi d'oiseaux placés en cage pendant un an en débutant par la saison de reproduction, en faisant varier les conditions d'alimentation suivantes : quantité de nourriture (ad libitum/limitée), qualité de la nourriture (ratio oméga-6/oméga-3 élevé ou faible) et distance à parcourir pour s'alimenter (à proximité du nid, éloigné du nid). • Mesurer la condition corporelle des individus et la dynamique des télomères à différents moments (avant la ponte, pendant l'incubation, pendant le nourrissage des poussins, après la reproduction, pendant la période d'hiver et juste avant la ponte suivante). • Collaborer avec François Vézina du laboratoire d'écophysiologie aviaire de l'UQAR.
	4.4 Innovation	Utiliser une approche longitudinale, à grande échelle et peu invasive pour mesurer l'état de santé d'animaux sauvages soumis à des perturbations d'origine anthropique	<ul style="list-style-type: none"> • Installer des systèmes de trappe à poils pour les mammifères (avec caméras de chasse) et des nichoirs pour les oiseaux sur des territoires perturbés et non perturbés. • Utiliser des analyses génétiques pour identifier les espèces, le sexe et les individus. • Mesurer la longueur des télomères de l'ADN récolté et le taux de raccourcissement des télomères pour les individus « recapturés ».

ANNEXE A

Théories et modèles décrivant la relation entre les populations de proies et de prédateurs ainsi que la réponse des prédateurs aux variations d'abondance de proies.

Théories et modèles	Description résumée	Références
Réponse numérique des prédateurs	<ul style="list-style-type: none"> • La densité de prédateurs augmente quand la densité de proies augmente. • Le nombre de prédateurs change en fonction de la croissance de la population et des mouvements dus à l'immigration et à l'émigration (ex. : le succès de reproduction peut augmenter ou la mortalité diminuer quand la densité de proies augmente). 	Solomon (1949) Holling (1959a, 1959b) Readshaw (1973)
Réponse fonctionnelle des prédateurs 	<ul style="list-style-type: none"> • Chaque prédateur augmente sa consommation de proies quand il est exposé à une densité de proies plus élevée. • Trois types de réponses : I (prédateurs passifs), II (spécialistes) et III (généralistes). • Le type II prend en compte le temps de manipulation des proies. • Dans le type III, le prédateur adapte sa stratégie de quête alimentaire en fonction des modifications de l'environnement et priorise les proies les plus profitables. 	Holling (1959a, 1959b); Murdoch et Oaten (1975); Murdoch (1977); Dale et al. (1994)
Modèle de profitabilité (distribution libre idéale) 	<ul style="list-style-type: none"> • Un prédateur choisit toujours les proies les plus profitables (gain énergétique plus élevé par unité de temps). • Un prédateur est plus sélectif (plus spécialisé) quand les proies les plus profitables sont abondantes. • Un prédateur inclut les proies moins profitables quand les proies les plus profitables sont rares (régime plus varié, généraliste). • Un prédateur ignore les proies non profitables quand les proies profitables sont abondantes. • 	Fretwell et Lucas (1970) adapté par Guillemette (1993)

Théories et modèles	Description résumée	Références
Stratégie de la quête alimentaire (optimale)	<ul style="list-style-type: none"> Supposition selon laquelle la sélection naturelle devrait favoriser les fourrageurs (<i>foragers</i>) les plus efficaces : avec les coûts les plus faibles (en termes de temps et d'énergie) et les bénéfices les plus élevés (en termes d'énergie et de <i>fitness</i>). 	Emlen (1966); MacArthur et Pianka (1966); Pulliam (1974); Werner et Hall (1974); Norberg (1977); Parker et Smith (1990); Stephens <i>et al.</i> (2007)
Théorème de la valeur marginale 	<ul style="list-style-type: none"> Un prédateur cherche à maximiser son gain énergétique net (E_{opt}) en contrôlant le temps qu'il passe dans une parcelle d'alimentation (t_{opt}). Un prédateur concentre sa quête alimentaire dans les parcelles les plus productives. Il y reste jusqu'à ce que leur profitabilité tombe à un niveau égale à la moyenne de profitabilité des parcelles adjacentes. Il quitte la parcelle lorsque la profitabilité est réduite au niveau de productivité moyenne. Il ignore les parcelles de faible productivité. Le temps passé dans une parcelle est dépendant de l'abondance et de la diversité de la parcelle. 	Charnov et Krebs (1974); McNair (1982)
Théorie de la quête alimentaire depuis un point central (<i>central place foraging theory</i>)	<ul style="list-style-type: none"> Cette théorie (découlant du théorème précédent) prédit que le temps passé dans une parcelle (t_{opt}) augmente lorsque le temps de déplacement (t_d) pour s'y rendre à partir d'un point central (ex. : nid) augmente. 	Orians et Pearson (1979); Kacelnik (1984); Baird (1991); Costa (1991); Ford <i>et al.</i> (2015)
Hypothèse du halo de Ashmole 	<ul style="list-style-type: none"> Théorie précédente adaptée au niveau des populations d'oiseaux marins coloniaux. En raison de la compétition intra- et interspécifique autour d'une colonie, plus la taille d'une population est importante, plus la distance à parcourir pour s'alimenter ainsi que la taille des zones d'alimentation augmentent. Dans les colonies de grande taille, les zones d'alimentation croissent au fur et à mesure que la saison de reproduction avance pour subvenir aux besoins grandissants des poussins et des parents. Dans les colonies de grande taille, la charge des aliments ramenés aux poussins diminue à mesure que la durée des voyages d'alimentation augmente. 	Ashmole (1963); Diamond (1978); Furness et Birkhead (1984); Furness et Monaghan (1987); Ainley <i>et al.</i> (1998); Ainley <i>et al.</i> (2004) Gaston <i>et al.</i> (2007); Lyver <i>et al.</i> (2011)

ANNEXE B

Résumé des méthodes qui peuvent être utilisées pour évaluer le dommage oxydant chez un animal à partir de différents types de matrice biologique (modifié de Monaghan *et al.*, 2009; Beaulieu et Costantini, 2014)

Méthode	Matrice biologique	Description	Exemples de tests
Hydroperoxydes	Sérum, plasma, biopsie tissulaire	Les hydroperoxydes (contenant le groupement fonctionnel hydroperoxyde HOO [•]) sont des dérivés de l'oxydation hâtive de plusieurs molécules (acides gras polyinsaturés, cholestérol, protéines et acides nucléiques) et peuvent être les précurseurs des produits finaux de la peroxydation lipidique (MDA, HNE, isoprostanes).	<ul style="list-style-type: none"> • Tests colorimétriques pour mesurer leur concentration (ex. : tests d-ROMs, <i>Lipid Hydroperoxide (LPO) Assay Kit</i> de Cayman Chemical® ou Calbiochem®)
Produits finaux de l'oxydation des lipides	Sérum, plasma, biopsie tissulaire, cellules immunitaires, liquide séminal	Il existe plusieurs molécules dans cette catégorie (MDA, HNE, isoprostanes). Elles résultent de la peroxydation des lipides membranaires qui peut entraîner la perte de la fluidité membranaire, son élasticité, nuire à son fonctionnement et mener à la lyse cellulaire.	<ul style="list-style-type: none"> • HPLC (<i>high-performance liquid chromatography</i>) • GC-MS (<i>gas chromatography-mass spectrometry</i>) • Tests colorimétriques (ex. : <i>Lipid Peroxidation (MDA) Assay Kit</i> de Sigma-Aldrich®) • Test ELISA (<i>Enzyme-linked immunosorbent assays</i>)
Produits de l'oxydation des protéines	Sérum, plasma, globules rouges, biopsie tissulaire, liquide séminal	Les carbonyles de protéines proviennent des protéines oxydées. Les carbonyles (C = O) sont introduits dans les protéines à partir des radicaux libres ou via des réactions avec les produits de l'oxydation des lipides (MDA, HNE).	<ul style="list-style-type: none"> • Test ELISA (<i>Enzyme-linked immunosorbent assays</i>) • HPLC (<i>high-performance liquid chromatography</i>) • Électrophorèse/western blot pour quantifier tous les carbonyles de protéines ou seulement certains types • Tests colorimétriques (ex. : <i>Protein Carbonyl Colorimetric Assay Kit</i> de Cayman Chemical®)
Substances réactives à l'acide thiobarbiturique (TBARS)	Sérum, plasma, globules rouges, cellules immunitaires, urine, liquide séminal, biopsie tissulaire, vitellus	C'est une méthode non spécifique pour un certain type de dommage oxydatif qui offre cependant une quantification générale du dommage oxydatif des molécules sensibles à l'exposition des organismes à des facteurs de stress d'origine environnementale.	<ul style="list-style-type: none"> • Tests colorimétriques (ex. : <i>TBARS Assay Kit</i> de Cayman Chemical®) • Test ELISA (<i>Enzyme-linked immunosorbent assays</i>) (ex. : <i>TBARS ELISA Assay kit</i>)

Méthode	Matrice biologique	Description	Exemples de tests
Produits de l'oxydation de l'ADN	Sérum, plasma, globules rouges, urine, biopsie tissulaire	L'interaction entre le radical hydroxyle HO• et les bases azotées de l'ADN, telles que la guanine mène à la formation de 8-hydroxyguanine (8-OHG) ou de sa forme nucléosidique, la désoxyguanosine (8-hydroxy-2'-désoxyguanosine, 8-OHdG) (Valavanidis et al., 2009)	<ul style="list-style-type: none"> • HPLC (high-performance liquid chromatography) • GC-MS (gas chromatography–mass spectrometry) • Tests colorimétriques (ex. : EpiQuik 8-OHdG DNA Damage Quantification Direct Kit de EpiGentek) • Test ELISA (Enzyme-linked immunosorbent assays) (ex.: DNA/RNA Oxidative Damage ELISA Kit de Cayman Chemical®)
Rupture des brins d'ADN	Lymphocytes, biopsie tissulaire	Le test des comètes (<i>cometassay</i>) est une méthode classique pour déterminer la rupture des brins d'ADN. Par électrophorèse, les brins endommagés se séparent des brins sains en produisant la forme d'une queue de comète. Certaines ruptures ne sont cependant pas causées par des dommages oxydants.	<ul style="list-style-type: none"> • <i>OxiSelect™ CometAssays</i> de CellBiolabs Inc.

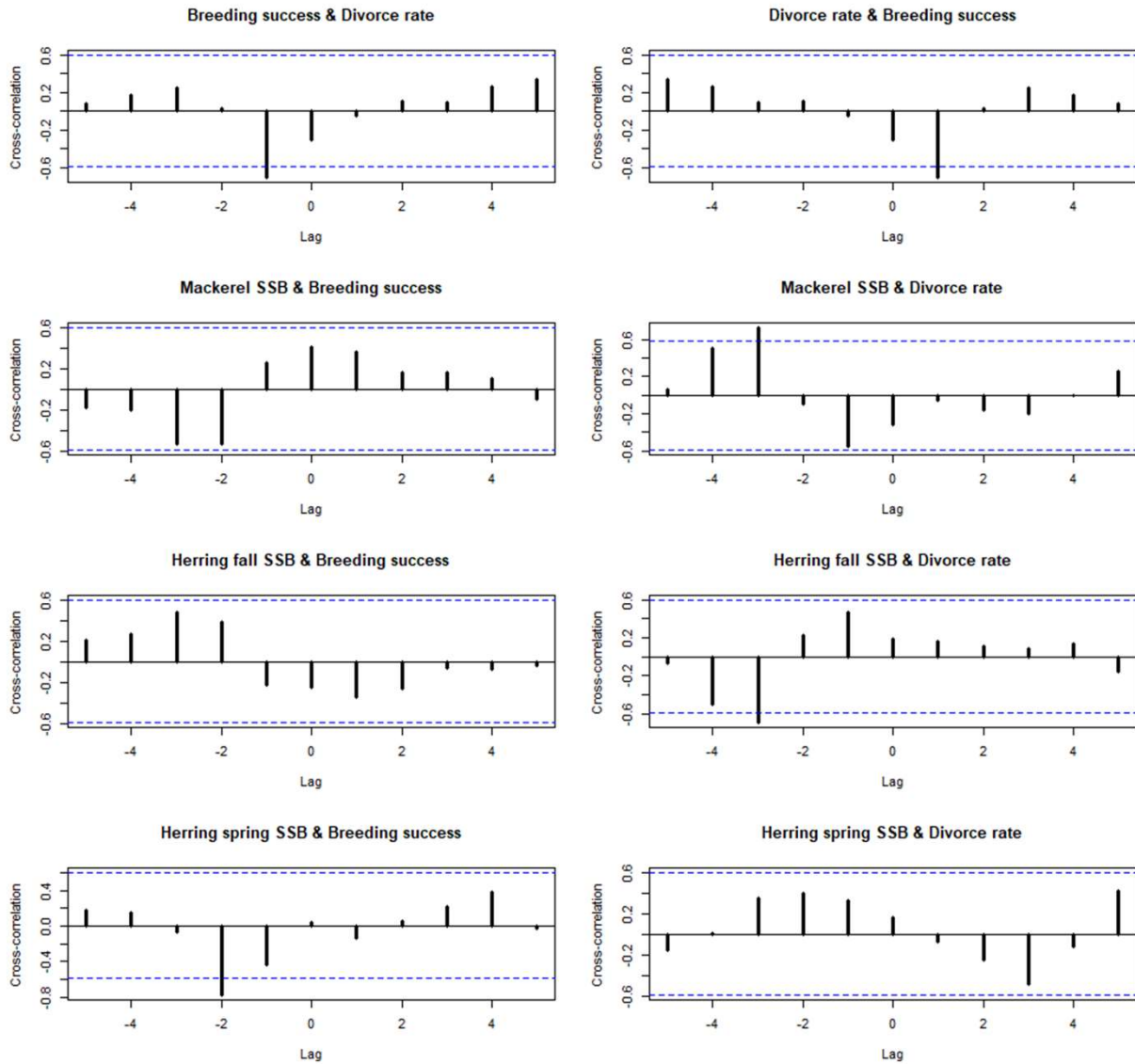
ANNEXE C

Résumé des méthodes qui peuvent être utilisées pour évaluer la capacité antioxydante d'un animal à partir de différents types de matrice biologique (modifié de Beaulieu et Costantini, 2014; Skrip et McWilliams, 2016)

Méthode	Matrice biologique	Description	Exemples de tests
Capacité antioxydante non enzymatique	Sérum, plasma, globules rouges, biopsie tissulaire, œufs, liquide séminal, fèces, colostrum, lait	Ces méthodes consistent à mesurer les molécules endogènes qui ne sont pas des enzymes (ex. : glutathion, acide urique, albumine, oestrogènes, mélatonine, ferritine, céruloplasmine) ou des molécules exogènes (ex. : caroténoïdes, vitamine E [α -tocophérol], polyphénols, vitamine C).	<ul style="list-style-type: none"> • Plusieurs types de tests colorimétriques pour mesurer la capacité antioxydante non enzymatique totale (ex. : <i>TEAC test</i>, <i>OXY-adsorbent test</i>) • Plusieurs types de tests pour mesures spécifiquement certaines molécules tels que l'acide urique, le glutathion) • HPLC (<i>high-performance liquid chromatography</i>) pour détecter la vitamine E, les caroténoïdes et les polyphénols
Défenses antioxydantes des membranes des globules rouges	Sang complet	Cette méthode consiste à mesurer le temps que ça prend pour hémolyser 50% des globules rouges pendant une exposition <i>in vitro</i> à des substances pro-oxydantes.	<ul style="list-style-type: none"> • Test KRL
Enzymes antioxydantes	Globules rouges, cellules immunitaires, biopsie tissulaire, liquide séminal, colostrum, lait	Ces méthodes consistent à mesurer <i>in vitro</i> l'activité de plusieurs enzymes antioxydantes comme la superoxydedismutase (SOD), la glutathion peroxydase (GPD), la catalase (CAT), la glutathion réductase (GRD) et la glutathion-S-transférase (GST).	<ul style="list-style-type: none"> • Tests colorimétriques pour chacune des enzymes (<i>SOD Assay Kit</i> de Cayman Chemical, etc.)
Thiols	Sérum, plasma, globules rouges, cellules immunitaires	Le principe de cette méthode consiste à détecter les molécules composées d'un groupement sulfhydryle (-C-SH ou -R-SH). Elles sont très sensibles aux facteurs de stress environnemental qui induisent une augmentation de la production de DRO	<ul style="list-style-type: none"> • Tests colorimétriques pour détecter les formes réduites (GSH) ou oxydées (GSSG) de glutathion (et leur ratio) ou les thiols (ex. : <i>Glutathione Assay Kit</i> de Cayman Chemicals, <i>GSH/GSSG Ratio Detection Assay Kit</i> de Abcam, etc.)

ANNEXE D



Visualisation of cross-correlation analyses between reproductive success and partnership status of northern gannets and biomass of Atlantic mackerel and Atlantic herring.



ANNEXE E – TABLE S1 – Sommaire des résultats transversaux (chapitre 4)

TABLE S1. SUMMARY OF CROSS-SECTIONAL RESULTS. Summary of the linear mixed models computed with 'lmer' in the R package *lme4* for each variable studied (log-transformed [I], standardized [z]). We investigated potential relationship between body mass, days and every biomarker to possibly extract and use residuals (r) when significant effect was detected. All possible submodels were derived from four predictors and two interactions as fixed factors and bird ID as random factor. Pseudo R-squared (R^2) were calculated for helping fit-model evaluation. Model selection was based on this criterion: the most parsimonious model including partnership status, with the lowest Akaike information criterion for small samples $\Delta AICc < 2$. Likelihood ratio test (using the Chi square distribution) of the best model were also used to compare the best model to a null model. Computation of p values was based on t-tests calculation using Satterthwaite approximation for the degrees of freedom. Lines with bold text exhibit significant predictors.

LEGEND – BMVar, body mass variation during the breeding season; BM, body mass; TDist, foraging trip distance; TRan, foraging trip range; TBarSt, thiobarbituric acid reactive substances concentration in plasma divided by plasma triglycerides concentration; TAC, total antioxidant capacity of plasma; GLU, plasma glucose concentration; TRIG, plasma triglycerides concentration; BHB, plasma beta-hydroxybutyrate concentration; TP, plasma total protein concentration; ALB, plasma albumin concentration; GLOB, plasma globulin concentration; A/G, albumin/globulin ratio in plasma; URIC, plasma uric acid concentration; CK, plasma creatine kinase activity.

INDEPENDENT VARIABLE	PREDICTOR	ESTIMATE ± S.E.	t-VALUE (df)	P-VALUE	EFFECT SIZE (Cohen's d)
 BM ($R^2 = 0.12$)	Intercept	-0.13 ± 0.13	-1.03 (118)	0.31	
	PartnStatRet	0.05 ± 0.11	0.43 (118)	0.67	0.08
	BrStatInc	0.36 ± 0.10	3.58 (118)	0.00	0.66
	SexM	-0.23 ± 0.10	-2.37 (118)	0.02	-0.44
 BMVar ($R^2 = 0.22$)	Intercept	-0.09 ± 0.12	-0.76 (104)	0.45	
	PartnStatRet	0.22 ± 0.10	2.26 (104)	0.03	0.44
	Yr2018	-0.43 ± 0.10	-4.20 (104)	0.00	-0.82
	Yr2019	-0.09 ± 0.11	-0.82 (104)	0.41	-0.16
	BrStatInc	0.16 ± 0.09	1.79 (104)	0.08	0.35
 TDist ($R^2 = 0.65$)	Intercept	0.54 ± 0.29	1.86 (56)	0.07	
	PartnStatRet	0.23 ± 0.34	0.68 (56)	0.50	0.18
	Yr2018	-1.82 ± 0.41	-4.48 (56)	0.00	-1.20
	Yr2019	0.37 ± 0.35	1.06 (56)	0.29	0.28
	PartnStatRet:Yr2018	0.11 ± 0.46	0.23 (56)	0.82	0.06
	PartnStatRet:Yr2019	-0.84 ± 0.41	-2.04 (56)	0.05	-0.54
 TRan ($R^2 = 0.59$)	Intercept	0.44 ± 0.31	1.39 (56)	0.17	
	PartnStatRet	0.38 ± 0.37	1.03 (56)	0.31	0.27
	Yr2018	-1.82 ± 0.45	-4.09 (56)	0.00	-1.09
	Yr2019	0.44 ± 0.38	1.17 (56)	0.25	0.31
	PartnStatRet:Yr2019	-1.05 ± 0.45	-2.33 (56)	0.02	-0.62
 TBarSt ($R^2 = 0.13$)	Intercept	0.72 ± 0.36	2.00 (107)	0.05	
	PartnStatRet	-0.42 ± 0.40	-1.04 (107)	0.30	-0.20
	BrStatInc	-1.15 ± 0.42	-2.77 (107)	0.01	-0.54
	PartnStatRet:BrStatInc	0.74 ± 0.47	1.57 (105)	0.12	0.31
 TAC ($R^2 = 0.31$)	Intercept	0.48 ± 0.19	2.50 (96)	0.01	
	PartnStatRet	0.25 ± 0.18	1.42 (91)	0.16	0.30
	Yr2018	-1.12 ± 0.19	-6.04 (83)	0.00	-1.33
	Yr2019	-0.84 ± 0.19	-4.52 (92)	0.00	-0.94
 GLU ($R^2 = 0.09$)	Intercept	0.33 ± 0.23	1.43 (112)	0.16	
	PartnStatRet	-0.07 ± 0.21	-0.32 (112)	0.75	-0.06
	Yr2018	-0.72 ± 0.23	-3.17 (112)	0.00	-0.60
	Yr2019	-0.15 ± 0.22	-0.70 (112)	0.49	-0.13
 TRIG ($R^2 = 0.02$)	Intercept	0.19 ± 0.14	1.33 (110)	0.19	
	PartnStatRet	-0.25 ± 0.16	-1.55 (110)	0.13	-0.29
 BHB ($R^2 = 0.45$)	Intercept	-0.51 ± 0.23	-2.19 (88)	0.03	
	PartnStatRet	0.02 ± 0.21	0.09 (63)	0.92	0.02
	Yr2018	0.65 ± 0.21	3.14 (59)	0.00	0.82
 TP ($R^2 = 0.26$)	Yr2019	0.87 ± 0.22	3.86 (72)	0.00	0.91
	Intercept	0.37 ± 0.26	1.44 (106)	0.15	
	PartnStatRet	-0.27 ± 0.19	-1.41 (106)	0.16	-0.27
	Yr2018	-0.79 ± 0.21	-3.78 (106)	0.00	-0.73
	Yr2019	0.09 ± 0.21	0.44 (106)	0.66	0.09
	BrStatInc	0.39 ± 0.18	2.13 (106)	0.04	0.41
 ALB ($R^2 = 0.20$)	SexM	-0.36 ± 0.17	-2.10 (106)	0.04	-0.41
	Intercept	-0.08 ± 0.22	-0.34 (108)	0.73	
	PartnStatRet	-0.25 ± 0.20	-1.26 (108)	0.21	-0.24
	Yr2018	-0.12 ± 0.22	-0.53 (108)	0.59	-0.10
 GLOB ($R^2 = 0.27$)	Yr2019	0.79 ± 0.21	3.77 (108)	0.00	0.73
	Intercept	0.46 ± 0.26	1.82 (106)	0.07	
	PartnStatRet	-0.23 ± 0.19	-1.19 (106)	0.24	-0.23
	Yr2018	-0.96 ± 0.21	-4.62 (106)	0.00	-0.90
	Yr2019	-0.23 ± 0.21	-1.11 (106)	0.27	-0.22
 A/G ($R^2 = 0.31$)	BrStatInc	0.48 ± 0.18	2.63 (106)	0.01	0.51
	SexM	-0.37 ± 0.17	-2.22 (106)	0.03	-0.43
	Intercept	-0.71 ± 0.23	-3.06 (106)	0.00	
	PartnStatRet	0.22 ± 0.17	1.28 (101)	0.20	0.25
	Yr2018	1.13 ± 0.19	5.97 (93)	0.00	1.24
	Yr2019	0.55 ± 0.19	2.93 (102)	0.00	0.58
 URIC ($R^2 = 0.18$)	BrStatInc	-0.33 ± 0.17	-1.99 (106)	0.05	-0.39
	SexM	0.35 ± 0.16	2.23 (65)	0.03	0.55
	Intercept	0.19 ± 0.35	0.54 (105)	0.59	
	PartnStatRet	0.24 ± 0.39	0.62 (105)	0.53	0.12
	Yr2018	-1.21 ± 0.49	-2.47 (105)	0.02	-0.48
	Yr2019	0.33 ± 0.42	0.78 (105)	0.43	0.15
 CK ($R^2 = 0.49$)	PartnStatRet:Yr2018	0.45 ± 0.55	0.81 (105)	0.42	0.16
	PartnStatRet:Yr2019	-0.94 ± 0.49	-1.92 (105)	0.06	-0.38
	Intercept	0.92 ± 0.19	4.74 (106)	0.00	
	SexM	-0.29 ± 0.15	-2.01 (53)	0.05	-0.55
	Yr2018	-1.44 ± 0.17	-8.70 (85)	0.00	-1.89
Yr2019	-0.73 ± 0.16	-4.49 (96)	0.00	-0.92	
PartnStatRet	-0.05 ± 0.15	-0.32 (96)	0.75	-0.07	

ANNEXE F – TABLE S1 – Sommaire des résultats des modèles sélectionnés dans les tests longitudinaux (chapitre 5)

TABLE S1. Summary of the first linear mixed models computed for annual differences calculated for each biomarker studied (log-transformed and standardized). The three first models and null model shown were derived from the following initial equation: biomarker $\sim (1|ID) + \text{Partnership status} \times \text{Year} + \text{Partnership status} \times \text{Breeding stage} + \text{Sex}$. We calculated an Akaike information criterion value corrected for small sample (AICc), and **we selected the most parsimonious model including partnership status** (first objective of the study) with the lowest AICc. Model including partnership status with unreasonable $\Delta\text{AICc} (> 2.5)$ were excluded.

