



OISEAUX MARINS ARCTIQUES et CHANGEMENTS ENVIRONNEMENTAUX

adaptations comportementales et physiologiques



Ce programme de coopération franco-norvégien vise à étudier les mécanismes impliqués dans la régulation de l'effort parental des oiseaux marins dans le contexte des changements globaux qui affectent l'océan Arctique. Il s'agit de tester expérimentalement les capacités d'adaptation comportementales, hormonales et métaboliques des oiseaux marins. Les travaux sont effectués au Finnmark et dans l'archipel du Svalbard sur différents modèles dont le guillemot de Troïl et la mouette tridactyle.

The aim of this cooperative research program between France and Norway is to study mechanisms involved in the regulation of parental effort in seabirds in relation to global changes affecting the Arctic Ocean. To do so, we have experimentally manipulated parental effort to measure behavioural, endocrine and metabolic adaptations. The study has been conducted in Finnmark and Svalbard on common guillemots and kittiwakes.

Olivier Chastel¹, Claus Bech²
et Geir Wing Gabrielsen³

¹ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé-CNRS, 79360 Villiers en Bois, France (chastel@cebc.cnrs.fr)

² Department of Zoology, Norwegian University of Science and Technology, NO-7491 Trondheim, Norvège (claus.bech@chembio.ntnu.no).

³ Norwegian Polar Institute, NO-9296 Tromsø, Norvège (geir@npolar.no).

Rapport d'activité IPEV 2002]





Introduction

Les oiseaux constituent une part très visible de l'environnement et le déclin de leur abondance attire l'attention du public sur les effets préjudiciables des changements globaux. Actuellement, bon nombre d'oiseaux sauvages sont confrontés à des changements climatiques globaux qui peuvent affecter négativement la dynamique et le fonctionnement de leurs populations (Silllett et al. 2000). Ces modifications environnementales se traduisent également par une évolution des décisions de reproduction (dates et tailles des pontes par exemple) de nombreuses espèces (Winkler et al. 2002). Etudier l'impact des variations annuelles de l'environnement et des changements globaux sur les populations constitue un enjeu majeur en écologie étant donné les menaces d'extinctions qui pèsent sur certaines espèces (Stenseth et al. 2002).

Dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises, le suivi à long terme (parfois sur plus de 40 ans) des performances démographiques de 120 000 individus appartenant à 27 espèces d'oiseaux marins permet de relier la dynamique des populations aux variations de certains paramètres environnementaux (températures des eaux de surface des océans, étendue des glaces, etc). L'océan Indien Austral a subi entre la fin des années 1960 et le début des années 1980 un réchauffement rapide qui a produit un changement abrupt de régime à tous les niveaux trophiques de l'écosystème (Croxal et al. 2002). Il a été ainsi montré que les fluctuations des températures de surface et de l'étendue de la glace de mer conditionnent l'état des réserves corporelles, le succès reproducteur et la survie adulte de certains pétrels (Guinet et al. 1998, Barbraud et al. 2000, Barbraud et Weimerskirch 2002). De même, le déclin de la population de manchots empereurs de Terre Adélie, via une diminution de la survie des adultes, a été corrélé à une période d'anomalies chaudes des températures de l'air et de la mer survenue au cours des années 1970 (Barbraud & Weimerskirch 2001).

Cependant, pour comprendre comment les espèces répondent en termes de décision de reproduction à ces changements à grande échelle, il est essentiel d'étudier les mécanismes physiologiques mis en jeu. La traduction des indices environnementaux (climat, ressources) en réponses écologiques (date et taille de ponte) se réalise via une cascade de processus hormonaux, qui déterminent probablement le degré d'adaptation aux modifications de l'environnement. Une étude des mécanismes hormonaux impliqués dans les décisions de reproduction, intégrant physiologie (niveau proximal) et évolution des traits d'histoire de vie (niveau ultime) peut donc se révéler fructueuse (Ricklefs & Wikelski 2002). Les hormones, messagers chimiques aux multiples cibles et fonctions, peuvent être considérées comme les acteurs principaux des mécanismes de régulations agissant sur l'expression des compromis (trade-off) adaptatifs prédits par l'écologie évolutive (Williams 1966).

