

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

DISPONIBILITÉ ET UTILISATION D'INFORMATION SOCIALE SUR LES SOURCES  
DE NOURRITURE DANS UNE COLONIE DE GOÉLANDS À BEC CERCLÉ (*LARUS*  
*DELAWARENSIS*).

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR  
FRANÇOIS RACINE

OCTOBRE 2011

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal 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 Montréal 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 [il] possède un exemplaire.»

## AVANT-PROPOS

Un article en anglais compose le corps de ce mémoire et sera soumis à la revue scientifique *Animal Behaviour*. Je suis premier auteur, car j'ai contribué à l'élaboration du projet, j'ai réalisé la collecte des données, réalisé les analyses et rédigé le texte. Mon directeur Luc-Alain Giraldeau, ainsi que mon codirecteur Jean-François Giroux sont coauteurs pour l'article. Ils ont tous deux participé à l'élaboration de l'étude et à la rédaction de l'article par leurs commentaires et suggestions. Jean-François Giroux a en plus contribué de façon importante aux aspects terrain et logistiques du projet. Martin Patenaude-Monette est également coauteur pour avoir récolté, préparé et transmis les résultats de suivi d'oiseaux à l'aide de balises GPS. J'ai cependant effectué les tests statistiques sur ces données. Une introduction générale fait un survol du contexte théorique lié à l'information sociale et détaille le système à l'étude et les objectifs du mémoire et de l'article. L'article présente l'ensemble des résultats obtenus au cours de cette étude et leur interprétation. Une conclusion générale fait état de l'importance des principaux résultats pour l'étude des colonies et pour la gestion de l'espèce.

La présentation de l'article est la même que celle du mémoire afin d'uniformiser la présentation et faciliter la lecture. Les références de l'article et du mémoire sont regroupées à la fin du mémoire.

Je souhaite remercier mes deux directeurs de maîtrise pour leurs précieux commentaires et leur soutien dans les différentes étapes de ce projet. Luc-Alain Giraldeau pour sa précision, son aide à la réflexion tout au long du projet, ainsi que son apport important à la rédaction de l'article en anglais. Jean-François Giroux pour tout l'aspect terrain, laboratoire et pour ses nombreux commentaires constructifs lors de la rédaction et de l'avancée des différentes étapes du projet.

Je remercie Marianne Marcoux pour son importante contribution à l'application de la fonction K de Ripley à mes données. David Bird pour son aide statistique généreuse. Également, merci à mes collègues de laboratoire Martin Patenaude Monette, Cécile Girault, Catherine Pilote, Éricka Thiériot et Florent Lagarde pour leur aide précieuse à de nombreux égards.

Merci à Francis St-Pierre et Mathieu Tremblay pour leur soutien logistique et leur expérience sur le terrain et à Éricka Thiériot, assistante de terrain appréciée. Merci aux membres du Groupe de Recherche en Écologie et Comportement Animal de l'UQAM pour leur aide. Je souhaite également remercier le CRSNG pour leur soutien financier, ainsi que le laboratoire GEOTOP pour la réalisation et le financement des analyses isotopiques.

Un merci tout particulier à mes parents pour leur soutien inconditionnel à mes études depuis toujours.

## TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS.....	ii
LISTE DES FIGURES .....	v
LISTE DES TABLEAUX .....	vi
RÉSUMÉ.....	vii
INTRODUCTION .....	1
CHAPITRE I	
PAS D'UTILISATION AU NIVEAU DU NID D'INFORMATION SOCIALE SUR LES SOURCES DE NOURRITURE AU SEIN D'UNE COLONIE DE GOÉLANDS À BEC CERCLÉ.....	8
1.1 Abstract.....	9
1.2 Introduction.....	10
1.3 Methods .....	12
1.4 Results.....	18
1.5 Discussion.....	25
CONCLUSION.....	31
BIBLIOGRAPHIE.....	35

## LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Ring-billed gulls departing from a same enclosure temporal ( $K(t)$ ) or directional ( $K(t)$ divided) aggregation, based on Ripley K functions values for A. Long flights' time of departure B. Long flights' bearing C. Short flights' time of departure D. Short flights' bearing. Solid line represents the function. Dashed lines are 0.025 and 0.975 quantiles from 1 000 Monte Carlo permutations. The time lags are from 0.01666 min to 1.01666 min intervals in increment of 0.1666 min. Above the dashed lines departures are clustered, between they are random and below they are evenly distributed. ....	21
2.1 Ring-billed gulls departing between 0500H and 0600H from a same enclosure temporal ( $K(t)$ ) aggregation, based on Ripley K functions values for A. Long flights' time of departure B. Short flights' time of departure. Solid line represents the function. Dashed lines are 0.025 and 0.975 quantiles from 1 000 Monte Carlo permutations. The time lags are from 0.01666 min to 1.01666 min intervals in increment of 0.1666 min. Above the dashed lines departures are clustered, between they are random and below they are evenly distributed. ....	22
3.1 C (x axis) and N (y axis) ratios distribution for the 4 enclosures at 3 growth stage: A. Beginning of primary feather growth period B. Middle of primary feather growth period C. Latest feather growth period. Filled symbols are the north and open symbols are for south enclosures. A,B,C,D are the four enclosures. Numbers of samples analyzed are indicated in parentheses.....	23
4.1 Distributions of vanishing bearings of long flights recorded for Ring-billed Gulls leaving the Deslauriers colony within four enclosures, two in the north and two in the south of the colony. The length of white bars represents the number of departures in the given bearing. In the inset map, the location of the blinds and the enclosures are shown by squares and circles, respectively.....	24

## LISTE DES TABLEAUX

<b>Tableau</b>	<b>Page</b>
1.1 Effect of the number of sites visited, maximal distance from the colony, date, and stopover on the sinuosity index of foraging trips of Ring-billed Gulls breeding on Deslauriers Island based on a linear mixed effect model. Parameter estimates ( $\beta$ ), standard errors (SE), 95% confidence intervals (CI) are presented. See text for a description of the sinuosity index. ....	20
2.1 Variation explained by comparing vanishing bearings distributions of long flights of Ring-billed Gulls according to the location of the nests in the colony of Deslauriers Island in 2009. ....	25

## RÉSUMÉ

Chez les oiseaux, les colonies de reproduction sont un sujet de questionnement pour les scientifiques. De nombreux désavantages ont été associés à la vie de groupe, mais peu d'avantages majeurs ont été documentés pour compenser ces inconvénients. Plusieurs hypothèses tentent d'expliquer l'avantage, l'évolution et le maintien des colonies. Parmi celles-ci, l'échange d'information a suscité un vif engouement, mais la transmission d'information est difficile à démontrer. Dans ce mémoire, nous considérons les études faites par le passé sur l'échange d'information et faisons le parallèle avec les principaux champs d'études de l'utilisation d'information sociale. L'objectif de notre étude est d'améliorer la compréhension de l'utilisation d'information sociale en milieu naturel en caractérisant les stratégies de quête alimentaire du Goéland à bec cerclé (*Larus delawarensis*). Le principal chapitre de ce mémoire a pour objectif d'évaluer si de l'information sociale est utile et disponible dans une colonie de reproduction et si elle est utilisée afin d'augmenter l'efficacité dans la recherche et la découverte de nourriture. Nous avons récolté des données d'observation sur le moment et la direction des départs de goélands nichant à proximité les uns des autres à différents endroits sur la colonie. Nous avons aussi obtenu des informations sur les déplacements d'individus de la colonie aux sites d'alimentation à l'aide de balises GPS. Nous avons finalement caractérisé la nourriture rapportée aux jeunes afin de vérifier si la nourriture était similaire en fonction de la localisation du nid sur la colonie et des individus à proximité. Nous avons trouvé que les goélands se nourrissaient probablement de sources de nourriture incertaines temporellement et spatialement puisque la direction des sites visités variait d'un jour à l'autre. Nous avons ensuite pu démontrer que de l'information était disponible dans la colonie. Au-delà de l'information disponible lorsque les adultes régurgitaient la nourriture à leurs jeunes ou lorsque les jeunes sollicitaient de la nourriture, la direction de départ des goélands quittant la colonie indiquait la direction dans laquelle se trouvaient les sites d'alimentation visités. Finalement, nos résultats montrent que les goélands n'échangeaient pas d'information avec les individus des nids voisins puisqu'ils ne quittaient pas leur nid en même temps, ni dans la même direction. Néanmoins, nous avons constaté que des vols en bordure de l'île, soit sur l'eau ou la plage pourraient servir à l'échange d'information. Une certaine organisation spatiale a également été observée, car il y a une forte influence de la localisation du nid dans la colonie sur les directions dans lesquelles les individus vont chercher leur nourriture. Ce dernier résultat nous permet de jeter un regard nouveau sur les études faites dans les colonies et de souligner l'importance de tenir compte de différences potentielles entre les nids d'une même colonie en fonction de leur position. Nos résultats permettent de mieux comprendre les stratégies de quête alimentaire du Goéland à bec cerclé en démontrant que l'information disponible au nid n'est pas utilisée, ce qui pourrait avoir des implications dans la gestion de l'espèce principalement basées sur la découverte de l'organisation spatiale dans la colonie.