Biomarkers	The three first models and null model (with only ID as a random parameter)	AICc	ΔAICc	Weight
zl TL	1 ID + Yr	245.4	0.00	0.339
	1 ID + Yr + BrSta	247.0	1.31	0.151
	1 ID + Yr + PartnStatAft (selected model)	247.3	1.97	0.127
	1 ID	286.2	40.83	0.000
zl TROC	1 ID + Yr + BrSta	155.5	0.00	0.324
	1 ID + Yr	157.2	1.64	0.143
	1 ID + Yr + BrSta + PartnStatAft (selected model)	158.0	2.49	0.093
	1 ID	174.0	18.49	0.000
zl OHdG diff	1 ID + Yr	139.8	0.00	0.255
	1 ID	141.0	1.27	0.135
	1 ID + Yr + BrSta	141.4	1.69	0.110
	1 ID + Yr + PartnStatAft (selected model)	141.8	2.07	0.091
zl TBARS _t diff	1 ID	163.3	0.00	0.162
	1 ID + BrSta	163.4	0.08	0.156
	1 ID + BrSta + PartnStatAft + BrSta*PartnStatAft (selected model)	164.1	0.76	0.111
	1 ID + Yr	165.0	1.66	0.071
zl TAC diff	1 ID + Yr + PartnStatAft + URIC (selected model)	128.1	0.00	0.365
	1 ID + Yr + PartnStatAft + Sex + URIC	130.5	2.39	0.110
	1 ID + Yr*PartnStatAft + PartnStatAft + URIC	130.8	2.64	0.098
	1 ID	152.4	24.22	0.000
zl Pl _c diff	1 ID (selected model)	129.8	0.00	0.311
	1 ID + Sex	131.7	1.91	0.120
	1 ID + Yr	131.8	2.08	0.110
	1 ID + BrSta	132.1	2.36	0.095
zl Pl _p diff	1 ID + Yr + PartnStatAft + BrSta (selected model)	-37.6	0.00	0.927
	1 ID + Yr + PartnStatAft + BrSta + PartnStat*BrSta	-31.3	6.31	0.039
	1 ID + Yr + PartnStatAft + BrSta + PartnStat*Yr	-30.5	7.12	0.026
	1 ID	52.6	10.95	0.004
zl ω_6/ω_3 _c diff	1 ID + Yr + Sex	128.0	0.00	0.281
	1 ID + Yr	128.3	0.26	0.247
	1 ID + Yr + PartnStatAft (selected model)	130.2	2.14	0.096
	1 ID	136.2	8.18	0.005

Biomarkers	The three first models and null model (with only ID as a random parameter)	AICc	Δ AICc	Weight
zl ω_6/ω_{3p} diff	1 ID (selected model)	62.3	0.00	0.285
	1 ID + Yr + BrSta	63.9	1.63	0.126
	1 ID + BrSta	64.0	1.71	0.121
	1 ID + Sex	64.2	1.90	0.110
zl HL diff	1 ID + Yr	179.4	0.00	0.358
	1 ID + Yr + Sex	181.8	2.37	0.109
	1 ID + Yr + PartnStatAft (selected model)	181.8	2.40	0.108
	1 ID	183.0	3.60	0.059
zl HCT/TP diff	1 ID + Yr + BrSta + PartnStatAft (selected model)	163.4	0.00	0.293
	1 ID + Yr + BrSta	164.2	0.82	0.194
	1 ID + Yr + BrSta + PartnStatAft + PartnStatAft*Yr	165.6	2.23	0.096
	1 ID	182.2	18.77	0.000
rzl BM diff	1 ID + BrSta + PartnStatAft (selected model)	133.2	0.00	0.280
	1 ID + BrSta	134.4	1.21	0.153
	1 ID + BrSta + PartnStatAft + Sex	135.6	2.47	0.081
	1 ID	135.7	2.57	0.077
rzl BMvar diff	1 ID + Yr + PartnStatAft (selected model)	106.8	0.00	0.353
	1 ID + Yr + PartnStatAft + BrSta + PartnStatAft*BrSta	108.7	1.88	0.138
	1 ID + Yr + PartnStatAft + PartnStatAft*Yr	109.2	2.37	0.108
	1 ID	109.4	2.63	0.095
zl GLU diff	1 ID + Yr + BrSta	171.2	0.00	0.233
	1 ID + Yr + BrSta + PartnStatAft (selected model)	172.3	1.12	0.133
	1 ID + Yr + BrSta + Sex	172.3	1.12	0.133
	1 ID	186.3	15.12	0.000
rzl TRIG diff	1 ID + BrSta	151.4	0.00	0.238
	1 ID + BrSta + PartnStatAft (selected model)	152.5	1.07	0.140
	1 ID + BrSta + Yr	153.1	1.67	0.103
	1 ID	154.4	2.99	0.053
zl BHB diff	1 ID + BrSta + Yr (selected model)	114.9	0.00	0.170
	1 ID	115.3	0.33	0.144
	1 ID + BrSta	115.7	0.78	0.115
	1 ID + Yr	116.3	1.34	0.087
zl TP diff	1 ID + Yr + BrSta + PartnStatAft (selected model)	163.1	0.00	0.219
	1 ID + Yr + PartnStatAft	164.1	0.98	0.134
	1 ID + Yr + BrSta + PartnStatAft + PartnStatAft*Yr	164.5	1.41	0.108
	1 ID	178.5	15.39	0.000

Biomarkers	The three first models and null model (with only ID as a random parameter)	AICc	ΔAICc	Weight
zl ALB diff	1 ID + Yr + PartnStatAft (selected model)	164.4	0.00	0.155
	1 ID + Yr	164.7	0.23	0.138
	1 ID + Yr + PartnStatAft + PartnStatAft*Yr	165.6	1.11	0.089
	1 ID	168.4	3.99	0.021
zl GLOB diff	1 ID + Yr + BrSta + PartnStatAft (selected model)	165.1	0.00	0.229
	1 ID + Yr + PartnStatAft	166.2	1.18	0.127
	1 ID + Yr + BrSta + PartnStatAft + PartnStatAft*Yr	166.9	1.87	0.090
	1 ID	181.3	15.21	0.000
zl A/G diff	1 ID + Yr	170.3	0.00	0.181
	1 ID + Yr + BrSta	170.6	0.29	0.157
	1 ID + Yr + PartnStatAft (selected model)	170.9	0.62	0.133
	1 ID	177.3	7.06	0.005
zl URIC diff	1 ID + Yr	167.4	0.00	0.406
	1 ID + Yr + PartnStatAft (selected model)	169.7	2.36	0.125
	1 ID + Yr + Sex	169.9	2.52	0.115
	1 ID	177.1	9.72	0.003
zl CK diff	1 ID + Yr	148.0	0.00	0.289
	1 ID + Yr + PartnStatAft (selected model)	148.8	0.82	0.192
	1 ID + Yr + Sex	150.1	2.14	0.099
	1 ID	163.9	15.90	0.000

LEGEND: z, standardized data; l, log-transformed data; r: residuals used; TL, relative telomere length (T/S ratio); TROC, annual telomere rate of change; OHdG, plasma 8-hydroxy-2'-deoxyguanosine concentration; TBARSt, plasma thiobarbituric acid reactive substances divided by plasma triglycerides concentration; TAC, total antioxidant capacity of plasma; Pl_c, peroxidation index in blood cells; Pl_p, peroxidation index in plasma; ω₆/ω_{3_c}, omega-6/omega-3 ratio in blood cells; ω₆/ω_{3_p}, omega-6/omega-3 ratio in plasma; BM, body mass; BMvar: body mass variation during the breeding season; HL, heterophils:lymphocytes ratio; HCT/TP, hematocrit divided by plasma total protein concentration; GLU, plasma glucose concentration; TRIG, plasma triglycerides concentration; BHB, plasma beta-hydroxybutyrate concentration; TP, plasma total protein concentration; ALB, plasma albumin concentration; GLOB, plasma globulin concentration; A/G, albumin/globulin ratio in plasma; URIC, plasma uric acid concentration; CK, plasma creatine kinase activity.

ANNEXE G – TABLE S2 – Sommaire des résultats longitudinaux (chapitre 5)

TABLE S2. SUMMARY OF LONGITUDINAL RESULTS. Summary of the linear mixed models computed with “lmer” in the R package ‘lme4’ for annual differences calculated for each variable studied (log-transformed and standardized). All possible submodels were derived from four predictors and two interactions as fixed factors and bird ID as random factor. Model selection was based on this criterion: the most parsimonious model including partnership status, with the lowest Akaike information criterion for small samples $\Delta AICc < 2.5$. Likelihood ratio test (using the Chi square distribution) of the best model were also used to compare the best model to a null model. Computation of p values was based on t -tests calculation using Satterthwaite approximation for the degrees of freedom. Lines with bold text are exhibit significant predictors.

LEGEND: TROC, annual telomere rate of change; OHdG, plasma 8-hydroxy-2'-deoxyguanosine concentration; TBARSt, plasma thiobarbituric acid reactive substances divided by plasma triglycerides concentration; TAC, total antioxidant capacity of plasma; PI_c , peroxidation index in blood cells; PI_p , peroxidation index in plasma; $\omega 6/\omega 3_c$, omega-6/omega-3 ratio in blood cells; $\omega 6/\omega 3_p$, omega-6/omega-3 ratio in plasma; BM, body mass; BMvar: body mass variation during the breeding season; HL, heterophils:lymphocytes ratio; HCT/TP, hematocrit divided by plasma total protein concentration; GLU, plasma glucose concentration; TRIG, plasma triglycerides concentration; BHB, plasma beta-hydroxybutyrate concentration; TP, plasma total protein concentration; ALB, plasma albumin concentration; GLOB, plasma globulin concentration; A/G, albumin/globulin ratio in plasma; URIC, plasma uric acid concentration; CK, plasma creatine kinase activity.

INDEPENDENT VARIABLE	PREDICTOR	ESTIMATE \pm S.E.	t-VALUE (df)	P-VALUE	EFFECT SIZE (Cohen's d)
 zTROC ($R^2 = 0.34$)	Intercept	-0.14 \pm 0.43	-0.32 (33)	0.753	
	PartnStatRet	0.07 \pm 0.27	0.24 (16)	0.812	0.12
	BrStatInc	0.86 \pm 0.42	2.06 (34)	0.047	0.70
	Yr2019	-1.89 \pm 0.28	-6.69 (12)	0.000	-3.86
 zOHdGdiff ($R^2 = 0.10$)	Intercept	-0.25 \pm 0.46	-0.56 (37)	0.579	
	PartnStatRet	0.31 \pm 0.43	0.72 (37)	0.478	0.24
	Yr2019	0.84 \pm 0.42	2.00 (37)	0.049	0.66
 zTBARStdiff ($R^2 = 0.13$)	Intercept	1.40 \pm 0.75	1.89 (42)	0.066	
	PartnStatRet	-1.82 \pm 0.89	-2.05 (42)	0.047	-0.63
	BrStatInc	-2.08 \pm 0.82	-2.54 (42)	0.015	-0.78
 zTACdiff ($R^2 = 0.54$)	PartnStatRet:BrStatInc	1.98 \pm 0.99	1.99 (42)	0.053	0.61
	Intercept	-1.83 \pm 0.42	-4.34 (35)	0.000	
	PartnStatRet	0.92 \pm 0.37	2.48 (35)	0.020	0.84
 zPIcdiff ($R^2 = 0.00$)	Yr2019	1.59 \pm 0.41	3.92 (35)	0.000	1.32
	zLURICdiff	0.41 \pm 0.14	2.87 (35)	0.007	0.97
	Intercept	0.55 \pm 0.20	2.62 (37)	0.013	
 zPIpdiff ($R^2 = 0.40$)	Intercept	1.36 \pm 0.66	2.06 (11)	0.064	
	PartnStatRet	0.39 \pm 0.60	0.65 (11)	0.530	0.39
	Yr2019	-0.67 \pm 0.56	-1.19 (11)	0.259	-0.72
	BrStatInc	-1.26 \pm 0.70	-1.82 (11)	0.096	-1.10
 zlw6w3cdiff ($R^2 = 0.24$)	Intercept	-0.09 \pm 0.41	-0.22 (36)	0.825	
	PartnStatRet	0.33 \pm 0.39	0.84 (36)	0.405	0.28
	Yr2019	-1.23 \pm 0.38	-3.24 (36)	0.003	-1.08
 zlw6w3pdiff ($R^2 = 0.02$)	Intercept	0.58 \pm 0.24	2.43 (18)	0.026	
	PartnStatRet	0.12 \pm 0.43	0.28 (46)	0.780	0.08
 zHLdiff ($R^2 = 0.11$)	Yr2019	1.08 \pm 0.44	2.46 (46)	0.018	0.73
	Intercept	1.11 \pm 0.53	2.08 (42)	0.043	
	BrStatInc	-1.23 \pm 0.48	-2.57 (42)	0.014	-0.79
 rzHCTPdiff ($R^2 = 0.42$)	PartnStatRet	0.72 \pm 0.40	1.82 (42)	0.077	0.56
	Yr2019	-1.45 \pm 0.42	-3.45 (42)	0.001	-1.06
	BrStatInc	-1.23 \pm 0.48	-2.57 (42)	0.014	-0.79
 rzBMdiff ($R^2 = 0.16$)	Intercept	-0.68 \pm 0.32	-2.13 (47)	0.038	
	PartnStatRet	0.47 \pm 0.25	1.89 (47)	0.064	0.55
	BrStatInc	0.77 \pm 0.30	2.57 (47)	0.013	0.75
 rzBMVardiff ($R^2 = 0.39$)	Intercept	-1.30 \pm 0.23	-5.59 (23)	0.000	
	PartnStatRet	0.72 \pm 0.19	3.92 (9)	0.004	2.62
	Yr2019	1.20 \pm 0.17	6.87 (7)	0.000	5.20
 zGLUdiff ($R^2 = 0.35$)	Intercept	-1.58 \pm 0.57	-2.80 (43)	0.008	
	PartnStatRet	-0.49 \pm 0.42	-1.19 (43)	0.242	-0.36
	Yr2019	1.48 \pm 0.44	3.34 (43)	0.002	1.02
 rzTRIGdiff ($R^2 = 0.13$)	BrStatInc	1.03 \pm 0.51	2.04 (43)	0.047	0.62
	Intercept	-0.30 \pm 0.44	-0.69 (43)	0.495	
	PartnStatRet	-0.42 \pm 0.35	-1.18 (43)	0.246	-0.36
 zBHBdiff ($R^2 = 0.16$)	BrStatInc	0.94 \pm 0.42	2.25 (42)	0.029	0.69
	Intercept	0.22 \pm 0.40	0.56 (34)	0.58	
	Yr2019	-0.73 \pm 0.34	-2.16 (15)	0.047	-1.10
 zTPdiff ($R^2 = 0.38$)	BrStatInc	0.98 \pm 0.46	2.13 (32)	0.04	0.75
	Intercept	-0.58 \pm 0.53	-1.09 (42)	0.284	
	PartnStatRet	-0.87 \pm 0.40	-2.18 (42)	0.035	-0.67
 zALBdiff ($R^2 = 0.17$)	Yr2019	1.34 \pm 0.42	3.21 (42)	0.002	0.99
	BrStatInc	0.88 \pm 0.48	1.86 (42)	0.070	0.57
	Intercept	0.36 \pm 0.45	0.81 (43)	0.423	
 zGLOBdiff ($R^2 = 0.37$)	PartnStatRet	-0.67 \pm 0.41	-1.63 (43)	0.111	-0.50
	Yr2019	0.92 \pm 0.42	2.22 (43)	0.032	0.68
	Intercept	-0.75 \pm 0.54	-1.37 (42)	0.177	
 zGLOBdiff ($R^2 = 0.37$)	PartnStatRet	-0.85 \pm 0.41	-2.10 (42)	0.042	-0.65
	Yr2019	1.37 \pm 0.43	3.20 (42)	0.003	0.99
	BrStatInc	0.93 \pm 0.49	1.91 (42)	0.063	0.59
 zAGdiff ($R^2 = 0.21$)	Intercept	0.46 \pm 0.48	0.95 (43)	0.349	
	PartnStatRet	0.59 \pm 0.44	1.35 (43)	0.184	0.41
	Yr2019	-1.29 \pm 0.45	-2.90 (43)	0.006	-0.89
 zLURICdiff ($R^2 = 0.23$)	Intercept	-0.97 \pm 0.48	-2.03 (43)	0.049	
	PartnStatRet	-0.17 \pm 0.43	-0.39 (43)	0.698	-0.12
	Yr2019	1.53 \pm 0.44	3.48 (43)	0.001	1.06
 zCKdiff ($R^2 = 0.34$)	Intercept	-0.91 \pm 0.38	-2.39 (43)	0.021	
	PartnStatRet	-0.44 \pm 0.35	-1.27 (43)	0.210	-0.39
	Yr2019	1.53 \pm 0.35	4.36 (43)	0.000	1.33

ANNEXE H – TABLE S3 – Analyses descriptives des données du chapitre 5

Mean ± SEM of 23 physiological biomarkers compared between northern gannets that changed or retained their mates in 2017, 2018 and 2019. Results were recorded during the breeding season at Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé (Québec, Canada). The sample used to calculate these means is composed of the 38 individuals monitored during two or three years

YEARS			2017		2018		2019	
Partnership status			Changed	Retained	Changed	Retained	Changed	Retained
<i>N</i>			2	15	7	31	15	20
BM	Body mass	g	2925 ± 25	2913 ± 64	2760 ± 61	2967 ± 40	3081 ± 59	3047 ± 49
BMvar	Body mass variation	g.day ⁻¹	2.6 ± 7.0	0.2 ± 2.7	-14.9 ± 1.7	-10.8 ± 1.4	-0.7 ± 4.8	3.0 ± 5.4
GLU	Glucose concentration in plasma	mmol.L ⁻¹	15.1 ± 2.7	14.4 ± 0.4	12.3 ± 0.3	13.0 ± 0.3	14.1 ± 0.3	14.1 ± 0.3
TRIG	Triglycerides concentration in plasma	mmol.L ⁻¹	0.48 ± 0.14	0.53 ± 0.07	0.37 ± 0.04	0.47 ± 0.03	0.64 ± 0.07	0.49 ± 0.03
BHB	Beta-hydroxybutyrate concentration in plasma	mmol.L ⁻¹	0.82 ± 0.00	0.97 ± 0.12	1.70 ± 0.21	1.49 ± 0.15	1.36 ± 0.18	1.98 ± 0.25
TP	Total protein concentration in plasma	g.L ⁻¹	41.2 ± 3.7	39.4 ± 1.2	37.2 ± 1.2	35.9 ± 0.8	42.1 ± 1.4	41.8 ± 1.1
ALB	Albumin concentration in plasma	g.L ⁻¹	15.7 ± 0.7	14.8 ± 0.5	14.7 ± 0.6	14.8 ± 0.2	16.7 ± 0.4	16.4 ± 0.4
GLOB	Globulin concentration in plasma	g.L ⁻¹	25.5 ± 3.0	24.7 ± 0.8	22.5 ± 0.7	21.1 ± 0.6	25.4 ± 1.2	25.4 ± 0.9
A/G	Albumin/globulin ratio in plasma	-	0.65 ± 0.05	0.59 ± 0.01	0.65 ± 0.02	0.72 ± 0.02	0.67 ± 0.03	0.65 ± 0.02

YEARS			2017		2018		2019	
Partnership status			Changed	Retained	Changed	Retained	Changed	Retained
N			2	15	7	31	15	20
URIC	Uric acid concentration in plasma	$\mu\text{mol.L}^{-1}$	742 \pm 385	1007 \pm 132	355 \pm 63	630 \pm 70	872 \pm 104	575 \pm 61
CK	Creatine kinase activity in plasma	U.L ⁻¹	2194 \pm 149	1777 \pm 185	1129 \pm 307	774 \pm 76	1029 \pm 183	991 \pm 83
HCT	Hematocrit	%	45.7 \pm 0.2	45.6 \pm 0.8	47.2 \pm 0.6	47.6 \pm 0.4	46.4 \pm 0.8	48.2 \pm 0.5
HCTTP	Hematocrit divided by plasma total protein concentration	ml erythrocytes.g protein ⁻¹	11.2 \pm 1.0	11.7 \pm 0.4	12.8 \pm 0.5	13.5 \pm 0.3	11.1 \pm 0.4	11.7 \pm 0.4
HL	Heterophils:lymphocytes ratio	-	1.8 \pm 0.9	3.1 \pm 0.3	2.7 \pm 0.8	1.9 \pm 0.2	3.7 \pm 1.0	3.7 \pm 0.6
TBARS	Thiobarbituric acid reactive substances in plasma	$\mu\text{mol.L}^{-1}$	5.5 \pm 1.0	5.9 \pm 0.7	5.0 \pm 0.6	5.5 \pm 0.5	5.3 \pm 0.8	4.7 \pm 0.6
TBARSt	Thiobarbituric acid reactive substances concentration corrected for TRIG in plasma	$\mu\text{mol.mmol triglycerides}^{-1}$	11.8 \pm 1.3	12.1 \pm 1.6	15.6 \pm 3.0	12.5 \pm 1.4	9.7 \pm 2.2	9.4 \pm 1.4
OHdG	8-hydroxy-2'-deoxyguanosine concentration	ng.mL ⁻¹	26.5 \pm 7.2	64.8 \pm 17.7	31.9 \pm 5.2	52.7 \pm 5.7	84.0 \pm 10.7	71.7 \pm 10.4
TAC	Total antioxidant capacity in plasma	mmol.L ⁻¹ Trolox	2.9 \pm 0.4	2.8 \pm 0.3	1.1 \pm 0.2	1.4 \pm 0.1	1.5 \pm 0.1	1.5 \pm 0.1
Pi _c	Peroxidation index in blood cells	-	198 \pm 1	199 \pm 2	211 \pm 5	207 \pm 2	212 \pm 5	214 \pm 4

YEARS			2017		2018		2019	
Partnership status			Changed	Retained	Changed	Retained	Changed	Retained
N			2	15	7	31	15	20
P _i _p	Peroxidation index in plasma	-	192 ± 1	167 ± 10	201 ± 8	202 ± 2	200 ± 5	197 ± 3
ω6/ω3 _c	Omega-6/omega-3 ratio in blood cells	-	0.45 ± 0.03	0.43 ± 0.02	0.44 ± 0.02	0.44 ± 0.01	0.37 ± 0.02	0.38 ± 0.01
ω6/ω3 _p	Omega-6/omega-3 ratio in plasma	-	0.27 ± 0.00	0.29 ± 0.05	0.36 ± 0.01	0.37 ± 0.03	0.36 ± 0.01	0.45 ± 0.04
TL	Telomere length in blood cells (T/S ratio)	-	1.94 ± 0.28	2.88 ± 0.54	3.57 ± 0.52	3.27 ± 0.23	2.31 ± 0.35	2.18 ± 0.14

RÉFÉRENCES

- Abbott, S. K., Else, P. L., Atkins, T. A. et Hulbert, A. J. (2012). Fatty acid composition of membrane bilayers: importance of diet polyunsaturated fat balance. *Biochimica Et Biophysica Acta (BBA)- Biomembranes*, 1818(5), 1309-1317. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2012.01.011>
- Adams, N. J., Abrams, R. W., Siegfried, W. R., Nagy, K. A. et Kaplan, I. R. (1991). Energy expenditure and food consumption by breeding Cape gannets *Morus capensis*. *Marine Ecology Progress Series*, 70, 1-9.
- Adams, N. J. et Walter, C. B. (1993). Maximum diving depths of Cape Gannets. *Condor*, 734-736.
- Aebischer, N. J., Coulson, J. C. et Colebrook, J. M. (1990). Parallel long-term trends across four marine trophic levels and weather. *Nature*, 347(6295), 753-755.
- Ainley, D. G. (1990). *Seabirds of the Farallon Islands: ecology, dynamics, and structure of an upwelling-system community*. Stanford University Press.
- Ainley, D. G., Ballard, G. et Dugger, K. M. (2006). Competition among penguins and cetaceans reveals trophic cascades in the western Ross Sea, Antarctica. *Ecology*, 87(8), 2080-2093.
- Ainley, D. G., Ribic, C. A., Ballard, G., Heath, S., Gaffney, I., Karl, B. J., Barton, K. J., Wilson, P. R. et Webb, S. (2004). Geographic structure of Adélie penguin populations: Overlap in colony - specific foraging areas. *Ecological Monographs*, 74(1), 159-178.
- Ainley, D. G., Wilson, P. R., Barton, K. J., Ballard, G., Nur, N. et Karl, B. (1998). Diet and foraging effort of Adélie penguins in relation to pack-ice conditions in the southern Ross Sea. *Polar Biology*, 20(5), 311-319.
- Akresh, M. E., King, D. I. et Marra, P. P. (2019). Examining carry-over effects of winter habitat on breeding phenology and reproductive success in prairie warblers *Setophaga discolor*. *Journal of Avian Biology*, 50(4). <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/jav.02025>
- Allbrook, D. L. et Quinn, J. L. (2020). The effectiveness of regulatory signs in controlling human behaviour and Northern gannet (*Morus bassanus*) disturbance during breeding: an experimental test. *J Nat Conserv*, 58, 125915. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2020.125915>
- Allison, J. B. (1955). Biological evaluation of proteins. *Physiological Reviews*, 35(3), 664-700.
- Alonso-Alvarez, C., Bertrand, S., Devevey, G., Prost, J., Faivre, B. et Sorci, G. (2004). Increased susceptibility to oxidative stress as a proximate cost of reproduction. *Ecol Lett*, 7(5), 363-368.
- Alonso-Alvarez, C., Canelo, T. et Romero-Haro, A. Á. (2017). The Oxidative Cost of Reproduction: Theoretical Questions and Alternative Mechanisms. *BioScience*, 67(3), 258-270. <https://doi.org/10.1093/biosci/biw176>
- Alonso-Alvarez, C. et Ferrer, M. (2001). A biochemical study of fasting, subfeeding, and recovery processes in yellow-legged gulls. *Physiological and Biochemical Zoology*, 74(5), 703-713. <https://doi.org/10.1086/322932>
- Alverson, D. L. (1992). A review of commercial fisheries and the Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*): the conflict arena. *Rev. Aquat. Sci.*, 6, 203-256.
- Ames, B. N., Cathcart, R., Schwiers, E. et Hochstein, P. (1981). Uric acid provides an antioxidant defense in humans against oxidant-and radical-caused aging and cancer: a hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 78(11), 6858-6862. <https://doi.org/10.1073/pnas.78.11.6858>
- Anderson, C. N., Hsieh, C.-h., Sandin, S. A., Hewitt, R., Hollowed, A., Beddington, J., May, R. M. et Sugihara, G. (2008). Why fishing magnifies fluctuations in fish abundance. *Nature*, 452(7189), 835-839. <https://doi.org/10.1038/nature06851>
- Anderson, P. J. et Piatt, J. F. (1999). Community reorganization in the Gulf of Alaska following ocean climate regime shift. *Marine Ecology Progress Series*, 189, 117-123.