1/ LE PROGRAMME

Le programme de recherche n° 330 de l'IPEV s'inscrit pleinement dans ce contexte. En effet, notre équipe " Oiseaux et Mammifères Marins " (CEBC / CNRS) développe, en collaboration avec des chercheurs norvégiens, une étude des mécanismes impliqués dans la régulation de l'effort parental des oiseaux marins arctiques dans un environnement très variable. Il s'agit d'explorer les capacités d'adaptation comportementales, hormonales et métaboliques des oiseaux marins. Notre démarche est essentiellement expérimentale. En modifiant artificiellement l'effort parental des individus, on peut en mesurer les effets sur le comportement, les niveaux hormonaux et la dépense énergétique. Il est ainsi possible de mimer des conditions trophiques favorables (diminution des besoins alimentaires du poussin) ou défavorables (augmentations des coûts de transport de la nourriture par les adultes, augmentation des besoins alimentaires du poussin).

1-1 Le choix de la zone d'étude et des sites

Nos travaux sont effectués dans le contexte écologique de la mer de Barents. Ce choix n'est pas anodin. En effet, cet écosystème est coutumier de fortes variations inter-annuelles des températures de surface qui peuvent affecter profondément la distribution et l'abondance des espèces proies consommées par les populations d'oiseaux marins de la mer de Barents (plus d'un million de couples reproducteurs, Melhum 1990). Ainsi, à la fin des années 80, une série d'anomalies thermiques des eaux de surface semble être responsable de l'effondrement des stocks d'un poisson, le capelan (*Mallotus villosus*) et d'une diminution drastique de l'un de ses prédateurs, le guillemot de Troïl (*Uria aalge*) (Vader et al. 1990).

De plus, la mer de Barents est, comme le reste de l'Arctique, le théâtre de changements climatiques globaux (Moritz et al. 2002). Ainsi, depuis le début des années 1900, le milieu arctique a enregistré une augmentation significative de la température atmosphérique qui s'accompagne d'une réduction de l'étendue de la glace de mer. C'est ainsi qu'en mer de Barents, l'étendue de la banquise de mer a décliné de près de 40 % pour la période de 1920 à 1988.

La mer de Barents constitue donc un laboratoire de choix pour l'étude des mécanismes comportementaux et physiologiques mis en place par les oiseaux marins pour répondre aux perturbations océanographiques et aux changements climatiques globaux.





Pendant cinq années consécutives (1998-2002), notre équipe a assuré la mise en place du suivi des colonies en partenariat avec les chercheurs norvégiens. Le choix des sites fut effectué après des missions exploratoires qui ont permis d'en choisir 3 principaux :



Ile de Hornøya (71°N), Finnmark, nord est de la Norvège
 Ile aux Ours (Bjørnøya), (74.5° N)
 Ny-Ålesund (79° N), Spitzberg, archipel du Svalbard

1-2 Les modèles d'étude

Nos travaux ont porté sur la mouette tridactyle *Rissa tridactyla* (Hornøya et Ny-Ålesund), le guillemot de Troil (Hornøya et Ny-Ålesund), le fulmar boréal *Fulmarus glacialis* (Ile aux Ours) et le mergule nain *Alle alle* (Hornsund, station polonaise).

Les résultats exposés ici concernent uniquement la mouette tridactyle et le guillemot de Troil qui sont représentés dans le secteur de la mer de Barents par plusieurs centaines de milliers de couples. Ces deux espèces nichent en colonies abondantes situées dans des falaises et exploitent les stocks de petits poissons pélagiques comme le capelan mais diffèrent dans leurs stratégies de reproduction et leurs réponses aux perturbations environnementales (Figures 2 et 3).

1-3 Méthodes

Guillemots et mouettes tridactyles sont peu farouches et l'accessibilité remarquable des colonies sur les sites de Hornøya et Ny-Ålesund permet d'effectuer aisément l'étude des oiseaux (Figure 4). Ces derniers sont capturés, bagués

et pesés, ce qui permet d'estimer l'état des réserves énergétiques (Chastel et al. 1995). Une prise de sang est effectuée pour permettre le dosage des hormones telles que la prolactine (impliquée dans l'expression du comportement parental), la corticostérone (liée au stress et à l'effort de recherche alimentaire) et la triiodothyronine (T3, dont les taux varient en fonction du métabolisme énergétique). Les concentrations plasmatiques de ces hormones sont ensuite mesurées par radio-immunologie au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CNRS), laboratoire leader dans le domaine.