Mots clefs : *Larus delawarensis*, goéland à bec cerclé, utilisation d'information sociale, stratégie de quête alimentaire, organisation spatiale



## INTRODUCTION

Plusieurs espèces d'oiseaux se reproduisent en colonies, mais les avantages et inconvénients de ce comportement demeurent sujets à controverse. De nombreux impacts négatifs associés aux colonies ont été démontrés : augmentation de l'infection par des parasites ou des maladies, kleptoparasitisme, compétition pour les ressources, etc. (Wittenberger et Hunt, 1985; Brown et Brown, 1996). Par contre, il ne se dégage pas de principe général appuyé par des données empiriques qui permettrait d'expliquer l'avantage et l'évolution de la reproduction en colonie (Danchin et Wagner, 1997). Les premières hypothèses ont porté sur un évitement des prédateurs (Lack, 1968; Southern et Southern, 1979). Ensuite, l'idée qu'un échange d'information à la colonie augmenterait l'efficacité à exploiter les ressources en groupe a suscité beaucoup d'intérêt (Mock, Lamey et Thompson, 1988; Richner et Heeb, 1995). Parmi les hypothèses formulées, il y a eu l'hypothèse du centre d'information (Ward et Zahavi, 1973), l'hypothèse du centre d'information basée sur le jeu producteur-chapardeur (Barta et Giraldeau, 2001), l'hypothèse du centre de recrutement (Richner et Heeb, 1996), l'échange d'information par l'utilisation de radeaux indicateurs (Weimerskirch et al., 2010) et l'hypothèse de l'accentuation locale (Pöysä, 1992; Buckley, 1997; Galef et Giraldeau, 2001).

Selon l'hypothèse du centre d'information (Ward et Zahavi, 1973), les individus regroupés peuvent observer le succès de leurs congénères, afin de déterminer ceux ayant découvert une source d'alimentation et suivre ces individus lors de leur trajet suivant vers le site d'alimentation. Au cours des années 1980, des études empiriques ont tenté de valider cette hypothèse ou certaines de ses prévisions sans y parvenir de façon claire (Richner et Heeb, 1995), principalement à cause des difficultés associées à sa validation (Mock, Lamey et Thompson, 1988; Barta et Giraldeau, 2001) et de certaines faiblesses soulevées par plusieurs auteurs (Bayer, 1982; Waltz, 1982; Mock, Lamey et Thompson, 1988; Richner et Heeb, 1995; Barta et Giraldeau, 2001). Les principales critiques reposent sur le besoin de référer à la sélection de groupe, la distinction importante entre dortoirs et colonies et le lien causal entre l'évolution des colonies et leur utilisation comme centres d'information. Si l'on ne s'intéresse qu'à l'utilisation de l'information sociale susceptible de se produire actuellement dans les colonies, seule la sélection de groupe est problématique.