- Angelier, F., Vleck, C. M., Holberton, R. L., Marra, P. P. et Blount, J. (2013). Telomere length, non-breeding habitat and return rate in male American redstarts. *Functional Ecology*, 27(2), 342-350. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12041>
- Angelier, F., Weimerskirch, H., Barbraud, C. et Chastel, O. (2019). Is telomere length a molecular marker of individual quality? Insights from a long - lived bird. *Functional Ecology*, 33(6), 1076-1087.
- Armanios, M. Y., Chen, J. J.-L., Cogan, J. D., Alder, J. K., Ingersoll, R. G., Markin, C., Lawson, W. E., Xie, M., Vulto, I. et Phillips III, J. A. (2007). Telomerase mutations in families with idiopathic pulmonary fibrosis. *New England Journal of Medicine*, 356(13), 1317-1326.
- Arnold, S. J. (1983). Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, 23(2), 347-361.
- Arnqvist, G. et Kirkpatrick, M. (2005). The evolution of infidelity in socially monogamous passerines: the strength of direct and indirect selection on extrapair copulation behavior in females. *The American Naturalist*, 165(S5), S26-S37. <https://doi.org/10.1086/429350>
- Asghar, M., Hasselquist, D., Hansson, B., Zehndjiev, P., Westerdahl, H. et Bensch, S. (2015). Chronic infection. Hidden costs of infection: chronic malaria accelerates telomere degradation and senescence in wild birds. *Science*, 347(6220), 436–438. <https://doi.org/10.1126/science.1261121>
- Ashbrook, K., Wanless, S., Harris, M. P. et C. Hamer, K. (2008). Hitting the buffers: conspecific aggression undermines benefits of colonial breeding under adverse conditions. *Biol Lett*, 4(6), 630-633. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0417>
- Ashmole, N. P. (1963). The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis*, 103b(3), 458-473. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1963.tb06766.x>
- Astheimer, L. B., Buttemer, W. A. et Wingfield, J. C. (1992). Interactions of corticosterone with feeding, activity and metabolism in passerine birds. *Ornis Scandinavica*, 355-365.
- Astheimer, L. B., Buttemer, W. A. et Wingfield, J. C. (1994). Gender and seasonal differences in the adrenocortical response to ACTH challenge in an Arctic passerine, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *General and Comparative Endocrinology*, 94(1), 33-43. <https://doi.org/10.1006/gcen.1994.1057>
- Astheimer, L. B., Buttemer, W. A. et Wingfield, J. C. (1995). Seasonal and acute changes in adrenocortical responsiveness in an arctic-breeding bird. *Hormones and behavior*, 29(4), 442-457. <https://doi.org/10.1006/hbeh.1995.1276>
- Atema, E., Oers, K. v. et Verhulst, S. (2013). GAPDH as a control gene to estimate genome copy number in Great Tits, with cross-amplification in Blue Tits. *Ardea*, 101(1), 49-54.
- Atema, E., van Noordwijk, A. J. et Verhulst, S. (2021). Telomere dynamics in relation to experimentally increased locomotion costs and fitness in great tits. *Mol Ecol*, 31(23), 6208-6215. <https://doi.org/10.1111/mec.16162>
- Atkinson, A., Siegel, V., Pakhomov, E. et Rothery, P. (2004). Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature*, 432(7013), 100-103.
- Atkinson, D. B., Rose, G. A., Murphy, E. F. et Bishop, C. A. (1997). Distribution changes and abundance of northern cod (*Gadus morhua*), 1981 1993. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54(S1), 132-138.
- Attrill, M. J. et Power, M. (2002). Climatic influence on a marine fish assemblage. *Nature*, 417(6886), 275-278. <https://doi.org/10.1038/417275a>
- Aubert, G. et Lansdorp, P. M. (2008). Telomeres and aging. *Physiological Reviews*, 88(2), 557-579.
- Audet, J.-N. et Lefebvre, L. (2017). What's flexible in behavioral flexibility? *Behavioral Ecology*, 28(4), 943-947. <https://doi.org/10.1093/beheco/axx007>
- Ayala, A., Munoz, M. F. et Arguelles, S. (2014). Lipid peroxidation: production, metabolism, and signaling mechanisms of malondialdehyde and 4-hydroxy-2-nonenal. *Oxid Med Cell Longev*, 2014, 360438. <https://doi.org/10.1155/2014/360438>

- Bachler, E., Hahn, S., Schaub, M., Arlettaz, R., Jenni, L., Fox, J. W., Afanasyev, V. et Liechti, F. (2010). Year-round tracking of small trans-Saharan migrants using light-level geolocators. *PLoS One*, 5(3), e9566. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009566>
- Bai, M.-L. et Severinghaus, L. L. (2012). Disentangling site and mate fidelity in a monogamous population under strong nest site competition. *Animal Behaviour*, 84(1), 251-259.
- Baird, P. H. (1991). Optimal foraging and intraspecific competition in the Tufted Puffin. *Condor*, 503-515.
- Balasch, J., Palomeque, J., Palacios, L., Musquera, S. et Jimenez, M. (1974). Hematological values of some great flying and aquatic-diving birds. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A : Physiology*, 49(1), 137-145.
- Ballance, L. T., Ainley, D. G., Ballard, G. et Barton, K. (2009). An energetic correlate between colony size and foraging effort in seabirds, an example of the Adélie penguin *Pygoscelis adeliae*. *Journal of Avian Biology*, 40(3), 279-288.
- Banks, R. E. (1966). The cold layer in the Gulf of St. Lawrence. *Journal of Geophysical Research*, 71(6), 1603-1610.
- Barbraud, C., Weimerskirch, H., Guinet, C. et Jouventin, P. (2000). Effect of sea-ice extent on adult survival of an Antarctic top predator: the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia*, 125(4), 483-488. <https://doi.org/10.1007/s004420000481>
- Barrett, R. T., Camphuysen, K., Anker-Nilssen, T., Chardine, J. W., Furness, R. W., Garthe, S., Hüppop, O., Leopold, M. F., Montevecchi, W. A. et Veit, R. R. (2007). Diet studies of seabirds: a review and recommendations. *ICES Journal of Marine Science*, 64(9), 1675-1691.
- Barrett, R. T., Erikstad, K. E., Sandvik, H., Myksvoll, M., Jenni-Eiermann, S., Kristensen, D. L., Moum, T., Reiertsen, T. K. et Vikebo, F. (2015). The stress hormone corticosterone in a marine top predator reflects short-term changes in food availability. *Ecol Evol*, 5(6), 1306-1317. <https://doi.org/10.1002/ece3.1438>
- Barton, K. (2009). MuMIn: multi-model inference, R package version 0.12. 0. <http://r-forge.r-project.org/projects/mumin/>.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. et Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1). <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bateson, M. (2016). Cumulative stress in research animals: Telomere attrition as a biomarker in a welfare context? *Bioessays*, 38(2), 201-212. <https://doi.org/10.1002/bies.201500127>
- Bauch, C., Becker, P. H. et Verhulst, S. (2013). Telomere length reflects phenotypic quality and costs of reproduction in a long-lived seabird. *Proc Biol Sci*, 280(1752), 20122540. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2540>
- Bazinnet, R. P. et Layé, S. (2014). Polyunsaturated fatty acids and their metabolites in brain function and disease. *Nature Reviews Neuroscience*, 15(12), 771-785.
- Beaulieu, M. et Costantini, D. (2014). Biomarkers of oxidative status: missing tools in conservation physiology. *Conservation Physiology*, 2(1), 1-16. <https://doi.org/doi:10.1093/conphys/cou014>
- Beaulieu, M., Reichert, S., Le Maho, Y., Ancel, A. et Criscuolo, F. (2011). Oxidative status and telomere length in a long-lived bird facing a costly reproductive event. *Functional Ecology*, 25(3), 577-585. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01825.x>
- Beaulieu, M., Thierry, A.-M., González-Acuña, D. et Polito, M. J. (2013). Integrating oxidative ecology into conservation physiology. *Conservation Physiology*, 1(1), cot004.
- Becker, B. H. et Beissinger, S. R. (2003). Scale-dependent habitat selection by a nearshore seabird, the marbled murrelet, in a highly dynamic upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*, 256, 243-255.
- Becker, P. H., Ezard, T. H. G., Ludwigs, J.-D., Sauer-Gürth, H. et Wink, M. (2008). Population sex ratio shift from fledging to recruitment: consequences for demography in a philopatric seabird. *Oikos*, 117(1), 60-68. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.16287.x>

- Beever, E. A., Hall, L. E., Varner, J., Loosen, A. E., Dunham, J. B., Gahl, M. K., Smith, F. A. et Lawler, J. J. (2017). Behavioral flexibility as a mechanism for coping with climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15(6), 299-308. <https://doi.org/10.1002/fee.1502>
- Behrenfeld, M. J., O'Malley, R. T., Siegel, D. A., McClain, C. R., Sarmiento, J. L., Feldman, G. C., Milligan, A. J., Falkowski, P. G., Letelier, R. M. et Boss, E. S. (2006). Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature*, 444(7120), 752-755. <https://doi.org/10.1038/nature05317>
- Benhamou, S. (1992). Efficiency of area-concentrated searching behaviour in a continuous patchy environment. *Journal of Theoretical Biology*, 159(1), 67-81.
- Benjamini, Y. et Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal statistical society: series B (Methodological)*, 57(1), 289-300.
- Bennett, P. M. et Owens, I. P. (2002). *Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems and extinction*. Oxford University Press.
- Benowitz-Fredericks, Z. M., Lacey, L. M., Whelan, S., Will, A. P., Hatch, S. A. et Kitaysky, A. S. (2022). Telomere length correlates with physiological and behavioural responses of a long-lived seabird to an ecologically relevant challenge. *Proc Biol Sci*, 289(1978), 20220139. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0139>
- Benson, A. J. et Trites, A. W. (2002). A review of the effects of regime shifts on the production domains in the eastern North Pacific Ocean. *Fish and Fisheries*, 3, 95-113.
- Berthold, P. (1996). *Control of bird migration*. Chapman and Hall.
- Bertram, D. F., Mackas, D. L. et McKinnell, S. M. (2001). The seasonal cycle revisited: interannual variation and ecosystem consequences. *Progress in Oceanography*, 49(1-4), 283-307.
- Bijleveld, A. I. et Mullers, R. H. E. (2009). Reproductive effort in biparental care: an experimental study in long-lived Cape gannets. *Behavioral Ecology*, 20(4), 736-744. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp054>
- Bindoff, N. L., Willebrand, J., Artale, V., Cazenave, A., Gregory, J., Gulev, S., Hanawa, K., Le Quééré, C., Levitus, S., Nojiri, Y., Shum, C. K., Talley, L. D. et Unnikrishnan, A. (2007). Observations: Oceanic Climate Change and Sea Level. Dans S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tignor et H. L. Miller (dir.), *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
- BirdLife International. (2018). *Data Zone: Species*. BirdLife International. Récupéré le 2018-01-16 de <http://datazone.birdlife.org/species/search>
- Birt-Friesen, V. L., Montevecchi, W. A., Cairns, D. K. et Macko, S. A. (1989). Activity-Specific Metabolic Rates of Free-Living Northern Gannets and Other Seabirds. *Ecology*, 70(2), 357-367.
- Bishop, C. M. (2005). Circulatory variables and the flight performance of birds. *J Exp Biol*, 208(Pt 9), 1695-1708. <https://doi.org/10.1242/jeb.01576>
- Bize, P., Criscuolo, F., Metcalfe, N. B., Nasir, L. et Monaghan, P. (2009). Telomere dynamics rather than age predict life expectancy in the wild. *Proc Biol Sci*, 276(1662), 1679-1683. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1817>
- Black, J. M. (1996). *Partnerships in birds: The study of monogamy*. Oxford University Press.
- Blackburn, E. H. (1991). Structure and function of telomeres. *Nature*, 350(6319), 569-573.
- Blas, J. et Fairhurst, G. D. (2022). Chapter 38 - Stress ecophysiology. Dans C. G. Scanes et S. Dridi (dir.), *Sturkie's Avian Physiology (Seventh Edition)* (p. 1029-1078). Academic Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-407160-5.00033-6>.
- Blasco, M. A. (2007). Telomere length, stem cells and aging. *Nature chemical biology*, 3(10), 640.

- Blier, P. U., Abele, D., Munro, D., Degletagne, C., Rodriguez, E. et Hagen, T. (2017). What modulates animal longevity? Fast and slow aging in bivalves as a model for the study of lifespan. *Semin Cell Dev Biol*, 70, 130-140. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2017.07.046>
- Blount, J. D., Vitikainen, E. I., Stott, I. et Cant, M. A. (2016). Oxidative shielding and the cost of reproduction. *Biological Reviews*, 91(2), 483-497.
- Bodnar, A. G., Ouellette, M., Frolkis, M., Holt, S. E., Chiu, C.-P., Morin, G. B., Harley, C. B., Shay, J. W., Lichtsteiner, S. et Wright, W. E. (1998). Extension of life-span by introduction of telomerase into normal human cells. *Science*, 279(5349), 349-352.
- Bogdanova, M. I., Butler, A., Wanless, S., Moe, B., Anker-Nilssen, T., Frederiksen, M., Boulinier, T., Chivers, L. S., Christensen-Dalsgaard, S., Descamps, S., Harris, M. P., Newell, M., Olsen, B., Phillips, R. A., Shaw, D., Steen, H., Strøm, H., Thórarinnsson, T. L. et Daunt, F. (2017). Multi-colony tracking reveals spatio-temporal variation in carry-over effects between breeding success and winter movements in a pelagic seabird. *Marine Ecology Progress Series*, 578, 167-181. <https://doi.org/10.3354/meps12096>
- Bogdanova, M. I., Daunt, F., Newell, M., Phillips, R. A., Harris, M. P. et Wanless, S. (2011). Seasonal interactions in the black-legged kittiwake, *Rissa tridactyla*: links between breeding performance and winter distribution. *Proc Biol Sci*, 278(1717), 2412-2418. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2601>
- Boggs, C. L. (1992). Resource allocation: exploring connections between foraging and life history. *Functional Ecology*, 6(5), 508-518.
- Bolster, W. J. (2008). Putting the Ocean in Atlantic History: Maritime Communities and Marine Ecology in the Northwest Atlantic, 1500-1800. *The American Historical Review*, 113(1), 19-47. <http://www.jstor.org/stable/40007296>
- Böning, D., Maassen, N. et Pries, A. (2011). The hematocrit paradox—how does blood doping really work? *International journal of sports medicine*, 32(04), 242-246.
- Bonisoli-Alquati, A., Mousseau, T. A., Møller, A. P., Caprioli, M. et Saino, N. (2010). Increased oxidative stress in barn swallows from the Chernobyl region. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 155(2), 205-210. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2009.10.041>
- Borcard, D., Gillet, F. et Legendre, P. (2018). *Numerical ecology with R*. Springer.
- Bosman, D. S., Vercrujse, H. J., Stienen, E. W., Vincx, M., De Neve, L. et Lens, L. (2012). Effects of body size on sex - related migration vary between two closely related gull species with similar size dimorphism. *Ibis*, 154(1), 52-60.
- Botero, C. A. et Rubenstein, D. R. (2012). Fluctuating environments, sexual selection and the evolution of flexible mate choice in birds. *PLoS One*, 7(2), e32311. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032311>
- Botsford, L. W., Castilla, J. C. et Peterson, C. H. (1997). The management of fisheries and marine ecosystems. *Science*, 277(5325), 509-515.
- Bouayed, J., Rammal, H. et Soulimani, R. (2009). Oxidative stress and anxiety: relationship and cellular pathways. *Oxidative medicine and cellular longevity*, 2(2), 63-67. <https://doi.org/10.4161/oxim.2.2.7944>
- Bouillet, D. (2018). *Effet de la supplémentation alimentaire des poussins et de l'augmentation de la taille des couvées sur la reproduction du fou de bassan (Morus bassanus)*. Université du Québec à Rimouski]. Rimouski, Québec, Canada.
- Boyd, J. W. (1981). The relationships between blood haemoglobin concentration, packed cell volume and plasma protein concentration in dehydration. *British Veterinary Journal*, 137(2), 166-172.
- Boyle, A. W. et Conway, C. J. (2007). Why migrate? A test of the evolutionary precursor hypothesis. *The American Naturalist*, 169(3), 344-359. <https://doi.org/10.1086/511335>

- Brander, K. (2010). Impacts of climate change on fisheries. *Journal of Marine Systems*, 79(3-4), 389-402. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.12.015>
- Brander, K., Blom, G., Borges, M., Erzini, K. et Henderson, G. (2003). Are we seeing a coherent response to changing temperature. (p. 261-270). ICES Marine Science Symposia,
- Brander, K., Botsford, L. W., Ciannelli, L., Fogarty, M. J., Jeath, M., Planque, B., Shannon, L. J. et Wieland, K. (2010). Human impact on marine ecosystems. Dans M. Barange, J. G. Field, R. P. Harris, E. E. Hofmann, R. I. Perry et F. E. Werner (dir.), *Marine Ecosystems and Global Change* (p. 412). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199558025.001.0001>.
- Brandon, R. N. (1990). *Adaptation and environment* (vol. 1040). Princeton University Press.
- Braun, E. J. et Sweazea, K. L. (2008). Glucose regulation in birds. *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol*, 151(1), 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2008.05.007>
- Bray, M. M. (1993). Effect of ACTH and glucocorticoids on lipid metabolism in the Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 105(4), 689-696. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(93\)90269-a](https://doi.org/10.1016/0300-9629(93)90269-a)
- Bried, J. et Jouventin, P. (2002). Site and mate choice in seabirds: an evolutionary approach. Dans E. A. a. B. Schreiber, J. (Eds.) (dir.), *Biology of marine birds* (p. 263-305). CRC Press.
- Briggs, K. T. et Chu, E. W. (1987). Trophic relationships and food requirements of California seabirds: updating models of trophic impact. Dans *Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems* (p. 279-304).
- Brooke, M. d. L. (1978). Some factors affecting the laying date, incubation and breeding success of the Manx Shearwater, *Puffinus puffinus*. *J Anim Ecol*, 477-495.
- Brown, J. L. (1997). A theory of mate choice based on heterozygosity. *Behavioral Ecology*, 8(1), 60-65.
- Brown, J. L. et Eklund, A. (1994). Kin recognition and the major histocompatibility complex: an integrative review. *The American Naturalist*, 143(3), 435-461.
- Bryant, D. M. (1997). Energy expenditure in wild birds. *Proceedings of the Nutrition Society*, 56(3), 1025-1039. <https://doi.org/10.1079/pns19970107>
- Budge, S. M., Iverson, S. J. et Koopman, H. N. (2006). Studying Trophic Ecology in Marine Ecosystems Using Fatty Acids: A Primer on Analysis and Interpretation. *Marine Mammal Science*, 22(4), 759-801. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2006.00079.x>
- Buehler, D. M. et Piersma, T. (2008). Travelling on a budget: predictions and ecological evidence for bottlenecks in the annual cycle of long-distance migrants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1490), 247-266. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2138>
- Bunn, H. F., Haney, D. N., Kamin, S., Gabbay, K. et Gallop, P. (1976). The biosynthesis of human hemoglobin A1c. Slow glycosylation of hemoglobin in vivo. *The Journal of clinical investigation*, 57(6), 1652-1659. <https://doi.org/10.1172/JCI108436>
- Burnham, K. P. et Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference - A Practical Information-theoretic Approach*. Springer.
- Busch, D. S. et Hayward, L. S. (2009). Stress in a conservation context: a discussion of glucocorticoid actions and how levels change with conservation-relevant variables. *Biological Conservation*, 142(12), 2844-2853.
- Cabanac, A. J. et Guillemette, M. (2001). Temperature and heart rate as stress indicators of handled common eider. *Physiology & behavior*, 74(4-5), 475-479.
- Cairns, D. K. (1987). Seabirds as Indicators of Marine Food Supplies. *Biological Oceanography*, 5, 261-271. <https://doi.org/10.1080/01965581.1987.10749517>
- Cairns, D. K. (1992). Bridging the Gap between Ornithology and Fisheries Science: Use of Seabird Data in Stock Assessment Models. *The Condor*, 94(4), 811-824. <https://doi.org/10.2307/1369279>

- Calder, P. C. (2013). n-3 fatty acids, inflammation and immunity: new mechanisms to explain old actions. *Proceedings of the Nutrition Society*, 72(3), 326-336. <https://doi.org/10.1017/S0029665113001031>
- Całkosiński, I., Majda, J., Terlecki, G., Gostomska-Pampuch, K., Małolepsza-Jarmołowska, K., Sobolewska, S., Całkosińska, A., Kumala, A. et Gamian, A. (2016). Dynamic Analysis of Changes of Protein Levels and Selected Biochemical Indices in Rat Serum in the Course of Experimental Pleurisy. *Inflammation*, 39(3), 1076-1089. <https://doi.org/10.1007/s10753-016-0339-x>
- Caloin, M. (2004). Modeling of lipid and protein depletion during total starvation. *American Journal of Physiology-Endocrinology and Metabolism*, 287(4), E790-E798. <https://doi.org/10.1152/ajpendo.00414.2003>
- Calow, P. (1979). The cost of reproduction—a physiological approach. *Biological Reviews*, 54(1), 23-40. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1979.tb00866.x>
- Campbell, T. W. (2015). Evaluation of the Blood Film. *Clin Lab Med*, 35(3), 703-721. <https://doi.org/10.1016/j.cll.2015.05.016>
- Campbell, T. W. et Grant, K. R. (2010). *Clinical Cases in Avian and Exotic Animal Hematology and Cytology*. Wiley-Blackwell.
- Canty, A. et Ripley, B. (2017). boot: Bootstrap R (S-Plus) functions. *R package version*, 1, 3-20.
- Capitaine, L., Genuer, R. et Thiébaud, R. (2021). Random forests for high-dimensional longitudinal data. *Statistical Methods in Medical Research*, 30(1), 166-184. <https://doi.org/10.1177/0962280220946080>
- Capper, R., Britt-Compton, B., Tankimanova, M., Rowson, J., Letsolo, B., Man, S., Haughton, M. et Baird, D. M. (2007). The nature of telomere fusion and a definition of the critical telomere length in human cells. *Genes & development*, 21(19), 2495-2508.
- Carere, C., Caramaschi, D. et Fawcett, T. W. (2010). Covariation between personalities and individual differences in coping with stress: Converging evidence and hypotheses. *Current Zoology*, 56(6), 728-740. <https://doi.org/10.1093/czoolo/56.6.728>
- Carscadden, J. E., Montevecchi, W. A., Davoren, G. K. et Nakashima, B. S. (2002). Trophic relationships among capelin (*Mallotus villosus*) and seabirds in a changing ecosystem. *ICES Journal of Marine Science*, 59(5), 1027-1033.
- Castellini, M. A. et Rea, L. D. (1992). The biochemistry of natural fasting at its limits. *Experientia*, 48(6), 575-582.
- Catard, A., Weimerskirch, H. et Cherel, Y. (2000). Exploitation of distant Antarctic waters and close shelf-break waters by white-chinned petrels rearing chicks. *Marine Ecology Progress Series*, 194, 249-261.
- Catry, P., Dias, M. P., Phillips, R. A. et Granadeiro, J. P. (2013). Carry-over effects from breeding modulate the annual cycle of a long-distance migrant: an experimental demonstration. *Ecology*, 94(6), 1230-1235. <https://doi.org/10.1890/12-2177.1>
- Cawthon, R. M. (2002). Telomere measurement by quantitative PCR. *Nucleic Acids Res*, 30(10), e47. <https://doi.org/10.1093/nar/30.10.e47>
- Cawthon, R. M. (2009). Telomere length measurement by a novel monochrome multiplex quantitative PCR method. *Nucleic Acids Res*, 37(3), e21-e21. <https://doi.org/10.1093/nar/gkn1027>
- CCPA. (1993). *Manuel sur le soin et l'utilisation des animaux d'expérimentation*. (2e éd.).
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García, A., Pringle, R. M. et Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science advances*, 1(5), e1400253. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Cézilly, F., Dubois, F. et Pagel, M. (2000). Is mate fidelity related to site fidelity? A comparative analysis in Ciconiiforms. *Animal Behaviour*, 59(6), 1143-1152.