En ce qui concerne le comportement parental, plusieurs techniques sont utilisées. Les allées et venues des adultes sont suivies grâce à la pose de radio-émetteurs (Tremblay et al. 2003) ou de transpondeurs (Weimerskirch et al. 2001), dont les signaux sont recueillis par une station automatique d'enregistrement. L'utilisation de balise Argos (Weimerskirch et al. 2001), d'enregistreurs de plongées (Tremblay et al. 2003) et la détermination du régime alimentaire (Cherel et al. 2001) ont permis de préciser l'écologie en mer des espèces étudiées.

Sur le plan énergétique, l'existence sur la base scientifique de Ny-Ålesund d'une chambre calorimétrique permet d'estimer le métabolisme de base des oiseaux.



Figure 4

A) Baguage des poussins de mouettes tridactyles, Baie du Roi, Spitzberg. Sur ce site, la faible hauteur des falaises permet un accès aisé aux oiseaux.

Ringing kittiwake chicks, Kongsfjorden, Svalbard. In this area, the cliff is 6-10 m high; thus many kittiwake nests are easily accessible.

B) Pesée d'une mouette tridactyle, Hornøya (Finnmark, nord-est de la Norvège). Les variations de la masse corporelle d'un oiseau nous renseignent sur l'état des réserves énergétiques en relation avec l'effort parental

Weighing a kittiwake, (Hornøya, Finnmark, northern Norway). Recording changes in body mass is often used to estimate body reserves in relation to parental effort.

27



Figure 2 : Colonie de guillemots de Troil sur l'île Hornøya (Finnmark, nord-est de la Norvège). Cet oiseau marin ne pond qu'un œuf et élève un poussin dans la colonie pendant une brève période de 20 jours. Avant de savoir voler, le poussin quitte la colonie et est élevé en mer par le mâle seul. Les guillemots semblent être capables de maintenir un succès reproducteur élevé, malgré de fortes variations inter-annuelles de la disponibilité alimentaire. La brevité de la période d'élevage du poussin à la colonie permet probablement aux adultes d'augmenter temporairement leur effort parental pour compenser une baisse des ressources trophiques.



Common guillemot colony at Hornøya (Finnmark, northern Norway). Guillemots lay a single egg and the chick is reared at the colony during a short 20 days period. Before growth is completed, chicks will jump from the cliff to the sea. Care at sea by the male continues for about 2 months after the chick has left the colony. Such a short chick-rearing period probably allows the adults to temporarily increase parental effort if food situation deteriorates.



Figure 3 : Mouettes tridactyles sur l'île Hornøya (Finnmark, nord-est de la Norvège). Chez cette espèce, le nombre de poussins élevés (1 à 3) est fortement influencé par les conditions trophiques en mer. Cependant, à l'inverse des guillemots, les poussins de mouettes ne quitteront le nid qu'au bout de 50 jours, ce qui limite la capacité des adultes à augmenter l'effort parental en cas de dégradation des conditions trophiques.

Kittiwakes breeding at Hornøya (Finnmark, northern Norway). In this seabird, brood size (1-3 chicks) is strongly influenced by food availability. Contrary to guillemots, kittiwake's chicks will leave the colony when fully grown, after a 50 days rearing period. This may put a limit on the ability of the adults to increase parental effort during poor food situation.



2/ RESULTATS

Ce programme a permis l'obtention de résultats originaux dans des domaines complémentaires et aide à mieux connaître et comprendre les mécanismes comportementaux et physiologiques impliqués dans la régulation de l'effort parental. De nombreuses données sont encore à exploiter mais voici, articulés en trois axes, certains des premiers résultats obtenus.