C'est pour pallier à cette faiblesse que Barta et Giraldeau (2001) ont proposé une variante basée sur les principes du jeu producteur-chapardeur. Dans ce système, certains individus cherchent la nourriture (producteurs) alors que d'autres cherchent des producteurs dans le but de profiter de la nourriture trouvée (chapardeurs). S'en suit la création d'un équilibre entre producteurs et chapardeurs où le gain relatif pour les deux stratégies est maximisé. Pour faire le parallèle avec une colonie de reproduction, les oiseaux connaissant un site d'alimentation (producteurs) seront identifiés lors de leur retour à la colonie par les individus en attente ne possédant pas cette information (chapardeurs). Les chapardeurs suivront les producteurs lors de leur déplacement subséquent vers le site d'alimentation.

En utilisant une approche similaire, Richner et Heeb (1996) ont proposé l'hypothèse du centre de recrutement. Les individus recrutent activement des congénères à la colonie pour les attirer aux sites d'alimentation. Les individus obtiendraient un gain par un accroissement de l'efficacité à consommer la ressource aux sites d'alimentation. La colonie sert de bassin d'individus à recruter. Par contre, il doit toujours y avoir un gain relatif à consommer la nourriture en groupe et cette hypothèse réfère à la sélection de groupe, tout comme l'hypothèse du centre d'information (Barta et Giraldeau, 2001).

Weimerskirch et al. (2010) ont trouvé que des cormorans (*Phalacrocorax bougainvillii*) utilisent un système d'échange d'information par radeaux indicateurs. Les cormorans se regroupent en bandes ou radeaux d'individus s'appêtant à chercher de la nourriture. Ces radeaux visibles depuis la colonie sont orientés et se déplacent en fonction de la direction d'origine des individus revenant à la colonie. Il faut cependant que les sources de nourriture soient mouvantes, regroupées et permettent un suivi continu, ce qui n'est pas le cas chez plusieurs espèces coloniales, surtout celles se nourrissant en milieu terrestre.

Finalement, plusieurs chercheurs ont proposé et vérifié l'hypothèse de l'accentuation locale (Galef et Giraldeau, 2001). Les individus se regroupent en colonies afin d'augmenter leur nombre, ce qui augmente par la même occasion les chances de découvrir un site d'alimentation en repérant des congénères lors de la quête alimentaire. L'accentuation locale peut se faire à deux échelles (Pöysä, 1992). À une échelle fine, l'accentuation locale consiste à quitter la colonie en groupe pour survoler une région afin d'augmenter ses chances de repérer une source de nourriture depuis les airs. Lorsqu'un des membres du groupe trouve de la nourriture, les autres peuvent alors se joindre à lui. Les colonies fourniraient un bassin

d'individus pour la création continue de tels groupes (Buckley, 1996). À large échelle, des individus solitaires seraient simplement attirés sur un site d'alimentation grâce aux indices visuels et auditifs générés par ceux ayant découvert la parcelle auparavant. L'avantage de cette tactique est que les oiseaux peuvent localiser plus rapidement un plus grand nombre de sites d'alimentation, et ce, sur un territoire plus vaste. La surface de recherche effective est la combinaison des surfaces de recherches individuelles des oiseaux présents dans le champ de vision (Buckley, 1997).

À l'exception de l'utilisation de l'accentuation locale aux sites d'alimentation et de l'échange d'information par radeaux indicateurs, ces hypothèses d'échange d'information sont difficiles à démontrer, car de nombreuses explications alternatives s'appliquent à une même prédiction (Mock, Lamey et Thompson, 1988; Richner et Heeb, 1995; Morand-Ferron et al., 2010), si bien que peu d'études ont permis de conclure à un échange d'information. Voir Richner et Heeb (1995) pour une revue détaillée des différentes études réalisées sur le sujet et leurs conclusions.

En parallèle, les colonies ont été étudiées comme des sites riches en information sociale, surtout en lien avec la sélection de partenaires et d'habitat (Danchin et Wagner, 1997). Les intérêts de recherche se sont développés vers la compréhension de l'échange d'information et les implications de son utilisation (Danchin et al., 2004; Dall et al., 2005). Dans ce mémoire, nous utiliserons la définition du terme information proposée par Dall et al. (2005) à savoir que l'information est une mesure numérique de l'incertitude associée à un résultat et qu'elle a pour effet de réduire l'incertitude associée à ce résultat. Il existe également différents types d'information (Danchin et al., 2004; Dall et al., 2005; Bonnie et Earley, 2007). L'information sociale provient de l'observation (information sociale involontaire) ou de la communication avec des congénères (information sociale volontaire). L'information sociale peut être qualifiée de publique si elle informe sur la qualité d'une ressource, de communication si elle est volontairement transmise par certains individus afin d'influencer le comportement des autres ou encore d'indices sociaux si elle indique la présence ou l'absence d'une caractéristique du milieu. Finalement, l'information provenant de l'expérience propre à l'individu est dite personnelle. L'information sociale est utilisée dans les stratégies de quête alimentaire, de choix de partenaire, de détection de prédateurs ou