- Champoux, L., Rail, J. F., Houde, M., Giraud, M., Lacaze, E., Franci, C. D., Fairhurst, G. D., Hobson, K. A., Brousseau, P., Guillemette, M., Pelletier, D., Montevecchi, W. A., Lair, S., Verreault, J. et Soos, C. (2020). An investigation of physiological effects of the Deepwater Horizon oil spill on a long-distance migratory seabird, the northern gannet. *Mar Pollut Bull*, 153, 110953. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.110953>
- Chapdelaine, G. (1995). Le Fou de Bassan. Dans J. Gauthier et Y. Aubry (dir.), *Les Oiseaux nicheurs du Québec : Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional* (p. 224-227). Société québécoise de protection des oiseaux et Service canadien de la faune, Environnement Canada – Région du Québec.
- Chapdelaine, G. et Rail, J.-F. (2014). *Suivi de l'état du Saint-Laurent : Le Fou de Bassan - Une espèce sentinelle du golfe*. Le ministère de l'Environnement du Canada, le ministère des Pêches et Océans du Canada, l'Agence Parcs Canada, le ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques et Stratégies Saint-Laurent. .
- Chardine, J. W., Rail, J.-F. et Wilhelm, S. (2013). Population dynamics of Northern Gannets in North America, 1984-2009. *Journal of Field Ornithology*, 84(2), 187-192. <https://doi.org/10.1111/jofo.12017>
- Charnov, E. L. et Krebs, J. R. (1974). On clutch - size and fitness. *Ibis*, 116(2), 217-219.
- Chastel, O., Lacroix, A., Weimerskirch, H. et Gabrielsen, G. W. (2005). Modulation of prolactin but not corticosterone responses to stress in relation to parental effort in a long-lived bird. *Horm Behav*, 47(4), 459-466. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2004.10.009>
- Chastel, O., Weimerskirch, H. et Jouventin, P. (1995). Body condition and seabird reproductive performance: a study of three petrel species. *Ecology*, 76(7), 2240-2246.
- Chatelain, M., Drobniak, S. M. et Szulkin, M. (2020). The association between stressors and telomeres in non - human vertebrates: A meta - analysis. *Ecol Lett*, 23(2), 381-398.
- Chavez, F. P., Ryan, J., Lluch-Cota, S. E. et Ñiquen C, M. (2003). From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science*, 299(5604), 217-221. <https://doi.org/10.1126/science.1075880>
- Cherel, Y. et Le Maho, Y. (1985). Five months of fasting in king penguin chicks: body mass loss and fuel metabolism. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 249(4), R387-R392. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1985.249.4.R387>
- Cherel, Y., Quillfeldt, P., Delord, K. et Weimerskirch, H. (2016). Combination of At-Sea Activity, Geolocation and Feather Stable Isotopes Documents Where and When Seabirds Molt. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4. <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00003>
- Cherel, Y., Robin, J.-P. et Maho, Y. L. (1988). Physiology and biochemistry of long-term fasting in birds. *Canadian Journal of Zoology*, 66(1), 159-166.
- Choquet, R., Lebreton, J.-D., Gimenez, O., Reboulet, A.-M. et Pradel, R. (2009). U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture-REcapture data. *Ecography*, 32(6), 1071-1074. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05968.x>
- Choudhury, S. (1995). Divorce in birds: a review of the hypotheses. *Animal Behaviour*, 50, 413-429.
- Cichoń, M., Dubiec, A. et Chadzińska, M. (2001). The effect of elevated reproductive effort on humoral immune function in collared flycatcher females. *Acta Oecologica*, 22(1), 71-76.
- Clark, B. L., Cox, S. L., Atkins, K. M., Bearhop, S., Bicknell, A. W. J., Bodey, T. W., Cleasby, I. R., Grecian, W. J., Hamer, K. C., Loveday, B. R., Miller, P. I., Morgan, G., Morgan, L., Newton, J., Patrick, S. C., Scales, K. L., Sherley, R. B., Vigfúsdóttir, F., Wakefield, E. D. et Votier, S. C. (2021). Sexual segregation of gannet foraging over 11 years: movements vary but isotopic differences remain stable. *Marine Ecology Progress Series*, 661, 1-16. <https://doi.org/10.3354/meps13636>
- Clark, P., Boardman, W. et Raidal, S. (2009). *Atlas of clinical avian hematology*. Wiley-Blackwell, A John Wiley and Sons, Ltd., Publication.

- Clutton-Brock, T. H. (1988). Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems. Dans *Reproductive Success: Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems* (p. 263-278). University of Chicago Press. <https://books.google.ca/books?hl=fr&lr=&id=mPFRnTrialQC&oi=fnd&pg=PP11&dq=Variation+in+breeding+success+in+fulmars&ots=0qmtBY9oxb&sig=rh59Ch3cu7bmDmAnR2j6BJSRoio#v=onepage&q=Variation%20in%20breeding%20success%20in%20fulmars&f=false>.
- Clutton-Brock, T. H. (1991). *The evolution of parental care* (vol. 64). Princeton University Press.
- Cockburn, A. (2006). Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1592), 1375-1383. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3458>
- Cohen, A. A., Klasing, K. et Ricklefs, R. E. (2007). Measuring circulating antioxidants in wild birds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 147(1), 110-121. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2006.12.015>
- Cohen, A. A. et McGraw, K. J. (2009). No simple measures for antioxidant status in birds: complexity in inter- and intraspecific correlations among circulating antioxidant types. *Functional Ecology*, 23(2), 310-320.
- Cohen, A. A., McGraw, K. J., Wiersma, P., Williams, J. B., Robinson, W. D., Robinson, T. R., Brawn, J. D. et Ricklefs, R. E. (2008). Interspecific Associations between Circulating Antioxidant Levels and Life - History Variation in Birds. *The American Naturalist*, 172(2), 178-193. <https://doi.org/10.1086/589456>
- Cohen, E. B., Barrow, W. C., Jr., Buler, J. J., Deppe, J. L., Farnsworth, A., Marra, P. P., McWilliams, S. R., Mehlman, D. W., Wilson, R. R., Woodrey, M. S. et Moore, F. R. (2017). How do en route events around the Gulf of Mexico influence migratory landbird populations? *The Condor*, 119(2), 327-343. <https://doi.org/10.1650/condor-17-20.1>
- Cohen, J. (1988). *Statistical power analysis for the behavioral sciences*. Academic press.
- Contreras-Reyes, J. E. et Hernández-Santoro, C. (2020). Assessing Granger-Causality in the Southern Humboldt Current Ecosystem Using Cross-Spectral Methods. *Entropy*, 22(10). <https://doi.org/10.3390/e22101071>
- Cooke, M. S., Evans, M. D., Dizdaroglu, M. et Lunec, J. (2003). Oxidative DNA damage: mechanisms, mutation, and disease. *FASEB J*, 17(10), 1195-1214. <https://doi.org/10.1096/fj.02-0752rev>
- Cooke, S. J., Sack, L., Franklin, C. E., Farrell, A. P., Beardall, J., Wikelski, M. et Chown, S. L. (2013). What is conservation physiology? Perspectives on an increasingly integrated and essential science. *Conservation Physiology*, 1(1), 1.
- Costa, D. P. (1991). Reproductive and foraging energetics of high latitude penguins, albatrosses and pinnipeds: implications for life history patterns. *American Zoologist*, 111-130.
- Costantini, D. (2008). Oxidative stress in ecology and evolution: lessons from avian studies. *Ecol Lett*, 11(11), 1238-1251. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01246.x>
- Costantini, D. (2011). On the measurement of circulating antioxidant capacity and the nightmare of uric acid. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(3), 321-325. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00080.x>
- Costantini, D. (2014). *Oxidative Stress and Hormesis in Evolutionary Ecology and Physiology. A Marriage Between Mechanistic and Evolutionary Approaches*. Springer-Verlag.
- Costantini, D. (2017). Meta-analysis reveals that reproductive strategies are associated with sexual differences in oxidative balance across vertebrates. *Current Zoology*, 64(1), 1-11. <https://doi.org/10.1093/cz/zox002>
- Costantini, D. et Bonadonna, F. (2010). Patterns of variation of serum oxidative stress markers in two seabird species. *Polar Research*, 29(1), 30-35. <https://doi.org/10.1111/j.1751-8369.2009.00143.x>
- Costantini, D., Marasco, V. et Møller, A. P. (2011). A meta-analysis of glucocorticoids as modulators of oxidative stress in vertebrates. *Journal of Comparative Physiology B*, 181(4), 447-456.

- Costantini, D., Meillere, A., Carravieri, A., Lecomte, V., Sorci, G., Faivre, B., Weimerskirch, H., Bustamante, P., Labadie, P., Budzinski, H. et Chastel, O. (2014). Oxidative stress in relation to reproduction, contaminants, gender and age in a long-lived seabird. *Oecologia*, 175(4), 1107-1116. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2975-x>
- Cotté, C. et Simard, Y. (2005). Formation of dense krill patches under tidal forcing at whale feeding hot spots in the St. Lawrence Estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 288, 199-210.
- Coulson, J. C. (1966). The Influence of the Pair-Bond and Age on the Breeding Biology of the Kittiwake Gull *Rissa tridactyla*. *Journal of Animal Ecology*, 35(2), 269-279. <https://doi.org/10.2307/2394>
- Coulson, J. C. et Porter, J. M. (1985). Reproductive success of the kittiwake *Rissa tridactyla*: the roles of clutch size, chick growth rates and parental quality. *Ibis*, 127(4), 450-466.
- Coulson, J. C. et Thomas, C. (1980). A study of the factors influencing the duration of the pair-bond in the kittiwake gull *Rissa tridactyla*. *Proceedings of the International Ornithological Congress*, 17, 823e 833.
- Cox, G. W. (1968). The role of competition in the evolution of migration. *Evolution*, 22(1), 180-192. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1968.tb03461.x>
- Crawford, R. J. M., Hemming, M., Kemper, J., Klages, N. T. W., Randall, R. M., Underhill, L. G., Venter, A. D., Ward, V. L. et Wolfaardt, A. C. (2006). S24-2 Molt of the African penguin, *Spheniscus demersus*, in relation to its breeding season and food availability. *Acta Zoologica Sinica*, 52, 444-447.
- Crick, H. Q. P. (2004). The impact of climate change on birds. *Ibis*, 146 (Suppl. 1), 48–56.
- Criscuolo, F., Bize, P., Nasir, L., Metcalfe, N. B., Foote, C. G., Griffiths, K., Gault, E. A. et Monaghan, P. (2009). Real-time quantitative PCR assay for measurement of avian telomeres. *Journal of Avian Biology*, 40(3), 342-347. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2008.04623.x>
- Criscuolo, F., Pillay, N., Zahn, S. et Schradin, C. (2020). Seasonal variation in telomere dynamics in African striped mice. *Oecologia*, 194(4), 609-620. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04801-x>
- Cristol, D. A., Baker, M. B. et Carbone, C. (1999). Differential migration revisited. Dans *Current ornithology* (p. 33-88). Springer.
- Cruz-Flores, M., Pradel, R., Bried, J., González-Solís, J. et Ramos, R. (2021). Sex-specific costs of reproduction on survival in a long-lived seabird. *Biol Lett*, 17(3), 20200804. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2020.0804>
- Culina, A., Hinde, C. A. et Sheldon, B. C. (2015a). Carry-over effects of the social environment on future divorce probability in a wild bird population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1817), 20150920. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0920>
- Culina, A., Lachish, S., Pradel, R., Choquet, R. et Sheldon, B. C. (2013). A multievent approach to estimating pair fidelity and heterogeneity in state transitions. *Ecol Evol*, 3(13), 4326-4338. <https://doi.org/10.1002/ece3.729>
- Culina, A., Radersma, R. et Sheldon, B. C. (2015b). Trading up: the fitness consequences of divorce in monogamous birds. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 90(4), 1015-1034. <https://doi.org/10.1111/brv.12143>
- Cury, P. M., Boyd, I. L., Bonhommeau, S., Anker-Nilssen, T., Crawford, R. J., Furness, R. W., Mills, J. A., Murphy, E. J., Osterblom, H., Paleczny, M., Piatt, J. F., Roux, J. P., Shannon, L. et Sydeman, W. J. (2011). Global seabird response to forage fish depletion--one-third for the birds. *Science*, 334(6063), 1703-1706. <https://doi.org/10.1126/science.1212928>
- Dai, A. (2013). Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*, 3(1), 52-58.
- Dale, B. W., Adams, L. G. et Bowyer, R. T. (1994). Functional response of wolves preying on barren-ground caribou in a multiple-prey ecosystem. *Journal of Animal Ecology*, 644-652.
- Danchin, E. et Wagner, R. H. (1997). The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology and Evolution*, 12(9), 342-347. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(97\)01124-5](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(97)01124-5)

- Daunt, F., Wanless, S., Harris, M., Money, L. et Monaghan, P. (2007). Older and wiser: improvements in breeding success are linked to better foraging performance in European shags. *Functional Ecology*, 21(3), 561-567.
- Davis, A. K., Maney, D. L. et Maerz, J. C. (2008). The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists. *Functional Ecology*, 22(5), 760-772. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01467.x>
- Davoren, G. K., Montevecchi, W. A. et Anderson, J. T. (2003). Search strategies of a pursuit - diving marine bird and the persistence of prey patches. *Ecological Monographs*, 73(3), 463-481.
- De Volo, S. B., Reynolds, R. T., Douglas, M. R. et Antolin, M. F. (2008). An Improved Extraction Method to Increase DNA Yield from Molted Feathers. *The Condor*, 110(4), 762-766. <https://doi.org/10.1525/cond.2008.8586>
- Deakin, Z., Hamer, K. C., Sherley, R. B., Bearhop, S., Bodey, T. W., Clark, B. L., Grecian, W. J., Gummery, M., Lane, J., Morgan, G., Morgan, L., Phillips, R. A., Wakefield, E. D. et Votier, S. C. (2019). Sex differences in migration and demography of a wide-ranging seabird, the northern gannet. *Marine Ecology Progress Series*, 622, 191-201. <https://doi.org/10.3354/meps12986>
- Deerenberg, C., Arpanius, V., Daan, S. et Bos, N. (1997). Reproductive effort decreases antibody responsiveness. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 264(1384), 1021-1029.
- Delhaye, J., Salamin, N., Roulin, A., Criscuolo, F., Bize, P. et Christe, P. (2016). Interspecific correlation between red blood cell mitochondrial ROS production, cardiolipin content and longevity in birds. *Age*, 38(5), 433-443.
- Desrochers, A. et Magrath, R. D. (1993). Environmental predictability and remating in European blackbirds. *Behavioral Ecology*, 4(3), 271-272.
- DFO. (2016). *Assessment of the southern Gulf of St. Lawrence (NAFO Div. 4T) spring and fall spawner components of Atlantic herring (Clupea harengus) with advice for the 2016 and 2017 fisheries* (vol. Advis. Rep. 2016/036). Department Fisheries and Oceans Canada.
- DFO. (2018a). *Assessment of the southern Gulf of St. Lawrence (NAFO Div. 4T) spring and fall spawner components of Atlantic herring (Clupea harengus) with advice for the 2018 and 2019 fisheries*. (vol. Sci. Advis. Rep. 2018/029.). Department Fisheries and Oceans Canada.
- DFO. (2018b). *Assessment of the West Coast of Newfoundland (Division 4R) herring stocks in 2017* (vol. Sci. Advis. Rep. 2018/036.). Department Fisheries and Oceans Canada.
- DFO. (2019). *Assessment of the Quebec North Shore (Division 4S) herring stocks in 2018* (vol. Sec. Sci. Advis. Rep. 2019/037). Department Fisheries and Oceans Canada.
- DFO. (2020). *Assessment of the southern Gulf of St. Lawrence (NAFO Division 4T-4Vn) spring and fall spawner components of Atlantic Herring (Clupea harengus) with advice for the 2020 and 2021 fisheries*. (vol. Sci. Advis. Rep. 2020/029). Department Fisheries and Oceans Canada.
- Dhondt, A. A. (2012). *Interspecific competition in birds* (vol. 2). Oxford University Press.
- Dhondt, A. A. et Adriaensen, F. (1994). Causes and effects of divorce in the blue tit *Parus caeruleus*. *Journal of Animal Ecology*, 979-987.
- Dhruv, P. et Naskar, S. (2020). Image classification using convolutional neural network (CNN) and recurrent neural network (RNN): a review. *Machine learning and information processing*, 367-381.
- Diamond, A. W. (1978). Feeding strategies and population size in tropical seabirds. *The American Naturalist*, 112(983), 215-223.
- Dickie, L. M. et Trites, R. W. (1983). The Gulf of St. Lawrence. Dans B. H. Ketchum (dir.), *Ecosystems of the world. Estuaries and enclosed seas*. (vol. 403-425). Elsevier Scientific Publishing Company.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. et Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401-406. <https://doi.org/10.1126/science.1251817>

- Doherty, T. S., Hays, G. C. et Driscoll, D. A. (2021). Human disturbance causes widespread disruption of animal movement. *Nat Ecol Evol*, 5(4), 513-519. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01380-1>
- Domjan, M. (1992). Adult learning and mate choice: Possibilities and experimental evidence. *American Zoologist*, 32(1), 48-61.
- Doney, S. C., Fabry, V. J., Feely, R. A. et Kleypas, J. A. (2009). Ocean acidification: the other CO₂ problem. *Ann Rev Mar Sci*, 1, 169-192. <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163834>
- Doney, S. C., Ruckelshaus, M., Duffy, J. E., Barry, J. P., Chan, F., English, C. A., Galindo, H. M., Grebmeier, J. M., Hollowed, A. B., Knowlton, N., Polovina, J., Rabalais, N. N., Sydeman, W. J. et Talley, L. D. (2012). Climate change impacts on marine ecosystems. *Ann Rev Mar Sci*, 4, 11-37. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-041911-111611>
- Dorresteijn, I., Kitaysky, A., Barger, C., Benowitz-Fredericks, Z., Byrd, G., Shultz, M. et Young, R. (2012). Climate affects food availability to planktivorous least auklets *Aethia pusilla* through physical processes in the southeastern Bering Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 454, 207-220.
- Drent, R. H. et Daan, S. (1980). The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding 1. *Ardea*, 55(1-2), 225-252.
- Du, X., Cai, Y., Wang, S. et Zhang, L. (2016). Overview of deep learning. (p. 159-164). 2016 31st Youth Academic Annual Conference of Chinese Association of Automation (YAC), IEEE.
- Dubiec, A., Witek, M. et Cichoń, M. (2005). Seasonal decline in leukocyte concentrations and reproductive output in female Great Tits (*Parus major*). *The Auk*, 122(3), 829-834.
- Dubois, F. et Cézilly, F. (2002). Breeding success and mate retention in birds: a meta-analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(5), 357-364.
- Duffy, J. E. (1993). Genetic population structure in two tropical sponge-dwelling shrimps that differ in dispersal potential. *Marine Biology*, 116, 459-470.
- Dunn, R. E., White, C. R. et Green, J. A. (2018). A model to estimate seabird field metabolic rates. *Biol Lett*, 14(6), 20180190. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0190>
- Edney, A. J. et Wood, M. J. (2021). Applications of digital imaging and analysis in seabird monitoring and research. *Ibis*, 163(2), 317-337.
- Edwards, M. et Richardson, A. J. (2004). Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, 430(7002), 881-884. <https://doi.org/10.1038/nature02808>
- Eichler, M. (2012). *Causal inference in time series analysis*. Wiley Online Library.
- Eisenberg, D. T. (2016). Telomere length measurement validity: the coefficient of variation is invalid and cannot be used to compare quantitative polymerase chain reaction and Southern blot telomere length measurement techniques. *Int J Epidemiol*, 45(4), 1295-1298.
- Ekström, A., Sandblom, E., Blier, P. U., Cyr, B.-A. D., Brijs, J. et Pichaud, N. (2017). Thermal sensitivity and phenotypic plasticity of cardiac mitochondrial metabolism in European perch, *Perca fluviatilis*. *Journal of Experimental Biology*, 220(3), 386-396. <https://doi.org/10.1242/jeb.150698>
- Ekstrom, P. A. (2004). An advance in geolocation by light. *Mem. Natl Inst. Polar Res.*(Spec. Issue, 58), 210-226.
- Elliott, K. H., Gaston, A. J. et Crump, D. (2010). Sex-specific behavior by a monomorphic seabird represents risk partitioning. *Behavioral Ecology*, 21(5), 1024-1032. <https://doi.org/10.1093/beheco/arg076>
- Elliott, K. H., O'Reilly, K. M., Hatch, S. A. et Gaston, A. J. (2014). The prudent parent meets old age: A high stress response in very old seabirds supports the terminal restraint hypothesis. *Hormones and behavior*, 66, 828-837.
- Emlen, J. M. (1966). The Role of Time and Energy in Food Preference. *The American Naturalist*, 100(916), 611-617. <https://doi.org/doi:10.1086/282455>
- Engle, R. F. et White, H. (1999). *Cointegration, Causality, and Forecasting - A Festschrift in Honour of Clive W.J. Granger*. Oxford University Press.

- Ens, B. J., Choudhury, S. et Black, J. M. (1996). Mate fidelity and divorce in monogamous birds. Dans J. M. Black (dir.), *Partnerships in birds: The study of monogamy* (p. 344-401). Oxford University Press.
- Ens, B. J., Safriel, U. N. et Harris, M. P. (1993). Divorce in the long-lived and monogamous oystercatcher, *Haematopus ostralegus*: incompatibility or choosing the better option? *Animal Behaviour*, *45*(6), 1199-1217. <https://doi.org/https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1142>
- Epel, E. S., Blackburn, E. H., Lin, J., Dhabhar, F. S., Adler, N. E., Morrow, J. D. et Cawthon, R. M. (2004). Accelerated telomere shortening in response to life stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *101*(49), 17312-17315. <https://doi.org/10.1073/pnas.0407162101>
- Erikstad, K. E., Asheim, M., Fauchald, P., Dahlhaug, L., Tveraa, T. et Dahlhaug, P. (1997). Adjustment of parental effort in the puffin; the roles of adult body condition and chick size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *40*(2), 95-100.
- Erikstad, K. E., Fauchald, P., Tveraa, T. et Steen, H. (1998). On the cost of reproduction in long - lived birds: the influence of environmental variability. *Ecology*, *79*(5), 1781-1788.
- Fairbrother, A., Craig, M. A., Walker, K. et O'Loughlin, D. (1990). Changes in mallard (*Anas platyrhynchos*) serum chemistry due to age, sex, and reproductive condition. *Journal of Wildlife diseases*, *26*(1), 67-77.
- Fairhurst, G. D., Champoux, L., Hobson, K. A., Rail, J. F., Verreault, J., Guillemette, M., Montevecchi, W. A., Brousseau, P. et Soos, C. (2017). Feather corticosterone during non-breeding correlates with multiple measures of physiology during subsequent breeding in a migratory seabird. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol*, *208*, 1-13. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2017.02.024>
- Falnes, P. O., Klungland, A. et Alseth, I. (2007). Repair of methyl lesions in DNA and RNA by oxidative demethylation. *Neuroscience*, *145*(4), 1222-1232. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2006.11.018>
- Farine, D. R. et Whitehead, H. (2015). Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis. *Journal of Animal Ecology*, *84*(5), 1144-1163. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12418>
- Fauchald, P. (2009). Spatial interaction between seabirds and prey: review and synthesis. *Marine Ecology Progress Series*, *391*, 139-151.
- Fayet, A. L., Freeman, R., Anker-Nilssen, T., Diamond, A., Erikstad, K. E., Fifield, D., Fitzsimmons, M. G., Hansen, E. S., Harris, M. P., Jessopp, M., Kouwenberg, A. L., Kress, S., Mowat, S., Perrins, C. M., Petersen, A., Petersen, I. K., Reiertsen, T. K., Robertson, G. J., Shannon, P., Sigurethsson, I. A., Shoji, A., Wanless, S. et Guilford, T. (2017). Ocean-wide Drivers of Migration Strategies and Their Influence on Population Breeding Performance in a Declining Seabird. *Curr Biol*, *27*(24), 3871-3878 e3873. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.11.009>
- Fayet, A. L., Freeman, R., Shoji, A., Kirk, H. L., Padget, O., Perrins, C. M. et Guilford, T. (2016). Carry-over effects on the annual cycle of a migratory seabird: an experimental study. *J Anim Ecol*, *85*(6), 1516-1527. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12580>
- Fifield, D. A., Montevecchi, W. A., Garthe, S., Robertson, G. J., Kubetzki, U. et Rail, J.-F. (2014). Migratory Tactics and Wintering Areas of Northern Gannets (*Morus bassanus*) Breeding in North America. *Ornithological Monographs*(79), 1-63.
- Finkel, T. et Holbrook, N. J. (2000). Oxidants, oxidative stress and the biology of ageing. *Nature*, *408*(6809), 239-247. <https://doi.org/10.1038/35041687>
- Flatt, T. et Heyland, A. (2011). *Mechanisms of life history evolution: the genetics and physiology of life history traits and trade-offs*. Oxford university press.
- Flatt, T., Heyland, A. et Stearns, S. C. (2011). What mechanistic insights can or cannot contribute to life history evolution: An exchange between Stearns, Heyland, and Flatt. Dans T. Flatt et A. Heyland (dir.), *Mechanisms of life history evolution: the genetics and physiology of life history traits and trade-offs*. (p. 375-379). Oxford university press.