2-1 Régulation comportementale de l'effort parental

Sur le site de Hornøya, nous avons étudié le budget-temps de guillemots reproducteurs et testé de façon expérimentale les capacités de régulation comportementale de l'effort parental. L'utilisation d'enregistreurs d'activités miniaturisés s'est révélée très fructueuse (Tremblay et al. 2003) et a permis d'estimer le budget-temps en mer des guillemots adultes pour la saison 1999 (Figures 5 et 6). Cette année-là a été marquée par une très grande abondance de l'espèce proie privilégiée des guillemots, le capelan. Au cours de cette saison, les guillemots adultes ont passé beaucoup de temps à la colonie (68%) et ne s'absentaient que brièvement (1-5 heures) pour collecter les poissons destinés aux poussins (Figure 6). Ainsi, en 1999, lors d'un voyage en mer les oiseaux ont passé 10% du temps à se déplacer en vol et seulement 13% à plonger. Ceci signifie que la nourriture était proche de la colonie et facile à capturer. La même année, nous avons expérimentalement réduit l'effort parental de l'un des oiseaux du couple reproducteur. Nous voulions savoir dans quelle mesure le partenaire compense la réduction de l'effort parental de son conjoint. Au fur et à mesure de l'expérience, contrairement aux mâles, les femelles ont été capables de compenser la baisse de la contribution de leur mâle en augmentant leur taux de visites alimentaires au poussin. D'un point de vue budget-temps, cette augmentation de l'effort d'approvisionnement a été réalisée via une diminution significative du temps passé par les femelles à la colonie (Thivent 2000). Ce résultat confirme expérimentalement que

chez les guillemots, le temps de séjour à la colonie sert de "tampon" pour permettre une plus grande flexibilité du budget-temps et faire face aux variations inter-annuelles de conditions trophiques (Burger & Piatt 1990).

2-2 Hormones et effort parental

En modifiant artificiellement l'effort parental des individus, il est possible d'en mesurer les effets sur les niveaux hormonaux. En 1998, sur le site d'Hornøya, nous avons montré expérimentalement chez la mouette tridactyle qu'un effort parental accru s'accompagnait d'une augmentation des taux plasmatiques de la corticostérone (Figure 7). Cette hormone est liée au comportement de recherche alimentaire, au catabolisme protéique et de façon plus générale au stress.

Il est probable que l'élévation de la corticostéronémie traduise l'augmentation de l'effort de recherche alimentaire des adultes confrontés à une recrudescence des besoins alimentaires de la nichée. Les femelles semblent adapter leur effort parental au nombre de poussin à élever, contrairement aux mâles. Cette réponse différente traduit un investissement reproducteur plus élevé (Jacobsen et al. 1995).

Cependant, le maintien de taux élevés de corticostérone sur une période longue, peut aboutir à l'arrêt des soins parentaux et à l'abandon de la nichée. Une telle interprétation est corroborée par les taux élevés de corticostérone et le très faible succès reproducteur observés dans les populations de mouettes tridactyles du Pacifique nord (Kitaysky et al. 1999) qui font face à une situation trophique défavorable depuis quelques années (surpêche et modifications océanographiques).

2-3 Régulation de l'effort parental : aspects énergétiques

Chez les oiseaux, l'élevage des poussins est considéré comme une phase énergétiquement coûteuse pour les parents qui doivent fournir un effort particulièrement soutenu, équivalent

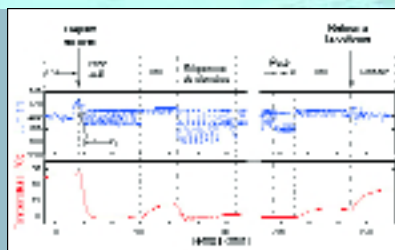


Figure 6 : Utilisation d'un enregistreur d'activité pour la détermination du budget-temps des guillemots de Troil sur l'île de Hornøya, (Finmark, Norvège arctique) en 1999. Pour la première fois, un appareil électronique miniaturisé a été fixé sur la poitrine de l'oiseau pour enregistrer simultanément les profondeurs de plongée, l'intensité lumineuse et la température externe. Il est alors possible de déceler les phases de séjour à la colonie (température élevée et luminosité variable), les phases de plongées (diminution de la température et de la luminosité, augmentation de la pression), les phases de déplacements en vol (variations très rapides de la luminosité en dehors des phases de plongées) ou les séjours à la surface de l'eau (variations faibles de la luminosité précédant une série de plongées) (Tremblay et al. 2003).