- Ford, R. G., Ainley, D. G., Lescroël, A., Lyver, P. O. B., Toniolo, V. et Ballard, G. (2015). Testing assumptions of central place foraging theory: a study of Adélie penguins *Pygoscelis adeliae* in the Ross Sea. *Journal of Avian Biology*, 46(2), 193-205.
- Forslund, P. et Pärt, T. (1995). Age and reproduction in birds—hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(9), 374-378.
- Fort, J., Pettex, E., Tremblay, Y., Lorentsen, S.-H., Garthe, S., Votier, S., Pons, J. B., Siorat, F., Furness, R. W., Grecian, W. J., Bearhop, S., Montevecchi, W. A. et Grémillet, D. (2012). Meta-population evidence of oriented chain migration in northern gannets (*Morus bassanus*). *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10(5), 237-242. <https://doi.org/10.1890/110194>
- Fowler, M. A., Paquet, M., Legault, V., Cohen, A. A. et Williams, T. D. (2018). Physiological predictors of reproductive performance in the European Starling (*Sturnus vulgaris*). *Front Zool*, 15, 45. <https://doi.org/10.1186/s12983-018-0288-3>
- Fowler, M. A. et Williams, T. D. (2017). A physiological signature of the cost of reproduction associated with parental care. *The American Naturalist*, 190(6), 762-773. <https://doi.org/10.1086/694123>
- Fox, J. et Weisberg, S. (2019). *An {R} Companion to Applied Regression* (3e éd.). Sage. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>
- França, M. B., Panek, A. D. et Eleutherio, E. (2007). Oxidative stress and its effects during dehydration. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 146(4), 621-631. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2006.02.030>
- Franci, C. D., Guillemette, M., Pelletier, E., Chastel, O., Bonnefoi, S. et Verreault, J. (2014). Endocrine status of a migratory bird potentially exposed to the Deepwater Horizon oil spill: a case study of northern gannets breeding on Bonaventure Island, Eastern Canada. *Sci Total Environ*, 473-474, 110-116. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.12.006>
- Frederiksen, M., Harris, M. P., Daunt, F., Rothery, P. et Wanless, S. (2004). Scale - dependent climate signals drive breeding phenology of three seabird species. *Global Change Biology*, 10(7), 1214-1221.
- Fretwell, S. D. (1980). Evolution of migration in relation to factors regulating bird numbers. Dans A. Keast et E. S. Morton (dir.), *Migrant Birds in the Neotropics* (p. 517-527). Smithsonian Institution Press.
- Fretwell, S. D. et Lucas, H. L. (1970). On territorial behavior and other factors influencing distribution in birds: 1. Theoretical development. *Acta Biotheoretica*, 19(1), 16-36.
- Fudickar, A. M., Peterson, M. P., Greives, T. J., Atwell, J. W., Bridge, E. S. et Ketterson, E. D. (2016). Differential gene expression in seasonal sympatry: mechanisms involved in diverging life histories. *Biol Lett*, 12(3), 20160069. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0069>
- Furness, R. W. (2007). Responses of seabirds to depletion of food fish stocks. *Journal of Ornithology*, 148(S2), 247-252. <https://doi.org/10.1007/s10336-007-0152-2>
- Furness, R. W. et Birkhead, T. R. (1984). Seabird colony distributions suggest competition for food supplies during the breeding season. *Nature*, 311(5987), 655-656. <https://doi.org/10.1038/311655a0>
- Furness, R. W. et Monaghan, P. (1987). *Seabird Ecology*. Springer.
- Furness, R. W. et Tasker, M. L. (2000). Seabird-fishery interactions: quantifying the sensitivity of seabirds to reductions in sandeel abundance, and identification of key areas for sensitive seabirds in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 202, 253-264.
- Fusco, G. et Minelli, A. (2010). Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts. Introduction. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 365(1540), 547-556. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0267>
- Galván, I., Erritzøe, J., Karadaş, F. et Møller, A. P. (2012). High levels of liver antioxidants are associated with life-history strategies characteristic of slow growth and high survival rates in birds. *Journal of Comparative Physiology B*, 182(7), 947-959. <https://doi.org/10.1007/s00360-012-0671-x>

- Garthe, S., Benvenuti, S. et Montevecchi, W. A. (2000). Pursuit plunging by northern gannets (*Sula bassana*) feeding on capelin (*Mallotus villosus*). *Proc Biol Sci*, 267(1454), 1717-1722. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1200>
- Garthe, S., Camphuysen, K. et Furness, R. W. (1996). Amounts of discards by commercial fisheries and their significance as food for seabirds in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 136, 1-11.
- Garthe, S., Guse, N., Montevecchi, W. A., Rail, J.-F. et Grégoire, F. (2014). The daily catch: Flight altitude and diving behavior of northern gannets feeding on Atlantic mackerel. *Journal of Sea Research*, 85, 456-462. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.07.020>
- Garthe, S., Ludynia, K., Hüppop, O., Kubetzki, U., Meraz, J. F. et Furness, R. W. (2012). Energy budgets reveal equal benefits of varied migration strategies in northern gannets. *Marine Biology*, 159(9), 1907-1915. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1978-6>
- Garthe, S., Montevecchi, W. A., Chapdelaine, G., Rail, J.-F. et Hedd, A. (2007a). Contrasting foraging tactics by northern gannets (*Sula bassana*) breeding in different oceanographic domains with different prey fields. *Marine Biology*, 151(2), 687-694. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0523-x>
- Garthe, S., Montevecchi, W. A. et Davoren, G. K. (2007b). Flight destinations and foraging behaviour of northern gannets (*Sula bassana*) preying on a small forage fish in a low-Arctic ecosystem. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54(3-4), 311-320. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.11.008>
- Gaston, A. J. (2004). *Seabirds: a natural history*. Poyser
- Gaston, A. J., Ydenberg, R. C. et Smith, G. J. (2007). Ashmole's halo and population regulation in seabirds. *Marine Ornithology*, 35(2), 119-126.
- Gebhardt - Henrich, S. G., Heeb, P., Richner, H. et Tripet, F. (1998). Does loss of mass during breeding correlate with reproductive success? A study on Blue Tits *Parus caeruleus*. *Ibis*, 140(2), 210-213.
- Gibson, D., Chaplin, M. K., Hunt, K. L., Friedrich, M. J., Weithman, C. E., Addison, L. M., Cavalieri, V., Coleman, S., Cuthbert, F. J. et Fraser, J. D. (2018). Impacts of anthropogenic disturbance on body condition, survival, and site fidelity of nonbreeding Piping Plovers. *The Condor: Ornithological Applications*, 120(3), 566-580.
- Giraud-Panis, M. J., Pisano, S., Benarroch-Popivker, D., Pei, B., Le Du, M. H. et Gilson, E. (2013). One identity or more for telomeres? *Front Oncol*, 3, 48. <https://doi.org/10.3389/fonc.2013.00048>
- González-Medina, E., Castillo-Guerrero, J. A., Santiago-Quesada, F., Villegas, A., Masero, J. A., Sánchez-Guzmán, J. M. et Fernández, G. (2015). Regulation of breeding expenditure in the blue-footed booby, *Sula nebouxii*: an experimental approach. *Animal Behaviour*, 108, 9-16. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.06.025>
- Gosling, S. D. et John, O. P. (1999). Personality Dimensions in Nonhuman Animals: A Cross-Species Review. *Current directions in psychological science*, 8(3), 69-75. <https://doi.org/10.1111/1467-8721.00017>
- Gowaty, P. A. (1982). Sexual terms in sociobiology: Emotionally evocative and, paradoxically, jargon. *Animal Behaviour*, 30(2), 630-631.
- Granger, C. W. J. (1969). Investigating causal relations by econometric models and cross-spectral methods. *Econometrica: journal of the Econometric Society*, 424-438.
- Granger, C. W. J. (1988). Causality, cointegration, and control. *Journal of Economic Dynamics and Control*, 12(2-3), 551-559.
- Graves, J. (1991). Comments on the sample sizes used to test the effect of experimental brood enlargement on adult survival. *The Auk*, 108(4), 967-969.
- Grecian, W. J., Williams, H. J., Votier, S. C., Bearhop, S., Cleasby, I. R., Grémillet, D., Hamer, K. C., Le Nuz, M., Lescroël, A. et Newton, J. (2019). Individual spatial consistency and dietary flexibility in the migratory behavior of northern gannets wintering in the Northeast Atlantic. *Frontiers in Ecology and Evolution*.

- Green, J. A., Boyd, I. L., Woakes, A. J., Warren, N. L. et Butler, P. J. (2005). Behavioural flexibility during year-round foraging in macaroni penguins. *Marine Ecology Progress Series*, 296, 183-196.
- Greenberg, R. (1980). Demographic aspects of long-distance migration. Dans A. Keast et E. S. Morton (dir.), *Migrant Birds in the Neotropics: Ecology, Behavior, Distribution, and Conservation*. Smithsonian Institution Press.
- Greenwood, P. J. et Harvey, P. H. (1982). The natal and breeding dispersal of birds. *Annual review of Ecology and Systematics*, 13, 1-21.
- Grémillet, D., Dell’Omo, G., Ryan, P. G., Peters, G., Ropert-Coudert, Y. et Weeks, S. J. (2004). Offshore diplomacy, or how seabirds mitigate intra-specific competition: a case study based on GPS tracking of Cape gannets from neighbouring colonies. *Marine Ecology Progress Series*, 268, 265-279.
- Grémillet, D., Kuntz, G., Gilbert, C., Woakes, A. J., Butler, P. J. et Maho, Y. I. (2005). Cormorants dive through the Polar night. *Biol Lett*, 1(4), 469-471.
- Grémillet, D., Ponchon, A., Paleczny, M., Palomares, M.-L. D., Karpouzi, V. et Pauly, D. (2018). Persisting worldwide seabird-fishery competition despite seabird community decline. *Current Biology*, 28(24), 4009-4013 e4002. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.10.051>
- Griffiths, R., Double, M. C., Orr, K. et Dawson, R. K. G. (1998). A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology* 7, 1071-1075.
- Grist, H., Daunt, F., Wanless, S., Burthe, S. J., Newell, M. A., Harris, M. P. et Reid, J. M. (2017). Reproductive performance of resident and migrant males, females and pairs in a partially migratory bird. *J Anim Ecol*, 86(5), 1010-1021. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12691>
- Griswold, C. K., Taylor, C. M. et Norris, D. R. (2010). The evolution of migration in a seasonal environment. *Proc Biol Sci*, 277(1694), 2711-2720. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0550>
- Groothuis, T. G. et Carere, C. (2005). Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neurosci Biobehav Rev*, 29(1), 137-150. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2004.06.010>
- Groscolas, R. (1986). Changes in body mass, body temperature and plasma fuel levels during the natural breeding fast in male and female emperor penguins *Aptenodytes forsteri*. *Journal of Comparative Physiology B*, 156(4), 521-527.
- Gross, W. B. et Siegel, H. S. (1983). Evaluation of the heterophil/lymphocyte ratio as a measure of stress in chickens. *Avian Diseases*, 972-979.
- Grubb, T. C. J. (1989). Feather Growth Bars as Indicators of Nutritional Status. *The Auk*, 106(2), 314-320.
- Guglielmo, C. G., Piersma, T. et Williams, T. D. (2001). A sport-physiological perspective on bird migration: evidence for flight-induced muscle damage. *Journal of Experimental Biology*, 204(15), 2683-2690. <https://doi.org/10.1242/jeb.204.15.2683>
- Guillemette, M. (1993). *Selection de l'habitat et strategies alimentaires chez l'eider a duvet Somateria mollissima en hiver dans l'archipel de Mingan, golfe du Saint-Laurent* Université Laval]. Québec.
- Guillemette, M., Grégoire, F., Bouillet, D., Rail, J. F., Bolduc, F., Caron, A. et Pelletier, D. (2018). Breeding failure of seabirds in relation to fish depletion: is there a single threshold of food abundance? *Marine Ecology Progress Series*, 587, 235-245. <https://doi.org/10.3354/meps12442>
- Guillemette, M. et Pelletier, D. (2022). Egg-laying increases body temperature to an annual maximum in a wild bird. *Sci Rep*, 12(1), 1-11. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-05516-0>
- Guillemette, M., Polymeropoulos, E. T., Portugal, S. J. et Pelletier, D. (2017). It takes time to be cool: On the relationship between hyperthermia and body cooling in a migrating seaduck. *Frontiers in Physiology*, 8, 532.
- Guillemette, M., Woakes, A. J., Flagstad, A. et Butler, P. J. (2002). Effects of Data-Loggers Implanted for a Full Year in Female Common Eiders. *The Condor*, 104(2), 448-452. <https://doi.org/10.1093/condor/104.2.448>

- Guillemette, M., Woakes, A. J., Henaux, V., Grandbois, J.-M. et Butler, P. J. (2004). The effect of depth on the diving behaviour of common eiders. *Canadian Journal of Zoology*, 82(11), 1818-1826. <https://doi.org/10.1139/z04-180>
- Guindre-Parker, S. et Rubenstein, D. R. (2018). The oxidative costs of parental care in cooperative and pair-breeding African starlings. *Oecologia*, 188(1), 53-63. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4178-3>
- Gustafsson, L., Nordling, D., Andersson, M., Sheldon, B. et Qvarnström, A. (1994). Infectious diseases, reproductive effort and the cost of reproduction in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 346(1317), 323-331. <https://doi.org/10.1098/rstb.1994.0149>
- Gustafsson, L. et Sutherland, W. J. (1988). The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature*, 335(6193), 813-815.
- Gwinner, E. (1990). *Bird Migration. Physiology and Ecophysiology*. Springer-Verlag.
- Halliwell, B. et Gutteridge, J. M. (2015). *Free radicals in biology and medicine*. Oxford University Press, USA.
- Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J. F., Casey, K. S., Ebert, C., Fox, H. E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H. S., Madin, E. M., Perry, M. T., Selig, E. R., Spalding, M., Steneck, R. et Watson, R. (2008). A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319(5865), 948-952. <https://doi.org/10.1126/science.1149345>
- Hamer, K. C., Furness, R. W. et Caldow, R. W. G. (1991). The effects of changes in food availability on the breeding ecology of great skuas *Catharacta skua* in Shetland. *Journal of Zoology*, 223(2), 175-188.
- Hamer, K. C., Humphreys, E. M., Garthe, S., Hennicke, J., Peters, G., Grémillet, D., Phillips, R. A., Harris, M. P. et Wanless, S. (2007). Annual variation in diets, feeding locations and foraging behaviour of gannets in the North Sea: flexibility, consistency and constraint. *Marine Ecology Progress Series*, 338, 295-305.
- Hamer, K. C., Phillips, R. A., Wanless, S., Harris, M. P. et Wood, A. G. (2000). Foraging ranges, diets and feeding locations of gannets *Morus bassanus* in the North Sea: evidence from satellite telemetry. *Marine Ecology Progress Series*, 200, 257-264.
- Harding, A. M. A., Piatt, J. F. et Schmutz, J. A. (2007). Seabird behavior as an indicator of food supplies: sensitivity across the breeding season. *Marine Ecology Progress Series*, 352, 269-274. <https://doi.org/10.3354/meps07072>
- Harr, K. E. (2006). Diagnostic value of biochemistry. Dans G. J. Harrison et T. L. Lightfoot (dir.), *Clinical Avian Medicine* (p. 611-630). Spix Publishing Inc.
- Harrington, B. A., Hagan, J. M. et Leddy, L. E. (1988). Site fidelity and survival differences between two groups of New World Red Knots (*Calidris canutus*). *The Auk*, 105(3), 439-445.
- Harris, M. P., Safriel, U. N., Brooke, M. d. L. et Britton, C. K. (1987). The pair bond and divorce among oystercatchers *Haematopus ostralegus* on Skokholm Island, Wales. *Ibis*, 129(1), 45-57.
- Harrison, F., Barta, Z., Cuthill, I. et Szekely, T. (2009). How is sexual conflict over parental care resolved? A meta - analysis. *Journal of evolutionary biology*, 22(9), 1800-1812.
- Harrison, G. J., Lightfoot, T. L. et Harrison, L. R. (2006). *Clinical avian medicine* (vol. 1 and 2). Spix publishing Palm Beach FL.
- Harrison, X. A., Blount, J. D., Inger, R., Norris, D. R. et Bearhop, S. (2011). Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. *J Anim Ecol*, 80(1), 4-18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01740.x>
- Harrison, X. A., Hodgson, D. J., Inger, R., Colhoun, K., Gudmundsson, G. A., McElwaine, G., Tregenza, T. et Bearhop, S. (2013). Environmental conditions during breeding modify the strength of mass-dependent carry-over effects in a migratory bird. *PLoS One*, 8(10), e77783. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077783>
- Hassell, M. P., Lawton, J. H. et Beddington, J. R. (1977). Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids. *J Anim Ecol*, 249-262.

- Hasselquist, D., Wasson, M. F. et Winkler, D. W. (2001). Humoral immunocompetence correlates with date of egg-laying and reflects work load in female tree swallows. *Behavioral Ecology*, 12(1), 93-97.
- Hausmann, M. F. et Vleck, C. M. (2002). Telomere length provides a new technique for aging animals. *Oecologia*, 130(3), 325-328. <https://doi.org/10.1007/s00442-001-0827-y>
- Hausmann, M. F., Winkler, D. W., Huntington, C. E., Nisbet, I. C. et Vleck, C. M. (2007). Telomerase activity is maintained throughout the lifespan of long-lived birds. *Exp Gerontol*, 42(7), 610-618. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2007.03.004>
- Hausmann, M. F., Winkler, D. W., O'Reilly, K. M., Huntington, C. E., Nisbet, I. C. et Vleck, C. M. (2003). Telomeres shorten more slowly in long-lived birds and mammals than in short-lived ones. *Proc Biol Sci*, 270(1522), 1387-1392. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2385>
- Hausmann, M. F., Winkler, D. W. et Vleck, C. M. (2005). Longer telomeres associated with higher survival in birds. *Biol Lett*, 1(2), 212-214. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0301>
- Hedd, A., Regular, P., Montevecchi, W., Buren, A., Burke, C. et Fifield, D. (2009). Going deep: common murrens dive into frigid water for aggregated, persistent and slow-moving capelin. *Marine Biology*, 156(4), 741-751.
- Hedd, A., Ryder, J. L., Cowen, L. L. et Bertram, D. F. (2002). Inter-annual variation in the diet, provisioning and growth of Cassin's auklet at Triangle Island, British Columbia: responses to variation in ocean climate. *Marine Ecology Progress Series*, 229, 221-232.
- Hegemann, A., Matson, K. D., Flinks, H. et Tieleman, B. I. (2013). Offspring pay sooner, parents pay later: experimental manipulation of body mass reveals trade-offs between immune function, reproduction and survival. *Frontiers in Zoology*, 10(1), 1-12.
- Helm, B. et Lincoln, G. A. (2017). Circannual rhythms anticipate the earth's annual periodicity. Dans *Biological timekeeping: Clocks, rhythms and behaviour* (p. 545-569). Springer.
- Hemery, G., d'Amico, F., Castege, I., Dupont, B., D'Elbee, J., Lalanne, Y. et Mouches, C. (2008). Detecting the impact of oceanic - climatic changes on marine ecosystems using a multivariate index: the case of the Bay of Biscay (North Atlantic - European Ocean). *Global Change Biology*, 14(1), 27-38.
- Hestbeck, J. B., Nichols, J. D. et Hines, J. E. (1992). The relationship between annual survival rate and migration distance in Mallards: An examination of the time-allocation hypothesis for the evolution of migration. *Canadian Journal of Zoology*, 70(10), 2021-2027.
- Hicks, O., Burthe, S., Daunt, F., Butler, A., Bishop, C. et Green, J. A. (2017). Validating accelerometry estimates of energy expenditure across behaviours using heart rate data in a free-living seabird. *J Exp Biol*, 220(Pt 10), 1875-1881. <https://doi.org/10.1242/jeb.152710>
- Hilborn, R., Branch, T. A., Ernst, B., Magnusson, A., Minte-Vera, C. V., Scheuerell, M. D. et Valero, J. L. (2003). State of the world's fisheries. *Annual review of Environment and Resources*, 28(1), 359-399.
- Hill, R. D. (1994). Theory of geolocation by light levels. Dans B. J. Le Boeuf et R. M. Laws (dir.), *Elephant seals: population ecology, behavior, and physiology* (p. 227-236). University of California Press.
- Hillstrom, L. (1995). Body Mass Reduction During Reproduction in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*: Physiological Stress or Adaptation for Lowered Costs of Locomotor? *Functional Ecology*, 807-817.
- Hinde, C. A. (2006). Negotiation over offspring care?—a positive response to partner-provisioning rate in great tits. *Behavioral Ecology*, 17(1), 6-12.
- Hinde, C. A. et Kilner, R. M. (2007). Negotiations within the family over the supply of parental care. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1606), 53-60.
- Hinke, J. T., Barbosa, A., Emmerson, L. M., Hart, T., Juarez, M. A., Korczak - Abshire, M., Milinevsky, G., Santos, M., Trathan, P. N. et Watters, G. M. (2018). Estimating nest - level phenology and reproductive success of colonial seabirds using time - lapse cameras. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(8), 1853-1863.

- Hixson, S. M., Sharma, B., Kainz, M. J., Wacker, A. et Arts, M. T. (2015). Production, distribution, and abundance of long-chain omega-3 polyunsaturated fatty acids: a fundamental dichotomy between freshwater and terrestrial ecosystems. *Environmental Reviews*, 23(4), 414-424.
- Hochleithner, M. (2013). Biochemistries. Dans G. H. B. Ritchie, L. Harrison (eds) (dir.), *Avian Medicine, Principles and Application* (p. 223-245). Wingers Publishing.
- Hoegh-Guldberg, O. et Bruno, J. F. (2010). The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science*, 328(5985), 1523-1528. <https://doi.org/10.1126/science.1189930>
- Holling, C. S. (1959a). The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *The Canadian Entomologist*, 91, 293-320.
- Holling, C. S. (1959b). Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist*, 91, 385-398.
- Holmes, D. J. et Austad, S. N. (1995). Birds as animal models for the comparative biology of aging: a prospectus. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, 50(2), B59-B66.
- Honig, L. S., Schupf, N., Lee, J. H., Tang, M. X. et Mayeux, R. (2006). Shorter telomeres are associated with mortality in those with APOE epsilon4 and dementia. *Ann Neurol*, 60(2), 181-187. <https://doi.org/10.1002/ana.20894>
- Hörak, P., Ots, I. et Murumägi, A. (1998). Haematological health state indices of reproducing Great Tits: a response to brood size manipulation. *Functional Ecology*, 12(5), 750-756.
- Horne, J. S. et Garton, E. O. (2006). Likelihood cross - validation versus least squares cross - validation for choosing the smoothing parameter in kernel home - range analysis. *The Journal of Wildlife Management*, 70(3), 641-648. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2006\)70\[641:LCVLSC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2006)70[641:LCVLSC]2.0.CO;2)
- Hornsby, P. J. (2006). Short telomeres: cause or consequence of aging? *Aging cell*, 5(6), 577-578.
- Hothorn, F. B. et Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, 50(3), 346-363. <https://doi.org/10.1002/bimj.200810425>
- Houben, J. M., Moonen, H. J., van Schooten, F. J. et Hageman, G. J. (2008). Telomere length assessment: biomarker of chronic oxidative stress? *Free radical biology and medicine*, 44(3), 235-246.
- Houston, A. I., Székely, T. et McNamara, J. M. (2005). Conflict between parents over care. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(1), 33-38.
- Hulbert, A. J., Pamplona, R., Buffenstein, R. et Buttemer, W. A. (2007). Life and death: metabolic rate, membrane composition, and life span of animals. *Physiological Reviews*, 87(4), 1175-1213. <https://doi.org/10.1152/physrev.00047.2006>
- IDEXX. (2015). *Manuel d'utilisation de l'analyseur biochimique IDEXX Catalyst Dx* (p. 78). Burlington, ON : IDEXX Laboratories Inc.
- Innes, J. K. et Calder, P. C. (2018). Omega-6 fatty acids and inflammation. *Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids*, 132, 41-48. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.plefa.2018.03.004>
- IOCAN. (2016). *État des populations d'oiseaux de l'Amérique du Nord* (p. 8). Ottawa : Environnement et Changement climatique Canada.
- IPCC. (2013). *Climate Change 2013 The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (T. F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex et P. M. Midgley, dir.). Cambridge University Press.
- IPCC. (2019). *Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate (SROCC)* https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/sites/3/2019/11/SROCC_FinalDraft_FullReport.pdf
- Ismar, S. M., Daniel, C., Stephenson, B. M. et Hauber, M. E. (2010). Mate replacement entails a fitness cost for a socially monogamous seabird. *Naturwissenschaften*, 97(1), 109-113. <https://doi.org/10.1007/s00114-009-0618-6>

- Iverson, S. J., Field, C., Don Bowen, W. et Blanchard, W. (2004). Quantitative fatty acid signature analysis: a new method of estimating predator diets. *Ecological Monographs*, 74(2), 211-235.
- Iverson, S. J., Springer, A. M. et Kitaysky, A. S. (2007). Seabirds as indicators of food web structure and ecosystem variability: qualitative and quantitative diet analyses using fatty acids. *Marine Ecology Progress Series*, 352, 235-244. <https://doi.org/10.3354/meps07073>
- Jacobson, L. D., De Oliveira, J. A., Barange, M., Cisneros-Mata, M. A., Félix-Uraga, R., Hunter, J. R., Kim, J. Y., Matsuura, Y., Ñiquen, M. et Porteiro, C. (2001). Surplus production, variability, and climate change in the great sardine and anchovy fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(9), 1891-1903.
- Jenni-Eiermann, S. et Jenni, L. (1992). High Plasma Triglyceride Levels in Small Birds during Migratory Flight: A New Pathway for Fuel Supply during Endurance Locomotion at Very High Mass-Specific Metabolic Rates? *Physiological Zoology*, 65(1), 112-123. <http://www.jstor.org/stable/30158242>
- Jenni-Eiermann, S. et Jenni, L. (1998). What can plasma metabolites tell us about the metabolism, physiological state and condition of individual birds? An overview. *Biol. Cons. Fauna*, 102, 312-319.
- Jeschke, J. M. (2007). When carnivores are "full and lazy". *Oecologia*, 152(2), 357-364. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0654-2>
- Jeschke, J. M. et Kokko, H. (2008). Mortality and other determinants of bird divorce rate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(1), 1-9.
- Ji, L. L. (2008). Modulation of skeletal muscle antioxidant defense by exercise: Role of redox signaling. *Free Radic Biol Med*, 44(2), 142-152. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2007.02.031>
- Jodczyk, S., Pearson, J. F., Aitchison, A., Miller, A. L., Hampton, M. B. et Kennedy, M. A. (2015). Telomere Length Measurement on the Roche LightCycler 480 Platform. *Genetic Testing and Molecular Biomarkers*, 19(2), 63-68. <https://doi.org/10.1089/gtmb.2014.0208>
- Joffre, C., Nadjar, A., Lebbadi, M., Calon, F. et Laye, S. (2014). n-3 LCPUFA improves cognition: the young, the old and the sick. *Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids*, 91(1-2), 1-20. <https://doi.org/10.1016/j.plefa.2014.05.001>
- Johnston, V. H. et Ryder, J. P. (1987). Divorce in Larids: a review. *Colonial Waterbirds*, 10(1), 16-26.
- Johnstone, C. P., Reina, R. D. et Lill, A. (2012). Interpreting indices of physiological stress in free-living vertebrates. *J Comp Physiol B*, 182(7), 861-879. <https://doi.org/10.1007/s00360-012-0656-9>
- Jones, G. M. et Vale, J. A. (2000). Mechanisms of toxicity, clinical features, and management of diquat poisoning: a review. *Journal of toxicology: Clinical toxicology*, 38(2), 123-128. <https://doi.org/10.1081/clt-100100926>
- Jones, I. L. et Montgomerie, R. (1991). Mating and remating of least auklets (*Aethia pusilla*) relative to ornamental traits. *Behavioral Ecology*, 2(3), 249-257.
- Jouventin, P. et Mougin, J.-L. (1981). Les stratégies adaptatives des oiseaux de mer. *Rev. Écol. (Terre et Vie)*, 35, 217-272.
- Kacelnik, A. (1984). Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch residence time. *J Anim Ecol*, 283-299.
- Kahle, D. et Wickham, H. (2013). ggmap: Spatial Visualization with ggplot2. *The R journal*, 5(1), 144-161.
- Käkelä, A., Furness, R. W., Kelly, A., Strandberg, U., Waldron, S. et Käkelä, R. (2007). Fatty acid signatures and stable isotopes as dietary indicators in North Sea seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 342, 291-301.
- Käkelä, R., Furness, R. W., Kahle, S., Becker, P. H. et Käkelä, A. (2009). Fatty acid signatures in seabird plasma are a complex function of diet composition: a captive feeding trial with herring gulls. *Functional Ecology*, 23(1), 141-149. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01475.x>
- Käkelä, R., Käkelä, A., Kahle, S., Becker, P. H., Kelly, A. et Furness, R. W. (2005). Fatty acid signatures in plasma of captive herring gulls as indicators of demersal or pelagic fish diet. *Marine Ecology Progress Series*, 293, 191-200. <https://doi.org/10.3354/meps293191>

- Karasov, W. H. (1986). Energetics, physiology and vertebrate ecology. *Trends Ecol Evol*, 1(4), 101-104. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(86\)90034-0](https://doi.org/10.1016/0169-5347(86)90034-0)
- Karnovsky, N. J., Hobson, K. A. et Iverson, S. J. (2012). From lavage to lipids: estimating diets of seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 451, 263-284. <https://doi.org/10.3354/meps09713>
- Kawai, T. (1973). *Clinical aspects of the plasma proteins*. Springer Science & Business Media.
- Keeling, R. E., Kortzinger, A. et Gruber, N. (2010). Ocean deoxygenation in a warming world. *Ann Rev Mar Sci*, 2, 199-229. <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163855>
- Kenward, R. E. (2001). *A manual for wildlife radio tagging*. Academic press.
- Keogan, K., Daunt, F., Wanless, S., Phillips, R. A., Walling, C. A., Agnew, P., Ainley, D. G., Anker-Nilssen, T., Ballard, G., Barrett, R. T., Barton, K. J., Bech, C., Becker, P., Berglund, P.-A., Bollache, L., Bond, A. L., Bouwhuis, S., Bradley, R. W., Burr, Z. M., Camphuysen, K., Catry, P., Chiaradia, A., Christensen-Dalsgaard, S., Cuthbert, R., Dehnhard, N., Descamps, S., Diamond, T., Divoky, G., Drummond, H., Dugger, K. M., Dunn, M. J., Emmerson, L., Erikstad, K. E., Fort, J., Fraser, W., Genovart, M., Gilg, O., González-Solís, J., Granadeiro, J. P., Grémillet, D., Hansen, J., Hanssen, S. A., Harris, M., Hedd, A., Hinke, J., Igual, J. M., Jahncke, J., Jones, I., Kappes, P. J., Lang, J., Langset, M., Lescroël, A., Lorentsen, S.-H., Lyver, P. O. B., Mallory, M., Moe, B., Montevecchi, W. A., Monticelli, D., Mostello, C., Newell, M., Nicholson, L., Nisbet, I., Olsson, O., Oro, D., Pattison, V., Poisbleau, M., Pyk, T., Quintana, F., Ramos, J. A., Ramos, R., Reiertsen, T. K., Rodríguez, C., Ryan, P., Sanz-Aguilar, A., Schmidt, N. M., Shannon, P., Sittler, B., Southwell, C., Surman, C., Svagelj, W. S., Trivelpiece, W., Warzybok, P., Watanuki, Y., Weimerskirch, H., Wilson, P. R., Wood, A. G., Phillimore, A. B. et Lewis, S. (2018). Global phenological insensitivity to shifting ocean temperatures among seabirds. *Nature Climate Change*, 8(4), 313-318. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0115-z>
- Kepler, C. B. (1969). *Breeding biology of the blue-faced Booby Sula dactylatra personata on Green Island, Kure Atoll*. The Nuttall Ornithological Club.
- Ketterson, E. D. et Nolan, V. J. (1976). Geographic variation and its climatic correlates in sex-ratio of eastern wintering Dark-eyed Juncos (*Junco hyemalis hyemalis*). *Ecology*, 54(4), 679-693.
- Khalilieh, A., McCue, M. D. et Pinshow, B. (2012). Physiological responses to food deprivation in the house sparrow, a species not adapted to prolonged fasting. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*, 303(5), R551-561. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00076.2012>
- Kitaysky, A. S. et Golubova, E. G. (2000). Climate change causes contrasting trends in reproductive performance of planktivorous and piscivorous alcids. *Journal of Animal Ecology*, 69(2), 248-262.
- Kitaysky, A. S., Piatt, J. F. et Wingfield, J. C. (2007). Stress hormones link food availability and population processes in seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 352, 245-258. <https://doi.org/10.3354/meps07074>
- Kitaysky, A. S., Wingfield, J. C. et Piatt, J. F. (1999). Dynamics of food availability, body condition and physiological stress response in breeding Black-legged Kittiwakes. *Functional Ecology*, 13, 577-584.
- Klein, J. (1986). Antigen-major histocompatibility complex-T cell receptors: Inquiries into the immunological ménage à trois. *Immunologic Research*, 5(3), 173-190.
- Klemming, J. M. (1998). The determination of seasonal declines in breeding success in seabirds. *Etología: Revista de la Sociedad Española de Etología*(6), 17-31.
- Knuth, S. T. et Chaplin, S. B. (1994). The effect of exercise on activities of lactate dehydrogenase and creatine kinase in red-tailed hawks. *J. Raptor Res*, 28(1), 27-33.
- Koivula, M. J. et Eeva, T. (2010). Metal-related oxidative stress in birds. *Environmental Pollution*, 158(7), 2359-2370. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.03.013>
- Koliada, A. K., Krasnenkov, D. S. et Vaiserman, A. M. (2015). Telomeric aging: mitotic clock or stress indicator. *Front. Genet.* 6: 82. doi: 10.3389/fgene, 6, 82. <https://doi.org/10.3389/fgene.2015.00082>

- Koutitonsky, V. C. et Bugden, C. L. (1991). The Physical Oceanography of the Gulf of St. Lawrence: A Review with Emphasis on the Synoptic Variability of the Motion. (p. 57-90). Proceedings of a Workshop/Symposium, Maurice Lamontagne Institute, Mont-Joli, Québec. Centre Océanographique de Rimouski.
- Kranstauber, B., Weinzierl, R., Wikelski, M. et Safi, K. (2015). Global aerial flyways allow efficient travelling. *Ecol Lett*, 18(12), 1338–1345. <https://doi.org/10.1111/ele.12528>
- Kubetzki, U., Garthe, S., Fifield, D., Mendel, B. et Furness, R. W. (2009). Individual migratory schedules and wintering areas of northern gannets. *Marine Ecology Progress Series*, 391, 257-265. <https://doi.org/10.3354/meps08254>
- Lack, D. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen.
- Lafleur, Y. (1969). *Île Bonaventure. Rapport de l'activité de l'Université Laval*. Rapport inédit.
- Lailvaux, S. P. et Husak, J. F. (2014). The life history of whole-organism performance. *Q Rev Biol*, 89(4), 285-318. <https://doi.org/10.1086/678567>
- Lamarre, J., Cheema, S. K., Robertson, G. J. et Wilson, D. R. (2021). Omega-3 fatty acids accelerate fledging in an avian marine predator: a potential role of cognition. *J Exp Biol*, 224(Pt 4). <https://doi.org/10.1242/jeb.235929>
- Larsson, S. C., Kumlin, M., Ingelman-Sundberg, M. et Wolk, A. (2004). Dietary long-chain n-3 fatty acids for the prevention of cancer: a review of potential mechanisms. *The American journal of clinical nutrition*, 79(6), 935-945. <https://doi.org/10.1093/ajcn/79.6.935>
- Laver, P. N. et Kelly, M. J. (2008). A critical review of home range studies. *Journal of Wildlife Management*, 72(1), 290-298. <https://doi.org/10.2193/2005-589>
- Lavoie, D., Simard, Y. et Saucier, F. J. (2000). Aggregation and dispersion of krill at channel heads and shelf edges: the dynamics in the Saguenay-St. Lawrence Marine Park. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(9), 1853-1869.
- Lea, S. E. G., Chow, P. K. Y., Leaver, L. A. et McLaren, I. P. L. (2020). Behavioral flexibility: A review, a model, and some exploratory tests. *Learn Behav*, 48(1), 173-187. <https://doi.org/10.3758/s13420-020-00421-w>
- Lebreton, J.-D., Burnham, K. P., Clobert, J. et Anderson, D. R. (1992). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62, 67-118.
- Leempoel, K., Hebert, T. et Hadly, E. A. (2020). A comparison of eDNA to camera trapping for assessment of terrestrial mammal diversity. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1918), 20192353. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2353>
- Legagneux, P., Fast, P. L., Gauthier, G. et Bety, J. (2012). Manipulating individual state during migration provides evidence for carry-over effects modulated by environmental conditions. *Proc Biol Sci*, 279(1730), 876-883. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1351>
- Lehodey, P. (2001). The pelagic ecosystem of the tropical Pacific Ocean: dynamic spatial modelling and biological consequences of ENSO. *Progress in Oceanography*, 49(1-4), 439-468.
- Lehodey, P., Chai, F. et Hampton, J. (2003). Modelling climate - related variability of tuna populations from a coupled ocean - biogeochemical - populations dynamics model. *Fisheries Oceanography*, 12(4 - 5), 483-494.
- Lenth, R. V. (2016). Least-Squares Means: The R Package lsmeans. *Journal of Statistical Software*, 69(1), 1-33. <https://doi.org/doi:10.18637/jss.v069.i01>
- Lenth, R. V. (2020). emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- Lepage, G. et Roy, C. C. (1984). Improved recovery of fatty acid through direct transesterification without prior extraction or purification. *Journal of Lipid research*, 25(12), 1391-1396.

- Lescroël, A. et Bost, C.-A. (2005). Foraging under contrasting oceanographic conditions: the gentoo penguin at Kerguelen Archipelago. *Marine Ecology Progress Series*, 302, 245-261.
- Levey, D. J. et Stiles, F. G. (1992). Evolutionary precursors of long-distance migration: resource availability and movement patterns in Neotropical landbirds. *The American Naturalist*, 140, 447-476.
- Lewis, S., Benvenuti, S., Dall'Antonia, L., Griffiths, R., Money, L., Sherratt, T. N., Wanless, S. et Hamer, K. C. (2002). Sex-specific foraging behaviour in a monomorphic seabird. *Proc Biol Sci*, 269(1501), 1687-1693. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2083>
- Lewis, S., Benvenuti, S., Daunt, F., Wanless, S., Dall'Antonia, L., Luschi, P., Elston, D. A., Hamer, K. C. et Sherratt, T. N. (2004a). Partitioning of diving effort in foraging trips of northern gannets. *Canadian Journal of Zoology*, 82(12), 1910-1916. <https://doi.org/10.1139/z05-005>
- Lewis, S., Hamer, K. C., Money, L., Griffiths, R., Wanless, S. et Sherratt, T. N. (2004b). Brood neglect and contingent foraging behavior in a pelagic seabird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56(1), 81-88. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0762-0>
- Lewis, S., Sherratt, T., Hamer, K. et Wanless, S. (2001). Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature*, 412(6849), 816-819. <https://doi.org/10.1038/35090566>
- Liker, A., Freckleton, R. P. et Szekely, T. (2014). Divorce and infidelity are associated with skewed adult sex ratios in birds. *Curr Biol*, 24(8), 880-884. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.02.059>
- Lin, Y., Patterson, A., Jimenez, A. G. et Elliott, K. (2022). Altered Oxidative Status as a Cost of Reproduction in a Seabird with High Reproductive Costs. *Physiol Biochem Zool*, 95(1), 35-53. <https://doi.org/10.1086/717916>
- Linden, M. et Møller, A. P. (1989). Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. *Trends Ecol Evol*, 4(12), 367-371. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(89\)90101-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90101-8)
- Lisovski, S., Bauer, S., Briedis, M., Davidson, S. C., Dhanjal - Adams, K. L., Hallworth, M. T., Karagicheva, J., Meier, C. M., Merkel, B. et Ouweland, J. (2020). Light - level geolocator analyses: A user's guide. *Journal of Animal Ecology*.
- Lisovski, S., Wotherspoon, S., Sumner, M., Bauer, S., Emmenegger, T. et Lisovski, M. S. (2015). Package 'GeoLight'. *The R Project for Statistical Computing*.
- Litzow, M. A., Piatt, J. F., Prichard, A. K. et Roby, D. D. (2002). Response of pigeon guillemots to variable abundance of high-lipid and low-lipid prey. *Oecologia*, 132(2), 286-295. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0945-1>
- Long, J. A. (2020). jtools: Analysis and Presentation of Social Scientific Data. <https://cran.r-project.org/package=jtools>
- López-López, P. (2016). Individual-Based Tracking Systems in Ornithology: Welcome to the Era of Big Data. *Ardeola*, 63(1), 103-136. <https://doi.org/10.13157/arla.63.1.2016.rp5>
- Lopez-Otin, C., Blasco, M. A., Partridge, L., Serrano, M. et Kroemer, G. (2013). The hallmarks of aging. *Cell*, 153(6), 1194-1217. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2013.05.039>
- Losdat, S., Helfenstein, F., Blount, J. D., Marri, V., Maronde, L. et Richner, H. (2013). Nestling erythrocyte resistance to oxidative stress predicts fledging success but not local recruitment in a wild bird. *Biol Lett*, 9(1), 20120888. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0888>
- Lotze, H. K., Lenihan, H. S., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R. G., Kay, M. C., Kidwell, S. M., Kirby, M. X., Peterson, C., H. et Jackson, J. B. C. (2006). Depletion, Degradation, and Recovery Potential of Estuaries and Coastal Seas. *Science*, 312(5781), 1806-1809. <https://doi.org/10.1126/science.1128035>
- Love, O. P., Breuner, C. W., Vezina, F. et Williams, T. D. (2004). Mediation of a corticosterone-induced reproductive conflict. *Horm Behav*, 46(1), 59-65. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2004.02.001>
- Lovelock, J. E. et Kump, L. R. (1994). Failure of climate regulation in a geophysiological model. *Letters to Nature*, 369(6483), 732-734. <https://doi.org/10.1038/369732a0>

- Luke, S. G. (2017). Evaluating significance in linear mixed-effects models in R. *Behav Res Methods*, 49(4), 1494-1502. <https://doi.org/10.3758/s13428-016-0809-y>
- Lumeij, J. T. (1987). The diagnostic value of plasma proteins and non-protein nitrogen substances in birds. *Vet Q*, 9(3), 262-268. <https://doi.org/10.1080/01652176.1987.9694111>
- Lumeij, J. T. (2008). Chapter 28 - Avian Clinical Biochemistry. Dans J. J. Kaneko, J. W. Harvey et M. L. Bruss (dir.), *Clinical Biochemistry of Domestic Animals (Sixth Edition)* (p. 839-872). Academic Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-370491-7.00030-1>.
- Lyver, P. B., MacLeod, C., Ballard, G., Karl, B., Barton, K., Adams, J., Ainley, D. et Wilson, P. (2011). Intra-seasonal variation in foraging behavior among Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*) breeding at Cape Hallett, Ross Sea, Antarctica. *Polar Biology*, 34(1), 49-67.
- MacArthur, R. H. et Pianka, E. R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100(916), 603-609.
- Mackley, E. K., Phillips, R. A., Silk, J. R. D., Wakefield, E. D., Afanasyev, V., Fox, J. W. et Furness, R. W. (2010). Free as a bird? Activity patterns of albatrosses during the nonbreeding period. *Marine Ecology Progress Series*, 406, 291-303. <https://doi.org/10.3354/meps08532>
- Mackley, E. K., Phillips, R. A., Silk, J. R. D., Wakefield, E. D., Afanasyev, V. et Furness, R. W. (2011). At-sea activity patterns of breeding and nonbreeding white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* from South Georgia. *Marine Biology*, 158(2), 429-438. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1570-x>
- Magnusdottir, E., Leat, E. H. K., Bourgeon, S., Jónsson, J. E., Phillips, R. A., Strøm, H., Petersen, A., Hanssen, S. A., Bustnes, J. O. et Furness, R. W. (2014). Activity patterns of wintering Great Skuas *Stercorarius skua*. *Bird Study*, 61(3), 301-308. <https://doi.org/10.1080/00063657.2014.940839>
- Malvat, Z., Lynch, S. A., Bennison, A. et Jessopp, M. (2020). Evidence of links between haematological condition and foraging behaviour in northern gannets (*Morus bassanus*). *R Soc Open Sci*, 7(5), 192164. <https://doi.org/10.1098/rsos.192164>
- Markones, N., Dierschke, V. et Garthe, S. (2010). Seasonal differences in at-sea activity of seabirds underline high energetic demands during the breeding period. *Journal of Ornithology*, 151(2), 329-336.
- Marra, P. P., Cohen, E. B., Loss, S. R., Rutter, J. E. et Tonra, C. M. (2015). A call for full annual cycle research in animal ecology. *Biol Lett*, 11(8), 20150552. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0552>
- Martens, U. M., Zijlmans, J. M. J. M., Poon, S. S. S., Dragowska, W., Yui, J., Chavez, E. A., Ward, R. K. et Lansdorp, P. M. (1998). Short telomeres on human chromosome 17p. *Nature Genetics*, 18(1), 76-80. <https://doi.org/10.1038/ng0198-76>
- Martin, T. E. (1987). Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual review of Ecology and Systematics*, 453-487.
- Martinez, J., Tomás, G., Merino, S., Arriero, E. et Moreno, J. (2003). Detection of serum immunoglobulins in wild birds by direct ELISA: a methodological study to validate the technique in different species using antichickens antibodies. *Functional Ecology*, 17(5), 700-706.
- Masello, J. F. et Quillfeldt, P. (2004). Are haematological parameters related to body condition, ornamentation and breeding success in wild burrowing parrots *Cyanoliseus patagonus*? *Journal of Avian Biology*, 35(5), 445-454.
- Mason, P., Wilson, D. et Bessler, M. (2005). Dyskeratosis congenita-a disease of dysfunctional telomere maintenance. *Current molecular medicine*, 5(2), 159-170.
- McCrea, R. S. et Morgan, B. J. T. (2014). *Analysis of Capture-Recapture Data*. CRC Press.
- McFarlane, G. A., Smith, P., Baumgartner, T. et Hunter, J. (2002). Climate variability and Pacific sardine populations and fisheries. (p. 195-214). American Fisheries Society Symposium, American Fisheries Society.

- McKinnon, L., Smith, P. A., Nol, E., Martin, J. L., Doyle, F. I., Abraham, K. F., Gilchrist, H. G., Morrison, R. I. G. et Bêty, J. (2010). Lower Predation Risk for Migratory Birds at High Latitudes. *Science*, 327(5963), 326-327. <https://doi.org/10.1126/science.1183010>
- McNair, J. N. (1982). Optimal giving-up times and the marginal value theorem. *The American Naturalist*, 119(4), 511-529.
- Mercier, G., Yoccoz, N. G. et Descamps, S. (2021). Influence of reproductive output on divorce rates in polar seabirds. *Ecol Evol*, 11(19), 12989-13000. <https://doi.org/10.1002/ece3.7775>
- Merila, J. et Wiggins, D. A. (1997). Mass loss in breeding blue tits: the role of energetic stress. *Journal of Animal Ecology*, 66(4), 452-460.
- Metcalf, N. B. et Alonso - Alvarez, C. (2010). Oxidative stress as a life - history constraint: the role of reactive oxygen species in shaping phenotypes from conception to death. *Functional Ecology*, 24(5), 984-996.
- Michelot, T., Langrock, R. et Patterson, T. A. (2016). moveHMM: an R package for the statistical modelling of animal movement data using hidden Markov models. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(11), 1308-1315. <https://doi.org/doi:10.1111/2041-210X.12578>
- Millard, S. P. (2013). *EnvStats - An R package for environmental statistics* (2 éd.). Springer New York, NY. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-1-4614-8456-1>
- Miller, S. L., Schopf, J. W. et Lazcano, A. (1997). Oparin's "Origin of Life": Sixty Years Later. *Journal of molecular evolution*, 44(4), 351-353. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9089073>
- Mills, J. A., Yarrall, J. W. et Mills, D. A. (1996). Causes and consequences of mate fidelity in Red-billed Gulls. Dans *Partnerships in birds: The study of monogamy: The study of monogamy* (p. 286).
- Moberg, G. P. et Mench, J. A. (2000). *The biology of animal stress: basic principles and implications for animal welfare*. CABI.
- Moisan, G. et Scherrer, B. (1973). Déplacements saisonniers des fous de Bassan de l'île Bonaventure (Canada) (*Sula bassana*). *La Terre et la Vie*, 3, 414-434.
- Moller, A. P. (1992). Frequency of female copulations with multiple males and sexual selection. *The American Naturalist*, 139(5), 1089-1101.
- Monaghan, P. (1992). Availability and exploitation of food resources - introduction. *Ardea*, 80(1), 41-43.
- Monaghan, P. (2014). Organismal stress, telomeres and life histories. *Journal of Experimental Biology*, 217(1), 57-66. <https://doi.org/10.1242/jeb.090043>
- Monaghan, P. et Haussmann, M. F. (2006). Do telomere dynamics link lifestyle and lifespan? *Trends Ecol Evol*, 21(1), 47-53. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.11.007>
- Monaghan, P., Metcalfe, N. B. et Torres, R. (2009). Oxidative stress as a mediator of life history trade-offs: mechanisms, measurements and interpretation. *Ecol Lett*, 12(1), 75-92. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01258.x>
- Monteiro, N. M., Silva, R. M., Cunha, M., Antunes, A., Jones, A. G. et Vieira, M. N. (2014). Validating the use of colouration patterns for individual recognition in the worm pipefish using a novel set of microsatellite markers. *Mol Ecol Resour*, 14(1), 150-156. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12151>
- Montevecchi, W. A., Fifield, D., Burke, C., Garthe, S., Hedd, A., Rail, J. F. et Robertson, G. (2012). Tracking long-distance migration to assess marine pollution impact. *Biol Lett*, 8(2), 218-221. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0880>
- Montevecchi, W. A. et Myers, R. A. (1997). Centurial and decadal oceanographic influences on changes in northern gannet populations and diets in the north-west Atlantic: implications for climate change. *ICES Journal of Marine Science*, 54(4), 608-614.
- Montevecchi, W. A., Regular, P. M., Rail, J.-F., Power, K., Mooney, C., D'Entremont, K. J. N., Garthe, S., Guzzwell, L. et Wilhelm, S. I. (2021). Ocean heat wave induces breeding failure at the southern breeding limit of the Northern Gannet *Morus bassanus*. *Marine Ornithology*, 49, 71-78.