Use of commercially available electronic time-depth recorders (TDR) to quantify activities and thus total time budget of seabirds. This new method involved first fitting TDRs onto the birds' bellies (not on their back), and secondly, analysing continuous recording of temperature, light and pressure to differentiate activities on land and at sea. The birds studied were common guillemot rearing chicks at Hornøya, (Finmark, northern Norway) in 1999. The method successfully recorded different activities: at the colony, flying, diving, and resting or active at the sea-surface (Tremblay et al. 2003).

Guillemot de Troil équipé d'un enregistreur d'activité (Time-Depth recorder), Hornøya, Finmark.
Guillemot fitted with an activity recorder (Time-Depth recorder), Hornøya, Finmark.



parfois à un quadruplement du taux métabolique de base. Nous avons examiné les corrélats métaboliques de l'effort parental de mouettes tridactyles nichant au Spitzberg (Ny Ålesund, Baie du Roi,) au cours de la saison 2001. Nous avons utilisé une approche originale en estimant le taux métabolique de base à travers la mesure du taux d'une hormone thyroïdienne, la triiodothyronine (T3) (Figure 8 A) : cette dernière constitue un excellent descripteur du métabolisme de base individuel (Chastel et al. 2003).

Chez les oiseaux ayant élevé avec succès leur poussin, on assiste à une réduction du métabolisme de base (estimé grâce au niveau plasmatique de T3) alors que l'inverse est observé chez les oiseaux en échec

(Figure 8 B). D'autre part, l'intensité de la diminution du métabolisme de base des femelles est significativement corrélée à l'intensité de l'effort de recherche alimentaire en mer (Guillaumin 2002). Cette diminution du métabolisme de base serait adaptative et permettrait aux adultes de diminuer leurs propres dépenses énergétiques pour allouer davantage d'énergie dans l'effort d'approvisionnement du poussin. D'un point de vue fonctionnel, cette diminution du métabolisme de base s'accompagne d'une réduction de la taille de certains organes (foie et reins) dont le métabolisme est élevé (Bech et al. 2002).



Mouettes tridactyles au repos sur un glaçon, Baie du Roi, Spitzberg. Kittiwakes resting on an ice floe, Kongsfjorden, Spitzbergen.

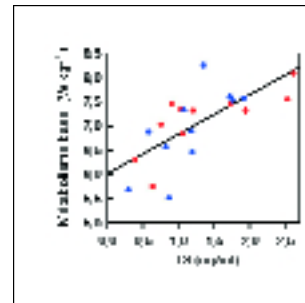
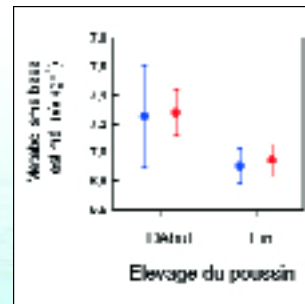


Figure 8 A : Relation entre le taux métabolique de base mesuré en chambre calorimétrique et la concentration de l'hormone triiodothyronine (T3) chez 22 mouettes tridactyles élevant un poussin (femelles en rouge, mâles en bleu). Ny-Ålesund, Spitzberg 2001. (Chastel, Bech & Gabrielsen, in preparation).

Relationship between basal metabolic rate measured with a respirometer and plasma levels of triiodothyronin (T3) in kittiwakes rearing chicks (females: red dots, males: blue dots). Ny-Ålesund, Svalbard, 2001 (Chastel, Bech & Gabrielsen, in preparation).

Figure 8 B : Evolution du taux métabolique de base au cours de l'élevage du poussin chez la mouette tridactyle. On assiste à une réduction du métabolisme de base (estimé grâce aux taux de T3). Ce phénomène serait adaptatif et permettrait aux adultes de diminuer leurs propres dépenses énergétiques pour allouer davantage d'énergie dans l'effort d'approvisionnement du poussin. Baie du Roi, Spitzberg 2001.



Change in basal metabolic rate during chick-rearing in the kittiwake. In birds rearing chicks, there was a significant decrease in basal metabolic rate (estimated through T3 levels). This decrease in basal metabolic rate might be adaptive and may allow the adults to diminish their maintenance costs and increase work load for the chicks.