- Montevocchi, W. A., Ricklefs, R., Kirkham, I. et Gabaldon, D. (1984). Growth energetics of nestling northern gannets (*Sula bassanus*). *The Auk*, 101(2), 334-341.
- Montoya, B., Valverde, M., Rojas, E. et Torres, R. (2016). Oxidative stress during courtship affects male and female reproductive effort differentially in a wild bird with biparental care. *J Exp Biol*, 219(Pt 24), 3915-3926. <https://doi.org/10.1242/jeb.141325>
- Morales, A. E., Pérez-Jiménez, A., Hidalgo, M. C., Abellán, E. et Cardenete, G. (2004). Oxidative stress and antioxidant defenses after prolonged starvation in *Dentex dentex* liver. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*, 139(1-3), 153-161. <https://doi.org/10.1016/j.cca.2004.10.008>
- Moreno, J. (2003). Lifetime reproductive success in seabirds: interindividual differences and implications for conservation. *Scientia Marina*, 67(Suppl. 2), 7-12.
- Moreno, J., Yorio, P., Garcia-Borboroglu, P., Potti, J. et Villar, S. (2002). Health state and reproductive output in Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*). *Ethology Ecology and Evolution*, 14(1), 19-28.
- Mori, J. G. et George, J. (1978). Seasonal changes in serum levels of certain metabolites, uric acid and calcium in the migratory Canada goose (*Branta canadensis interior*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 59(3), 263-269.
- Mosbech, A., Johansen, K. L., Bech, N. I., Lyngs, P., Harding, A. M. A., Egevang, C., Phillips, R. A. et Fort, J. (2011). Inter-breeding movements of little auks *Alle alle* reveal a key post-breeding staging area in the Greenland Sea. *Polar Biology*, 35(2), 305-311. <https://doi.org/10.1007/s00300-011-1064-4>
- MPO. (2013). *Plan de gestion intégrée du golfe du Saint-Laurent*. Dans D. d. l. g. d. océans (dir.), (p. 32). Région du Québec.
- Müller, M. S., Vyssotski, A. L., Yamamoto, M. et Yoda, K. (2017). Heart rate variability reveals that a decrease in parasympathetic ('rest-and-digest') activity dominates autonomic stress responses in a free-living seabird. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 212, 117-126.
- Murdoch, W. W. (1977). Stabilizing effects of spatial heterogeneity in predator-prey systems. *Theoretical population biology*, 11(2), 252-273. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(77\)90028-4](https://doi.org/10.1016/0040-5809(77)90028-4)
- Murdoch, W. W. et Oaten, A. (1975). Predation and population stability. Dans *Advances in ecological research* (vol. 9, p. 1-131). Elsevier.
- Murphy, M. E. et King, J. R. (1991). Ptilochronology: A Critical Evaluation of Assumptions and Utility. *The Auk*, 108(3), 695-704. <https://doi.org/10.2307/4088109>
- Myers, R. A. et Worm, B. (2003). Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*, 423(6937), 280-283. <https://doi.org/10.1038/nature01610>
- Nakagawa, S., Schielzeth, H. et O'Hara, R. B. (2013). A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 133-142. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x>
- Navarro-Cañas, R. A. (2010). *Energy budget and foraging behaviour of the Cape Gannet during the breeding season* [PhD thesis, Universidad Austral de Chile].
- Naves, L. C., Yves Monnat, J. et Cam, E. (2006). Breeding performance, mate fidelity, and nest site fidelity in a long - lived seabird: behaving against the current? *Oikos*, 115(2), 263-276.
- Nelson, B. (2002). *The Atlantic Gannet*. Fenix Books.
- Nevitt, G. A. et Bonadonna, F. (2005). Sensitivity to dimethyl sulphide suggests a mechanism for olfactory navigation by seabirds. *Biol Lett*, 1(3), 303-305. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0350>
- Newbery, K. B. et Southwell, C. (2009). An automated camera system for remote monitoring in polar environments. *Cold Regions Science and Technology*, 55(1), 47-51.

- Newman, S. H., Piatt, J. F. et White, J. (1997). Hematological and Plasma Biochemical Reference Ranges of Alaskan Seabirds: Their Ecological Significance and Clinical Importance. *Colonial Waterbirds*, 20(3), 492-504.
- Newton, I. (1992). *Lifetime Reproduction in Birds*. Academic Press Limited.
- Newton, I. (1995). The Contribution of Some Recent Research on Birds to Ecological Understanding. *Journal of Animal Ecology*, 64(6), 675-696.
- Newton, I. (2008). *The migration ecology of birds*. Academic Press.
- Newton, I. (2011). Obligate and facultative migration in birds: ecological aspects. *Journal of Ornithology*, 153(S1), 171-180. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0765-3>
- Nichols, J. D. et Williams, B. K. (2006). Monitoring for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(12), 668-673. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.08.007>
- Nicolai, C. A., Sedinger, J. S., Ward, D. H. et Boyd, W. S. (2012). Mate loss affects survival but not breeding in black brant geese. *Behavioral Ecology*, 23(3), 643-648.
- Nilsson, J.-A. et Svensson, E. (1996). The Cost of Reproduction: A New Link between Current Reproductive Effort and Future Reproductive Success. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, 263(1371), 711-714.
- Nisbet, I. C. T., Spendelow, J. A., Hatfield, J. S., Zingo, J. M. et Gough, G. A. (1998). Variations in growth of Roseate Tern chicks: II. Early growth as an index of parental quality. *The Condor*, 100(2), 305-315.
- Noguera, J. C. (2017). Interacting effects of early dietary conditions and reproductive effort on the oxidative costs of reproduction. *PeerJ*, 5, e3094. <https://doi.org/10.7717/peerj.3094>
- Noguera, J. C., Kim, S.-Y. et Velando, A. (2012). Pre-fledgling oxidative damage predicts recruitment in a long-lived bird. *Biol Lett*, 8(1), 61-63. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0756>
- Norberg, R. A. (1977). An Ecological Theory on Foraging Time and Energetics and Choice of Optimal Food-Searching Method. *Journal of Animal Ecology*, 46(2), 511-529. <https://doi.org/10.2307/3827>
- Nordling, D., Andersson, M., Zohari, S. et Lars, G. (1998). Reproductive effort reduces specific immune response and parasite resistance. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1403), 1291-1298.
- Norris, D. R., Marra, P. P., Kyser, T. K., Sherry, T. W. et Ratcliffe, L. M. (2004). Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird. *Proc Biol Sci*, 271(1534), 59-64. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2569>
- Norris, D. R. et Taylor, C. M. (2006). Predicting the consequences of carry-over effects for migratory populations. *Biol Lett*, 2(1), 148-151. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0397>
- Norte, A. C., Ramos, J. A., Sampaio, H. L., Sousa, J. P. et Sheldon, B. C. (2010). Physiological condition and breeding performance of the great tit. *The Condor*, 112(1), 79-86.
- NRC. (2011). *Climate Stabilization Targets: Emissions, Concentrations, and Impacts over Decades to Millennia*. The National Academies Press. <https://doi.org/10.17226/12877>
- Oedekoven, C. S., Ainley, D. G. et Spear, L. B. (2001). Variable responses of seabirds to change in marine climate: California Current, 1985-1994. *Marine Ecology Progress Series*, 212, 265-281.
- Ojowski, U., Eidtmann, C., Furness, R. W. et Garthe, S. (2001). Diet and nest attendance of incubating and chick-rearing northern fulmars (*Fulmarus glacialis*) in Shetland. *Marine Biology*, 139(6), 1193-1200.
- Oparin, A. I. (1938). *The Origin of Life*. The Macmillan Company.
- Orians, G. H. et Pearson, N. E. (1979). On the theory of central place foraging. *Analysis of ecological systems*. Ohio State University Press, Columbus, 155-177.
- OriginLab Corporation. (2020). *OriginPro, Version 9.8.0.200* OriginLab Corporation.
- Oro, D. et Furness, R. W. (2002). Influences of food availability and predation on survival of kittiwakes. *Ecology*, 83(9), 2516-2528.

- Ots, I. et Horak, P. (1996). Great tits *Parus major* trade health for reproduction. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 263(1376), 1443-1447. <https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0210>
- Ottersen, G., Hjernann, D. Ø. et Stenseth, N. C. (2006). Changes in spawning stock structure strengthen the link between climate and recruitment in a heavily fished cod (*Gadus morhua*) stock. *Fisheries Oceanography*, 15(3), 230-243.
- Owen, J. C. (2011). Collecting, processing, and storing avian blood: a review. *Journal of Field Ornithology*, 82(4), 339-354.
- Paleczny, M., Hammill, E., Karpouzi, V. et Pauly, D. (2015). Population Trend of the World's Monitored Seabirds, 1950-2010. *PLoS One*, 10(6), e0129342. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129342>
- Pamplona, R., Portero-Otín, M., Riba, D., Requena, J. R., Thorpe, S. R., López-Torres, M. et Barja, G. (2000). Low fatty acid unsaturation: a mechanism for lowered lipoperoxidative modification of tissue proteins in mammalian species with long life spans. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, 55(6), B286-B291. <https://doi.org/10.1093/gerona/55.6.b286>
- Parker, G. A. et Smith, J. M. (1990). Optimality theory in evolutionary biology. *Nature*, 348(6296), 27-33.
- Parnesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 637-669.
- Patrick, S. C., Corbeau, A., Réale, D. et Weimerskirch, H. (2020). Coordination in parental effort decreases with age in a long-lived seabird. *Oikos*, 129(12), 1763-1772. <https://doi.org/10.1111/oik.07404>
- Patrick, S. C. et Weimerskirch, H. (2014). Personality, Foraging and Fitness Consequences in a Long Lived Seabird. *PLoS One*, 9(2), e87269. <https://doi.org/10.1371/>
- Pauliny, A., Wagner, R. H., Augustin, J., Szep, T. et Blomqvist, D. (2006). Age-independent telomere length predicts fitness in two bird species. *Mol Ecol*, 15(6), 1681-1687. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02862.x>
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T. J., Sumaila, U. R., Walters, C. J., Watson, R. et Zeller, D. (2002). Towards sustainability in world fisheries. *Nature*, 418(6898), 689-695. <https://doi.org/10.1038/nature01017>
- Pebesma, E. J. (2018). Simple features for R: Standardized support for spatial vector data. *R J.*, 10(1), 439.
- Pelletier, D. (2006). *Étude à long terme du comportement et de l'énergétique du vol chez l'Eider à duvet (Somateria mollissima) en milieu naturel* Université du Québec à Rimouski]. Rimouski.
- Pelletier, D., Blier, P., Vezina, F. et Guillemette, M. (2023). Good times bad times—Unfavorable breeding conditions, more than divorce, lead to increased parental effort and reduced physiological condition of northern gannets. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11, 171. <https://doi.org/https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1108293>
- Pelletier, D. et Guillemette, M. (2022). Times and partners are a-changin': relationships between declining food abundance, breeding success, and divorce in a monogamous seabird species. *PeerJ*, 10, e13073. <https://doi.org/10.7717/peerj.13073>
- Pelletier, D., Guillemette, M., Grandbois, J.-M. et Butler, P. J. (2007). It is time to move: linking flight and foraging behaviour in a diving bird. *Biol Lett*, 3(4), 357-359. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0088>
- Pelletier, D., Guillemette, M., Grandbois, J.-M. et Butler, P. J. (2008). To fly or not to fly: high flight costs in a large sea duck do not imply an expensive lifestyle. *Proc Biol Sci*, 275(1647), 2117-2124. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0422>
- Pelletier, D., Seyer, Y., Garthe, S., Bonnefoi, S., Phillips, R. A. et Guillemette, M. (2020). So far, so good... Similar fitness consequences and overall energetic costs for short and long-distance migrants in a seabird. *PLoS One*, 15(3), e0230262. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230262>

- Penn, J. L. et Deutsch, C. (2022). Avoiding ocean mass extinction from climate warming. *Science*, 376(6592), 524-526. <https://doi.org/10.1126/science.abe9039>
- Penny, D. (2005). An Interpretive Review of the Origin of Life Research. *Biology and Philosophy*, 20(4), 633-671. <https://doi.org/10.1007/s10539-004-7342-6>
- Pennyquick, C. J. (1969). The mechanics of bird migration. *Ibis*, 111(4), 525-556.
- Pennyquick, C. J. (1987). Flight of seabirds. Dans J. P. Croxall (dir.), *Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems* (p. 43-62). Cambridge University Press.
- Pennyquick, C. J. (1989). *Bird flight performance : a practical calculation manual*. Oxford University Press.
- Pennyquick, C. J. (2008). *Modelling the flying bird*. Elsevier.
- Perez-Rodriguez, L., Romero-Haro, A. A., Sternalski, A., Muriel, J., Mougeot, F., Gil, D. et Alonso-Alvarez, C. (2015). Measuring oxidative stress: the confounding effect of lipid concentration in measures of lipid peroxidation. *Physiol Biochem Zool*, 88(3), 345-351. <https://doi.org/10.1086/680688>
- Perry, A. L., Low, P. J., Ellis, J. R. et Reynolds, J. D. (2005). Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, 308(5730), 1912-1915. <https://doi.org/10.1126/science.1111322>
- Perry, R. I., Cury, P., Brander, K., Jennings, S., Möllmann, C. et Planque, B. (2010). Sensitivity of marine systems to climate and fishing: concepts, issues and management responses. *Journal of Marine Systems*, 79(3-4), 427-435.
- Pettex, E., Bonadonna, F., Enstipp, M., Siorat, F. et Grémillet, D. (2010). Northern gannets anticipate the spatio-temporal occurrence of their prey. *Journal of Experimental Biology*, 213(14), 2365-2371.
- Pettex, E., Lorentsen, S.-H., Grémillet, D., Gimenez, O., Barrett, R. T., Pons, J.-B., Bohec, C. et Bonadonna, F. (2012). Multi-scale foraging variability in Northern gannet (*Morus bassanus*) fuels potential foraging plasticity. *Marine Biology*, 159, 2743-2756. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-2035-1>
- Pfaff, B. (2008). *Analysis of integrated and cointegrated time series with R*. Springer Science & Business Media.
- Phillips, R. A., Bearhop, S., McGill, R. A. R. et Dawson, D. A. (2009). Stable isotopes reveal individual variation in migration strategies and habitat preferences in a suite of seabirds during the nonbreeding period. *Oecologia*, 160(4), 795-806. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1342-9>
- Phillips, R. A. et Hamer, K. C. (1999). Lipid reserves, fasting capability and the evolution of nestling obesity in procellariiform seabirds. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, 266, 1329-1334.
- Phillips, R. A., Lewis, S., González-Solís, J. et Daunt, F. (2017). Causes and consequences of individual variability and specialization in foraging and migration strategies of seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 578, 117-150. <https://doi.org/10.3354/meps12217>
- Phillips, R. A., Silk, J. R. D., Croxall, J. P., Afanasyev, V. et Briggs, D. R. (2004). Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 266, 265-272.
- Pianka, E. R. (1970). On r- and K-Selection. *The American Naturalist*, 104(940), 592-597. <https://doi.org/10.1086/282697>
- Pianka, E. R. et Parker, W. S. (1975). Age-specific reproductive tactics. *The American Naturalist*, 109(968), 453-464.
- Piatt, J. F. (1990). The aggregative response of common murre and Atlantic puffins to schools of capelin. *Studies in Avian Biology*, 14, 36-51.
- Piatt, J. F., Harding, A. M. A., Shultz, M., Speckman, S. G., van Pelt, T. I., Drew, G. S. et Kettle, A. B. (2007). Seabirds as indicators of marine food supplies: Cairns revisited. *Marine Ecology Progress Series*, 352, 221-234. <https://doi.org/10.3354/meps07078>
- Piatt, J. F. et Sydeman, W. J. (2007). Seabirds as indicators of marine ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 352, 199-204. <https://doi.org/10.3354/meps07070>
- Pichegru, L., Ryan, P. G., Crawford, R. J., van der Lingen, C. D. et Grémillet, D. (2010). Behavioural inertia places a top marine predator at risk from environmental change in the Benguela upwelling system. *Marine Biology*, 157(3), 537-544.

- Pichegru, L., Ryan, P. G., van der Lingen, C. D., Coetzee, J., Ropert-Coudert, Y. et Grémillet, D. (2007). Foraging behaviour and energetics of Cape gannets *Morus capensis* feeding on live prey and fishery discards in the Benguela upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*, 350, 127-136. <https://doi.org/10.3354/meps07128>
- Pigliucci, M., Murren, C. J. et Schlichting, C. D. (2006). Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology*, 209(12), 2362-2367. <https://doi.org/10.1242/jeb.02070>
- Pinaud, D., Chérel, Y. et Weimerskirch, H. (2005). Effect of environmental variability on habitat selection, diet, provisioning behaviour and chick growth in yellow-nosed albatrosses. *Marine Ecology Progress Series*, 298, 295-304.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. et Team, R. C. (2016). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-125. <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Piper, W. H. (2011). Making habitat selection more “familiar”: a review. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(7), 1329-1351.
- Planque, B., Fromentin, J.-M., Cury, P., Drinkwater, K. F., Jennings, S., Perry, R. I. et Kifani, S. (2010). How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? *Journal of Marine Systems*, 79(3-4), 403-417.
- Porter, E., Anderson, D. et Ferree, E. (2004). Non-breeding Nazca boobies (*Sula granti*) show social and sexual interest in chicks: behavioural and ecological aspects. *Behaviour*, 141(8), 959-977.
- Poulin, J. M. (1968). Croissance du jeune fou de Bassan (*Sula bassana*) pendant sa période pré-empl. *Naturaliste canadien*, 95, 1131-1143.
- Pulliam, H. R. (1974). On the theory of optimal diets. *The American Naturalist*, 108(959), 59-74.
- Pyle, P., Sydeman, W. J. et Hester, M. (2001). Effects of age, breeding experience, mate fidelity and site fidelity on breeding performance in a declining population of Cassin’s auklets. *Journal of Animal Ecology*, 70(6), 1088-1097.
- R Core Team. (2020). *R: A Language and Environment for Statistical Computing - Reference Index*. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>.
- Rabalais, N. N. et Boesch, D. F. (1987). Dominant features and processes of continental shelf environments of the United States. Dans *Long term environmental effects of offshore oil and gas development*. Edited by D. Boesch and NN Rabalais. Elsevier Applied Science, New York (p. 71-148).
- Rail, J.-F., Champoux, L., Lavoie, R. A. et Chapdelaine, G. (2013). *Monitoring of the population and contamination of the Northern Gannet in Quebec, 1966–2009* (vol. Technical Report Series No. 528). Environment Canada.
- Ramos, R., Llabres, V., Monclus, L., Lopez-Bejar, M. et Gonzalez-Solis, J. (2018). Costs of breeding are rapidly buffered and do not affect migratory behavior in a long-lived bird species. *Ecology*, 99(9), 2010-2024. <https://doi.org/10.1002/ecy.2435>
- Ramsay, S. M., Otter, K. A., Mennill, D. J., Ratcliffe, L. M. et Boag, P. T. (2000). Divorce and extrapair mating in female black-capped chickadees (*Parus atricapillus*): separate strategies with a common target. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(1), 18-23.
- Ratcliffe, N., Furness, R. W. et Klomp, N. I. (1998). Influences of breeding experience on the reproductive performance of Great Skuas *Catharacta skua*. *Journal of Avian Biology*, 293-298.
- Rayner, J. (1990). The mechanics of flight and bird migration performance. Dans *Bird migration* (p. 283-299). Springer.
- Readshaw, J. L. (1973). Numerical response of predators to prey density. *Applied Ecology*, 10, 342-351.
- Redman, K. K., Lewis, S., Griffiths, R., Wanless, S. et Hamer, K. C. (2002). Sexing Northern Gannets from DNA, Morphology and Behavior. *Waterbirds* 25(2), 230-234.

- Regehr, H. M. et Montevecchi, W. A. (1997). Interactive effects of food shortage and predation on breeding failure of black-legged kittiwakes: indirect effects of fisheries activities and implications for indicator species. *Marine Ecology Progress Series*, 155, 249-260.
- Reid, W. V., Mooney, H. A., Cropper, A., Capistrano, D., Carpenter, S. R., Chopra, K., Dasgupta, P., Dietz, T., Duraiappah, A. K., Hassan, R., Kasperson, R., Leemans, R., May, R. M., McMichael, T. A. J., Pingali, P., Samper, C., Scholes, R., Watson, R. T., Zakri, A. H., Shidong, Z., Ash, N. J., Bennett, E., Kumar, P., Lee, M. J., Raudsepp-Hearne, C., Simons, H., Thonell, J. et Zurek, M. B. (2005). *Ecosystems and human well-being-Synthesis: A report of the Millennium Ecosystem Assessment*. Island Press.
- Richardson, A. J. et Schoeman, D. S. (2004). Climate impact on plankton ecosystems in the Northeast Atlantic. *Science*, 305(5690), 1609-1612. <https://doi.org/10.1126/science.1100958>
- Richter, T. et von Zglinicki, T. (2007). A continuous correlation between oxidative stress and telomere shortening in fibroblasts. *Experimental gerontology*, 42(11), 1039-1042.
- Ricklefs, R. E. (1983). Avian postnatal development. *Avian biology*, 7, 1-83.
- Ricklefs, R. E. (2010). Insights from comparative analyses of aging in birds and mammals. *Aging cell*, 9(2), 273-284. <https://doi.org/10.1111/j.1474-9726.2009.00542.x>
- Rigou, Y. (2007). *Comportement de ponte des femelles eider à duvet (Somateria mollissima)* [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski].
- Robertson, G. J. et Cooke, F. (1999). Winter philopatry in migratory waterfowl. *The Auk*, 116(1), 20-34.
- Roche, M., Rondeau, P., Singh, N. R., Tarnus, E. et Bourdon, E. (2008). The antioxidant properties of serum albumin. *FEBS letters*, 582(13), 1783-1787. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2008.04.057>
- Rockwell, S. M., Bocetti, C. I. et Marra, P. P. (2012). Carry-Over Effects of Winter Climate on Spring Arrival Date and Reproductive Success in an Endangered Migratory Bird, Kirtland's Warbler (*Setophaga kirtlandii*). *The Auk*, 129(4), 744-752. <https://doi.org/10.1525/auk.2012.12003>
- Roff, D. (1992). *Evolution of life histories: theory and analysis*. Springer Science & Business Media.
- Rohwer, S., Ricklefs, R. E., Rohwer, V. G. et Copple, M. M. (2009). Allometry of the Duration of Flight Feather Molt in Birds. *PLoS Biology*, 7(6), e1000132. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000132>
- Romano, M. D., Piatt, J. F. et Roby, D. D. (2006). Testing the Junk-Food Hypothesis on Marine Birds: Effects of Prey Type on Growth and Development. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, 29(4), 407-414.
- Romero-Haro, A. A., Sorci, G. et Alonso-Alvarez, C. (2016). The oxidative cost of reproduction depends on early development oxidative stress and sex in a bird species. *Proc Biol Sci*, 283(1833), 1-9. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0842>
- Romero, L. M. (2004). Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends Ecol Evol*, 19(5), 249-255. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.03.008>
- Romero, L. M., Ramenofsky, M. et Wingfield, J. C. (1997). Season and migration alters the corticosterone response to capture and handling in an Arctic migrant, the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys gambelii*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology*, 116(2), 171-177. [https://doi.org/10.1016/s0742-8413\(96\)00208-3](https://doi.org/10.1016/s0742-8413(96)00208-3)
- Romero, L. M. et Remage-Healey, L. (2000). Daily and seasonal variation in response to stress in captive starlings (*Sturnus vulgaris*): corticosterone. *Gen Comp Endocrinol*, 119(1), 52-59. <https://doi.org/10.1006/gcen.2000.7491>
- Rose, D. P. et Connolly, J. M. (1999). Omega-3 fatty acids as cancer chemopreventive agents. *Pharmacology & therapeutics*, 83(3), 217-244.
- Rose, G. A. et Leggett, W. C. (1988). Atmosphere–Ocean Coupling in the Northern Gulf of St. Lawrence: Frequency-Dependent Wind-Forced Variations in Nearshore Sea Temperatures and Currents. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45(7), 1222-1233.

- Rothe, H. J., Biesel, W. et Nachtigall, W. (1987). Pigeon flight in a wind tunnel. *Journal of Comparative Physiology B*, 157(1), 99-109. <https://doi.org/10.1007/BF00702734>
- Royle, N. J., Smiseth, P. T. et Kölliker, M. (2012). *The evolution of parental care*. Oxford University Press.
- Rubio, J. P., Bahlo, M., Tubridy, N., Stankovich, J., Burfoot, R., Butzkueven, H., Chapman, C., Johnson, L., Marriott, M. et Mraz, G. (2004). Extended haplotype analysis in the HLA complex reveals an increased frequency of the HFE-C282Y mutation in individuals with multiple sclerosis. *Human genetics*, 114(6), 573-580.
- Ruhlen, T. D., Abbott, S., Stenzel, L. E. et Page, G. W. (2003). Evidence that human disturbance reduces Snowy Plover chick survival. *Journal of Field Ornithology*, 74(3), 300-304.
- Sæther, B.-E., Lorentsen, S.-H., Tveraa, T., Andersen, R. et Pedersen, H. C. (1997). Size-dependent variation in reproductive success of a long-lived seabird, the Antarctic petrel (*Thalassoica antarctica*). *The Auk*, 114(3), 333-340.
- Sahin, K., Orhan, C., Akdemir, F., Tuzcu, M., Iben, C. et Sahin, N. (2012). Resveratrol protects quail hepatocytes against heat stress: modulation of the Nrf2 transcription factor and heat shock proteins. *Journal of animal physiology and animal nutrition*, 96(1), 66-74. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0396.2010.01123.x>
- Saino, N., Ambrosini, R., Martinelli, R. et Moller, A. P. (2002). Mate fidelity, senescence in breeding performance and reproductive trade-offs in the barn swallow. *Journal of Animal Ecology*, 309-319.
- Saino, N., Ambrosini, R., Rubolini, D., von Hardenberg, J., Provenzale, A., Huppopp, K., Huppopp, O., Lehikoinen, A., Lehikoinen, E., Rainio, K., Romano, M. et Sokolov, L. (2011). Climate warming, ecological mismatch at arrival and population decline in migratory birds. *Proc Biol Sci*, 278(1707), 835-842. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1778>
- Saino, N., Szep, T., Romano, M., Rubolini, D., Spina, F. et Moller, A. P. (2004). Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarters in a trans-Saharan migratory bird. *Ecol Lett*, 7(1), 21-25. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00553.x>
- Salmon, A. B., Marx, D. B. et Harshman, L. G. (2001). A cost of reproduction in *Drosophila melanogaster*: stress susceptibility. *Evolution*, 55(8), 1600-1608. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00679.x>
- Salomons, H. M., Mulder, G. A., van de Zande, L., Haussmann, M. F., Linskens, M. H. et Verhulst, S. (2009). Telomere shortening and survival in free-living corvids. *Proc Biol Sci*, 276(1670), 3157-3165. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0517>
- Samani, N. J., Boulton, R., Butler, R., Thompson, J. R. et Goodall, A. H. (2001). Telomere shortening in atherosclerosis. *The Lancet*, 358(9280), 472-473.
- Samia, D. S. M., Nakagawa, S., Nomura, F., Rangel, T. F. et Blumstein, D. T. (2015). Increased tolerance to humans among disturbed wildlife. *Nat Commun*, 6(1), 1-8.
- Sandercock, B. K. et Jaramillo, A. (2002). Annual survival rates of wintering sparrows: assessing demographic consequences of migration. *The Auk*, 119(1), 149-165.
- Saucier, F. J., Roy, F., Gilbert, D., Pellerin, P. et Ritchie, H. (2003). Modeling the formation and circulation processes of water masses and sea ice in the Gulf of St. Lawrence, Canada. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 108(C8).
- Saville, A. (1977). *Survey method of appraising fishery resources*. Food and Agriculture Organization Fisheries.
- Sawilowsky, S. S. (2009). New Effect Size Rules of Thumb. *Journal of Modern Applied Statistical Methods*, 8(2), 597-599. <https://doi.org/10.22237/jmasm/1257035100>
- Schmidt, K. A. (2004). Site fidelity in temporally correlated environments enhances population persistence. *Ecol Lett*, 7(3), 176-184.
- Schmittner, A. (2005). Decline of the marine ecosystem caused by a reduction in the Atlantic overturning circulation. *Nature*, 434(7033), 628-633. <https://doi.org/10.1038/nature03476>

- Schreiber, E. A. et Burger, J. (2002). *Biology of marine birds*. CRC Press.
- Schreiber, R. W. et Clapp, R. B. (1987). Pelecaniform feeding ecology. Dans J. P. Croxall (dir.), *Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems*. (p. 173-188). Cambridge Univ. Press.
- Seo, B., Yang, K., Kahe, K., Qureshi, A. A., Chan, A. T., De Vivo, I., Cho, E., Giovannucci, E. L. et Nan, H. (2022). Association of omega-3 and omega-6 fatty acid intake with leukocyte telomere length in US males. *The American journal of clinical nutrition*, 116(6), 1759-1766. <https://doi.org/10.1093/ajcn/nqac263>
- Shaffer, S. A., Costa, D. P. et Weimerskirch, H. (2003). Foraging effort in relation to the constraints of reproduction in free-ranging albatrosses. *Functional Ecology*, 66-74.
- Sherry, T. W. et Holmes, R. T. (1995). Summer versus winter limitation of populations: What are the issues and what is the evidence? . Dans T. E. M. a. D. M. Finch (dir.), *Ecology and Management of Neotropical Migratory Birds* (p. 85-120). Oxford University Press, New York.
- Sies, H. (1997). Oxidative stress: oxidants and antioxidants. *Experimental Physiology: Translation and Integration*, 82(2), 291-295. <https://doi.org/10.1113/expphysiol.1997.sp004024>
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C. et Ziemba, R. E. (2004). Behavioral Syndromes: An Integrative Overview. *The Quarterly Review of Biology*, 79(3), 241-277.
- Silverin, B. (1986). Corticosterone-binding proteins and behavioral effects of high plasma levels of corticosterone during the breeding period in the pied flycatcher. *General and Comparative Endocrinology*, 64(1), 67-74. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(86\)90029-8](https://doi.org/10.1016/0016-6480(86)90029-8)
- Skrip, M. M. et McWilliams, S. R. (2016). Oxidative balance in birds: an atoms-to-organisms-to-ecology primer for ornithologists. *Journal of Field Ornithology*, 87(1), 1-20. <https://doi.org/10.1111/jofo.12135>
- Smith, A. D., Van Beveren, E., Girard, L., Boudreau, M., Brosset, P., Castonguay, M. et Plourde, S. (2020). *Atlantic mackerel (Scomber scombrus L.) in NAFO Subareas 3 and 4 in 2018* (vol. Res. Doc. 2020/013). Department Fisheries and Oceans Canada.
- Smith, G. C., Saucier, F. J. et Straub, D. (2006). Formation and circulation of the cold intermediate layer in the Gulf of Saint Lawrence. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 111(C6).
- Solomon, M. E. (1949). The natural control of animal populations. *J Anim Ecol*, 1-35.
- Sourisseau, M., Simard, Y. et Saucier, F. J. (2006). Krill aggregation in the St. Lawrence system, and supply of krill to the whale feeding grounds in the estuary from the gulf. *Marine Ecology Progress Series*, 314, 257-270.
- Speakman, J. R. et Garratt, M. (2014). Oxidative stress as a cost of reproduction: Beyond the simplistic trade - off model. *Bioessays*, 36(1), 93-106.
- Stauss, C., Bearhop, S., Bodey, T. W., Garthe, S., Gunn, C., Grecian, W. J., Inger, R., Knight, M. E., Newton, J., Patrick, S. C., Phillips, R. A., Waggitt, J. J. et Votier, S. C. (2012). Sex-specific foraging behaviour in northern gannets *Morus bassanus*: incidence and implications. *Marine Ecology Progress Series*, 457, 151-162. <https://doi.org/10.3354/meps09734>
- Stearns, S. C. (1992). *The evolution of life histories*. Oxford University Press.
- Stearns, S. C. (2000). Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften*, 87(11), 476-486. <https://doi.org/10.1007/s001140050763>
- Stephens, D. W., Brown, J. S. et Ydenberg, R. C. (2007). *Foraging: behavior and ecology*. University of Chicago Press.
- Stier, A., Schull, Q., Bize, P., Lefol, E., Haussmann, M., Roussel, D., Robin, J. P. et Viblanc, V. A. (2019). Oxidative stress and mitochondrial responses to stress exposure suggest that king penguins are naturally equipped to resist stress. *Sci Rep*, 9(1), 8545. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44990-x>
- Stroup, W. W. (2012). *Generalized linear mixed models: modern concepts, methods and applications*. CRC press.

- Sudyka, J. (2019). Does Reproduction Shorten Telomeres? Towards Integrating Individual Quality with Life-History Strategies in Telomere Biology. *Bioessays*, 41(11), e1900095. <https://doi.org/10.1002/bies.201900095>
- Sugihara, G., May, R., Ye, H., Hsieh, C. H., Deyle, E., Fogarty, M. et Munch, S. (2012). Detecting causality in complex ecosystems. *Science*, 338(6106), 496-500. <https://doi.org/10.1126/science.1227079>
- Sullivan, M. S. (1994). Mate choice as an information gathering process under time constraint: implications for behaviour and signal design. *Animal Behaviour*, 47(1), 141-151.
- Sun, R., Barbraud, C., Weimerskirch, H., Delord, K., Patrick, S. C., Caswell, H. et Jenouvrier, S. (2022a). Causes and consequences of pair - bond disruption in a sex - skewed population of a long - lived monogamous seabird. *Ecological Monographs*, 92(3), e1522. <https://doi.org/10.1002/ecm.1522>
- Sun, R., Van de Walle, J., Patrick, S. C., Barbraud, C., Weimerskirch, H., Delord, K. et Jenouvrier, S. (2022b). Boldness predicts divorce rates in wandering albatrosses (*Diomedea exulans*). *Biol Lett*, 18(9), 20220301. <https://doi.org/doi:10.1098/rsbl.2022.0301>
- Swanson, D. L. et Thomas, N. E. (2007). The relationship of plasma indicators of lipid metabolism and muscle damage to overnight temperature in winter-acclimatized small birds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 146(1), 87-94. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2006.09.004>
- Switzer, P. V. (1993). Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology*, 7(6), 533-555.
- Sydeman, W. J., Mills, K. L., Santora, J. A., Thompson, S. A., Bertram, D. F., Morgan, K. H., Hipfner, J. M., Wells, B. K. et Wolf, S. G. (2009). Seabirds and climate in the California Current - A synthesis of change. *CalCOFI Rep.*, 50, 82-104.
- Sydeman, W. J., Pyle, P., Emslie, S. D. et McLaren, E. B. (1996). Causes and consequences of long-term partnerships in Cassin's Auklets. Dans J. M. Black (dir.), *Partnerships in Birds. The Study of Monogamy* (p. 211-222). Oxford University Press.
- Tablado, Z., Bötsch, Y., Powolny, T., Massemin, S., Zahn, S., Jenni-Eiermann, S. et Jenni, L. (2022). Effect of Human Disturbance on Bird Telomere Length: An Experimental Approach. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.792492>
- Taborsky, B. et Taborsky, M. (1999). The mating system and stability of pairs in kiwi *Apteryx* spp. *Journal of Avian Biology*, 143-151.
- Taylor, P. S. et Nettleship, D. N. (1974). *The seabirds of Bonaventure Island, Percé Rock and area, Québec, in summer 1974*. Rapport non publié.
- Thulin, M. et Thulin, M. M. (2021). Package 'boot. pval'.
- Tissier, M. L., Bergeron, P., Garant, D., Zahn, S., Criscuolo, F. et Réale, D. (2022). Telomere length positively correlates with pace - of - life in a sex - and cohort - specific way and elongates with age in a wild mammal. *Molecular Ecology*, 31(14), 3812-3826.
- Toates, F. (1995). *Stress-conceptual and biological aspects*. Wiley.
- Tobalske, B. W., Hedrick, T. L., Dial, K. P. et Biewener, A. A. (2003). Comparative power curves in bird flight. *Nature*, 421(6921), 363-366. <https://doi.org/10.1038/nature01284>
- Totzke, U., Fenske, M., Huppopp, O., Raabe, H. et Schach, N. (1999). The influence of fasting on blood and plasma composition of herring gulls (*Larus argentatus*). *Physiol Biochem Zool*, 72(4), 426-437. <https://doi.org/10.1086/316675>
- Travers, M., Clinchy, M., Zanette, L., Boonstra, R. et Williams, T. D. (2010). Indirect predator effects on clutch size and the cost of egg production. *Ecol Lett*, 13(8), 980-988. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01488.x>
- Tregenza, T. et Wedell, N. (2000). Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage: invited review. *Molecular Ecology*, 9(8), 1013-1027. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.00964.x>

- Tricola, G. M., Simons, M. J. P., Atema, E., Boughton, R. K., Brown, J. L., Dearborn, D. C., Divoky, G., Eimes, J. A., Huntington, C. E., Kitaysky, A. S., Juola, F. A., Lank, D. B., Litwa, H. P., Mulder, E. G. A., Nisbet, I. C. T., Okanoya, K., Safran, R. J., Schoech, S. J., Schreiber, E. A., Thompson, P. M., Verhulst, S., Wheelwright, N. T., Winkler, D. W., Young, R., Vleck, C. M. et Hausmann, M. F. (2018). The rate of telomere loss is related to maximum lifespan in birds. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 373(1741). <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0445>
- Twining, C. W., Brenna, J. T., Lawrence, P., Shipley, J. R., Tollefson, T. N. et Winkler, D. W. (2016). Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids support aerial insectivore performance more than food quantity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(39), 10920-10925.
- Uchiyama, M. et Mihara, M. (1978). Determination of malonaldehyde precursor in tissues by thiobarbituric acid test. *Analytical biochemistry*, 86(1), 271-278.
- United Nations. (2022). *The sustainable development goals report 2022*. New York : UN.
- Urvik, J., Meitern, R., Rattiste, K., Saks, L., Hõrak, P. et Sepp, T. (2016). Variation in the markers of nutritional and oxidative state in a long-lived seabird: associations with age and longevity. *Physiological and Biochemical Zoology*, 89(5), 417-440. <https://doi.org/10.1086/688180>
- Valdes, A. M., Andrew, T., Gardner, J. P., Kimura, M., Oelsner, E., Cherkas, L. F., Aviv, A. et Spector, T. D. (2005). Obesity, cigarette smoking, and telomere length in women. *The Lancet*, 366(9486), 662-664.
- van de Crommenacker, J., Komdeur, J., Burke, T. et Richardson, D. S. (2011). Spatio - temporal variation in territory quality and oxidative status: a natural experiment in the Seychelles warbler (*Acrocephalus sechellensis*). *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 668-680. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01792.x>
- van de Crommenacker, J., Richardson, D. S., Koltz, A. M., Hutchings, K. et Komdeur, J. (2012). Parasitic infection and oxidative status are associated and vary with breeding activity in the Seychelles warbler. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1733), 1466-1476. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1865>
- Van Noordwijk, A. J. et de Jong, G. (1986). Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *The American Naturalist*, 128(1), 137-142.
- van Oers, L., Tamis, W., De Koning, A. et De Snoo, G. (2005). Review of incidents with wildlife related to paraquat. *CML Report*, 165.
- Vandenabeele, S. P., Shepard, E. L. C., Grémillet, D., Butler, P. J., Martin, G. R. et Wilson, R. P. (2015). Are bio-telemetric devices a drag? Effects of external tags on the diving behaviour of great cormorants. *Marine Ecology Progress Series*, 519, 239-249.
- Ventura, F., Granadeiro, J. P., Lukacs, P. M., Kuepfer, A. et Catry, P. (2021). Environmental variability directly affects the prevalence of divorce in monogamous albatrosses. *Proceedings of the Royal Society B*, 288(1963), 20212112. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.2112>
- Verhulst, S. (2020). Improving comparability between qPCR-based telomere studies. *Mol Ecol Resour*, 20(1), 11-13. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13114>
- Verhulst, S., Susser, E., Factor-Litvak, P. R., Simons, M., Benetos, A., Steenstrup, T., Kark, J. D. et Aviv, A. (2016). Response to: Reliability and validity of telomere length measurements. *Int J Epidemiol*, 45(4), 1298-1301. <https://doi.org/10.1093/ije/dyw194>
- Viblanç, V. A., Criscuolo, F., Sosa, S., Schull, Q., Boonstra, R., Saraux, C., Lejeune, M., Roth, J. D., Uhlrich, P. et Zahn, S. (2022). Telomere dynamics in female Columbian ground squirrels: recovery after emergence and loss after reproduction. *Oecologia*, 199(2), 301-312.
- Viblanç, V. A., Schull, Q., Stier, A., Durand, L., Lefol, E., Robin, J. P., Zahn, S., Bize, P. et Criscuolo, F. (2020). Foster rather than biological parental telomere length predicts offspring survival and telomere length in king penguins. *Mol Ecol*, 29(16), 3155-3167. <https://doi.org/10.1111/mec.15485>

- Vleck, C. M., Vertalino, N., Vleck, D. et Bucher, T. L. (2000). Stress, corticosterone, and heterophil to lymphocyte ratios in free-living Adélie Penguins. *The Condor*, 102(2), 392-400.
- Vleck, C. M. et Vleck, D. (2002). Physiological condition and reproductive consequences in adelic penguins. *Integr Comp Biol*, 42(1), 76-83. <https://doi.org/10.1093/icb/42.1.76>
- Von Zglinicki, T. (2000). Role of oxidative stress in telomere length regulation and replicative senescence. *Ann. NY Acad. Sci.*, 908, 99–110. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2000.tb06639.x>
- Von Zglinicki, T. (2002). Oxidative stress shortens telomeres. *Trends Biochem Sci*, 27(7), 339-344. [https://doi.org/10.1016/s0968-0004\(02\)02110-2](https://doi.org/10.1016/s0968-0004(02)02110-2)
- Walker, B. G., Dee Boersma, P. et Wingfield, J. C. (2006). Habituation of adult Magellanic penguins to human visitation as expressed through behavior and corticosterone secretion. *Conservation Biology*, 20(1), 146-154.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O. et Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879), 389-395. <https://doi.org/10.1038/416389a>
- Wang, Y., Salmon, A. B. et Harshman, L. G. (2001). A cost of reproduction: oxidative stress susceptibility is associated with increased egg production in *Drosophila melanogaster*. *Experimental gerontology*, 36(8), 1349-1359.
- Wanless, S., Frederiksen, M., Daunt, F., Scott, B. E. et Harris, M. P. (2007). Black-legged kittiwakes as indicators of environmental change in the North Sea: evidence from long-term studies. *Progress in Oceanography*, 72(1), 30-38.
- Wanless, S., Frederiksen, M., Harris, M. P. et Freeman, S. N. (2006). Survival of Gannets *Morus bassanus* in Britain and Ireland, 1959–2002. *Bird Study*, 53(1), 79-85. <https://doi.org/10.1080/00063650609461419>
- Wanless, S., Harris, M., Redman, P. et Speakman, J. (2005). Low energy values of fish as a probable cause of a major seabird breeding failure in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 294, 1-8.
- Wardle, C. S. et He, P. (1988). Burst swimming speeds of mackerel, *Scomber scombrus* L. *Journal of fish Biology*, 32(3), 471-478.
- Warren, W. G. (1997). Changes in the within-survey spatio-temporal structure of the northern cod (*Gadus morhua*) population, 1985 1992. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54(S1), 139-148.
- Wegmann, M., Voegeli, B. et Richner, H. (2015). Oxidative status and reproductive effort of great tits in a handicapping experiment. *Behavioral Ecology*, 26(3), 747-754.
- Weimerskirch, H. (1999). The role of body condition on breeding and foraging decisions in albatrosses and petrels. (p. 1178-1189). Proc. Int. Ornithol. Congr,
- Weimerskirch, H. (2002). Seabird demography and its relationship with the marine environment. Dans E. A. Schreiber et J. E. Burger (dir.), *Biology of marine birds* (p. 115-136). CRC Press.
- Weimerskirch, H., Delord, K., Guitteaud, A., Phillips, R. A. et Pinet, P. (2015). Extreme variation in migration strategies between and within wandering albatross populations during their sabbatical year, and their fitness consequences. *Sci Rep*, 5, 8853. <https://doi.org/10.1038/srep08853>
- Weinert, B. T. et Timiras, P. S. (2003). Invited review: Theories of aging. *Journal of applied physiology*, 95(4), 1706-1716.
- Wendeln, H. et Becker, P. H. (1999). Effects of parental quality and effort on the reproduction of common terns. *Journal of Animal Ecology*, 68(1), 205-214.
- Werner, E. E. et Hall, D. J. (1974). Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology*, 55(5), 1042-1052.
- White, G. C. et Burnham, K. P. (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46(sup1), S120-S139. <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>

- Wickham, H. (2016). *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>
- Wiersma, P., Selman, C., Speakman, J. R. et Verhulst, S. (2004). Birds sacrifice oxidative protection for reproduction. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(suppl_5), S360-S363. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0171>
- Williams, G. C. (1966). Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist*, 100(916), 687-690.
- Williams, H. M. et DeLeon, R. L. (2019). Deep learning analysis of nest camera video recordings reveals temperature-sensitive incubation behavior in the purple martin (*Progne subis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 74(1). <https://doi.org/10.1007/s00265-019-2789-2>
- Williams, S. E., Shoo, L. P., Isaac, J. L., Hoffmann, A. A. et Langham, G. (2008). Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *PLoS Biol*, 6(12), e325. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060325>
- Williams, T. D. (2012). *Physiological adaptations for breeding in birds*. Princeton University Press.
- Williams, T. D. (2018). Physiology, activity and costs of parental care in birds. *J Exp Biol*, 221(Pt 17), 1-8. <https://doi.org/10.1242/jeb.169433>
- Williams, T. D. et Fowler, M. A. (2015). Individual variation in workload during parental care: can we detect a physiological signature of quality or cost of reproduction? *Journal of Ornithology*, 156(1), 441-451.
- Wilson, R. P., Piitz, K., Peters, G., Culik, B., Scolaro, J. A., Charrassin, J.-B. et Ropert-Coudert, Y. (1997). Long-term attachment of transmitting and recording devices to penguins and other seabirds. *Wildlife Society Bulletin*, 25(1), 101-106.
- Wilson, R. P., Scolaro, J. A., Grémillet, D., Kierspel, M. A. M., Laurenti, S., Upton, J., Gallelli, H., Quintana, F., Frere, E. et Müller, G. (2005). How do Magellanic Penguins cope with variability in their access to prey? *Ecological Monographs*, 75(3), 379-401.
- Wilson, R. P., White, C. R., Quintana, F., Halsey, L. G., Liebsch, N., Martin, G. R. et Butler, P. J. (2006). Moving towards acceleration for estimates of activity - specific metabolic rate in free - living animals: the case of the cormorant. *Journal of Animal Ecology*, 75(5), 1081-1090. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01127.x>
- Wingfield, J. C. (1994). Hormone-behavior interactions and mating systems in male and female birds. Dans I. R. V. Short et E. B. (Eds.) (dir.), *The differences between the sexes* (p. 303-330.). Cambridge University Press.
- Wingfield, J. C. et Boonstra, R. (2013). Ecological processes and the ecology of stress: the impacts of abiotic environmental factors. *Functional Ecology*, 27(1), 37-44. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12039>
- Wingfield, J. C., Hunt, K., Breuner, C., Dunlap, K., Fowler, G. S., Freed, L. et Lepson, J. (1997). Environmental stress, field endocrinology, and conservation biology. *Behavioral approaches to conservation in the wild*, 95-131.
- Wingfield, J. C., O'Reilly, K. M. et Astheimer, L. B. (1995). Modulation of the adrenocortical responses to acute stress in arctic birds: a possible ecological basis. *American Zoologist*, 35(3), 285-294.
- Wood, S. (2017). *Generalized additive models: an introduction with R*. CRC press.
- Wood, S. (2022). Package 'mgcv'. *R package version*, 1(29), 729.
- Wooller, R. D., Bradley, J. S. et Croxall, J. P. (1992). Long-term population studies of seabirds. *Trends in Ecology and Evolution*, 7(4), 111-114. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(92\)90143-Y](https://doi.org/10.1016/0169-5347(92)90143-Y)
- Woronzoff-Dashkoff, K. K. (2002). The Wright-Giemsa stain: Secrets revealed. *Clinics in Laboratory Medicine*, 22(1), 15-23. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0272-2712\(03\)00065-9](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0272-2712(03)00065-9)
- Wright, J. et Cuthill, I. (1989). Manipulation of sex differences in parental care. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25(3), 171-181.

- Wright, W. E. et Shay, J. W. (2001). Cellular senescence as a tumor-protection mechanism: the essential role of counting. *Current opinion in genetics & development*, 11(1), 98-103.
- Xia, C. et Møller, A. P. (2018). Long-lived birds suffer less from oxidative stress. *Avian Research*, 9(1), 1-7. <https://doi.org/10.1186/s40657-018-0133-6>
- Xiao, T., Xu, Y., Yang, K., Zhang, J., Peng, Y. et Zhang, Z. (2015). The application of two-level attention models in deep convolutional neural network for fine-grained image classification. (p. 842-850). Proceedings of the IEEE conference on computer vision and pattern recognition,
- Yap, K. N., Dick, M. F., Guglielmo, C. G. et Williams, T. D. (2018). Effects of experimental manipulation of hematocrit on avian flight performance in high-and low-altitude conditions. *Journal of Experimental Biology*, 221(22). <https://doi.org/10.1242/jeb.191056>
- Young, R. C., Kitaysky, A. S., Barger, C. P., Dorresteijn, I., Ito, M. et Watanuki, Y. (2015). Telomere length is a strong predictor of foraging behavior in a long-lived seabird. *Ecosphere*, 6(3), art39. <https://doi.org/https://doi.org/10.1890/ES14-00345.1>
- Zeileis, A., Kleiber, C. et Jackman, S. (2008). Regression models for count data in R. *Journal of Statistical Software*, 27(8), 1-25.
- Zemanova, M. A. (2021). Noninvasive Genetic Assessment Is an Effective Wildlife Research Tool When Compared with Other Approaches. *Genes (Basel)*, 12(11), 1672. <https://doi.org/10.3390/genes12111672>
- Zera, A. J. et Harshman, L. G. (2001). The physiology of life history trade-offs in animals. *Annual review of Ecology and Systematics*, 32(1), 95-126.