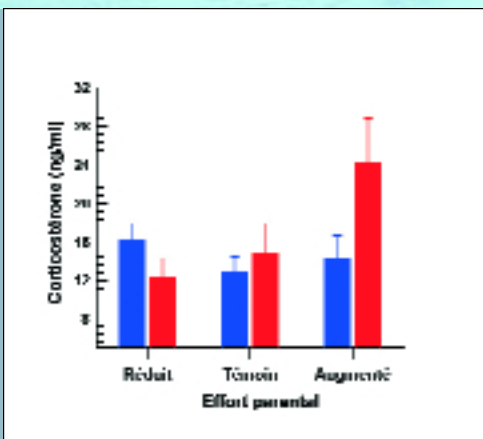


Figure 7
Taux de corticostérone et taille de nichée expérimentale chez les adultes de mouettes tridactyle (mâles en bleu, femelles en rouge) élevant 1 (effort parental réduit), 2 (témoins) ou 3 poussins (effort parental augmenté). Chez les femelles, on constate que la corticostéronémie évolue en fonction du nombre de poussin à élever (Chastel et al. in preparation)

Baseline corticosterone and experimental brood size in kittiwakes (males: blue bars; females: red bars) rearing 1 (reduced parental effort), 2 (control) or 3 chicks (increased parental effort) (Chastel et al. in preparation).

Conclusions et perspectives

Les travaux effectués dans le cadre de ce programme ont montré l'existence de mécanismes comportementaux et physiologiques permettant un ajustement de l'effort reproducteur aux conditions trophiques d'un lieu très variable. Ces résultats ont été obtenus grâce à la complémentarité des équipes françaises et norvégiennes, en particulier dans le domaine des actions hormones-métabolisme. Nous désirons donc poursuivre cette collaboration fructueuse en développant le volet énergétique sous un angle individuel et collectif. En effet, une étude récente menée chez la mouette tridactyle a montré que le taux métabolique de base (BMR) présentait une répétabilité importante au sein des individus (Bech et al, 1999). Ainsi, d'années en années, certains individus auront un niveau de dépense énergétique plus élevé que d'autres.

Dans les années à venir nous allons développer sur le modèle mouette tridactyle l'étude des conséquences des variations individuelles de BMR en terme de valeur sélective (succès reproducteur et survie).

Remerciements >>>

Nous tenons à remercier très sincèrement Céline Clément pour son investissement dans les missions de terrain depuis le début du programme et Yann Tremblay pour sa participation majeure et enthousiaste. Merci également aux participants ponctuels pour leur contribution au terrain et/ou aux analyses des résultats : Frédéric Angelier, Jérôme Guillaume, Henri Weimerskirch, Yves Chérel, André Lacroix, Lette Trouvé, Viviane Thivent et Marc Oremus. La mise en place du programme n'aurait pu exister sans la coopération de nos collègues norvégiens Torkild Tveraa (Department of Arctic Ecology, Norwegian Institute of Nature Research, NINA Trondheim) et Børge Moe (Department of Zoology, Norwegian University of Science and Technology, Trondheim), ni sans le soutien logistique de Frank Delbart, Martin Mellet (IPEV) et Bjørn Moskal (Norwegian Polar Institute) au Spitzberg. Nous remercions également les équipages des gardes-côtes KV 100, Nordkapp et Lance pour le transport sur les sites d'études et l'équipe polonaise de la base d'Hornsund pour son accueil chaleureux. L'accès aux colonies et les manipulations sur les oiseaux ont été approuvées par le Gouverneur du Spitzberg et le Comité d'éthique norvégien.

- Barbraud C. & Weimerskirch H. (2001). Emperor penguins and climate change, *Nature* 411:183-186
- Barbraud C. & Weimerskirch H. (2002). Contrasting effects of the extent of sea-ice on the breeding performance of an Antarctic top predator, the Snow Petrel *Pagodroma nivea*, *Journal of Avian Biology* 32:297-302
- Barbraud C., Weimerskirch H., Guinet C., Jouventin P. (2000). Effect of sea-ice extent on adult survival of an Antarctic top predator : the snow petrel *Pagodroma nivea*, *Oecologia* 125: 483-488
- Bech C., Langeth I., Gabrielsen G.W. (1999). Repeatability of basal metabolic rate in breeding female kittiwakes *Rissa tridactyla*. *Proceeding of the Royal Society London B* 266: 2161-2167
- Bech C., Langeth I., Moe B., Fyhn M., Gabrielsen G.W. (2002). The energy economy of the arctic-breeding kittiwake *Rissa tridactyla*: a review. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 133: 765-770
- Burger A.E. & Piatt J.F. (1990). Flexible time budgets in breeding Common Murres as buffers against variable prey abundance. *Studies in Avian Biology* 14:71-83
- Chastel O., Weimerskirch H., Jouventin P. (1995). Body condition and seabird reproductive performance : a study of three petrel species, *Ecology* 76: 2240-2246
- Chastel O., Lacroix, A., Kersten M. (2003). Pre-breeding energy requirements: thyroid hormone, metabolism and the timing of reproduction in House Sparrows. *Journal of Avian Biology* 34 : 298-306.
- Chérel Y., Ridoux V., Weimerskirch H., Tveraa, T. & Chastel O. (2001). Capelin (*Mallotus villosus*) as an important food source for northern fulmar (*Fulmarus glacialis*) breeding at Bjornoya (Bear Island), Barents sea. *ICES Journal of Marine Science* 58: 355-361
- Croxall J.P., Trathan P.N., Murphy E.J. (2002). Environmental Change and Antarctic Seabird Populations, *Science* 297:1510-1514
- Guinet C., Chastel O., Koudil M., Durbec J.P., Jouventin P. (1998). Effects of warm sea-surface anomalies on the blue petrel at the Kerguelen Islands, *Proceeding of the Royal Society London B* 265:1001-1006
- Guilamin J. (2002). Métabolisme, hormones thyroïdiennes et effort parental chez la mouette tridactyle. DEA Ecophysiologie, Energétique et Comportement. Université Louis Pasteur-Strasbourg.
- Jacobsen K.O., Erikstad K.E., Saether B.E. (1995). An experimental study of the cost of reproduction in the Kittiwake. *Ecology* 76:1636-1642
- Kitaysky S., Wingfield J.C., Piatt J.F. (1999). Dynamic of food availability, body condition and physiological response in breeding kittiwakes. *Functional Ecology* 13:577-585
- Melhum F. (1990). Birds and Mammals of Svalbard. Norsk Polar Institute
- Moritz R.E., Bitz C.M., Steig E.J. (2002). Dynamic of recent climate change in the Arctic. *Science* 297:1797-1502.
- Ricklefs R.E. & Wikelski M. (2002). The physiology/life-history nexus, *Trends in Ecology & Evolution* 17:462-468
- Sillett T.S., Holmes R.T., Sherry T.W. (2000). Impacts of Global Climate Cycle on Population Dynamics of a Migratory Songbird. *Science* 288:2040-2042
- Stenseth N.C., Mysterud A., Ottersen G., Hurrell J.W., Chan K.S., Lima M. (2002). Ecological Effects of Climate Fluctuations. *Science* 297:1292-1296
- Thivent V. (2000). Régulation de l'effort parental chez le guillemot de Troil *Uria aalge* : aspects comportementaux et endocriniens. DEA Adaptations et survie en environnements extrêmes. Université Claude Bernard-Lyon I.
- Tremblay Y., Chérel Y., Oremus M., Tveraa T., Chastel, O. (2003). Unconventional ventral attachment of time-depth recorders as a new methods for investigating time-budget and diving behaviour of seabirds. *Journal of Experimental Biology* 206:1929-1940.
- Vader W., Barrett R.T., Erikstad K.E., Strann K.B. (1990). Differential response of Common and Thick-billed murres to a crash in the capelin stock of the southern Barents Sea. *Studies in Avian Biology* 17:175-180.
- Williams G.C. (1966). *Adaptation and Natural Selection*, Princeton, New Jersey : Princeton University Press.
- Winkler D.W., Dunn P.O., McCulloch C.E. (2002). Predicting the effects of climate change on avian life-history traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99(21):13595-13599
- Weimerskirch H., Chastel O., Chérel Y., Henden J.A. & Tveraa T. (2001). Nest attendance and foraging movements of northern fulmars rearing chicks at Bjornoya, Barents sea. *Polar Biology* 24:83-88