de parasites de couvée ou lors de relations interindividuelles antagonistes (Blanchet, Clobert et Danchin, 2010).

L'utilisation de l'information est abordée par trois champs d'études principaux (Bonnie et Earley, 2007) : l'apprentissage social, l'utilisation d'information publique et l'indiscrétion. L'apprentissage social traite de l'utilisation d'information sociale afin de localiser une ressource et y accéder lors de comportements d'évitement et du choix de nourriture et de partenaires, le plus souvent en conditions contrôlées (Bonnie et Earley, 2007). L'apprentissage social inclut l'imitation de congénères opérant une tâche. L'utilisation d'information publique permet de déterminer la qualité des différentes ressources disponibles une fois sur place. L'information publique peut influencer le choix de partenaires, d'habitat et de parcelles d'alimentation en fonction de leur qualité (Bonnie et Earley, 2007). On retrouve plusieurs études en milieu naturel, surtout quant au choix d'habitat et de partenaire (Valone, 2007). L'indiscrétion permet d'utiliser une information qui est issue d'une interaction entre deux individus qui communiquent. Elle a été étudiée dans un contexte de relations de conflit ou de cour entre individus d'une même espèce (Bonnie et Earley, 2007). On constate que ces trois champs, bien que distincts, apportent chacun une information différente sur les ressources. L'intérêt porté à l'utilisation d'information dans une colonie afin d'augmenter l'efficacité lors de la quête alimentaire est pourtant limité. L'utilisation d'information sur le site de la colonie qui permettrait d'accéder à des sources de nourriture éloignées a peu ou pas été étudiée par ces différents champs d'études, si bien que les hypothèses d'échange d'information semblent être considérées comme un quatrième champ d'études séparé. Pourtant, tant l'information publique, l'écoute sociale que l'apprentissage social sont susceptibles d'être utilisés à cette fin dans une colonie de reproduction. L'unification de ces différents champs d'études et l'intégration des hypothèses d'échange d'information en un tout cohérent permettent d'envisager l'ensemble des utilisations d'information sociale possibles dans une colonie, en lien avec les stratégies de quête alimentaire.

Les colonies présentent des caractéristiques favorisant l'utilisation d'information sociale. Puisque les nids sont regroupés dans un même site, les oiseaux sont forcés d'y revenir régulièrement pendant l'incubation et l'élevage pour fournir les soins parentaux et nourrir les jeunes (Barta et Giraldeau, 2001). Cette contrainte affecte tous les membres reproducteurs d'une colonie et crée un système où il est difficile de tricher en cachant

l'information aux autres individus nicheurs (Barta et Giraldeau, 2001). D'autre part, il peut y avoir des impacts négatifs pour un individu qui indique aux autres l'emplacement de sites d'alimentation, car ceci peut engendrer de la compétition (Richner et Heeb, 1995) et des coûts supplémentaires associés à la quête de nourriture puisque la ressource s'épuise plus rapidement (Barta et Giraldeau, 2001).

L'utilisation de l'information sociale peut être favorisée ou non, selon le niveau d'incertitude associée à l'environnement (Dall et al., 2005). Si les ressources sont prévisibles temporellement et spatialement, l'information personnelle est potentiellement moins coûteuse et plus précise que l'information sociale puisque l'information personnelle restera exacte aussi longtemps que les ressources seront prévisibles. À l'inverse, si les ressources sont incertaines, le coût à maintenir l'information personnelle à jour est élevé, ce qui favorise l'utilisation d'information sociale si celle-ci est moins coûteuse à obtenir tout en étant fiable (Dall et al., 2005). C'est pourquoi il faut s'assurer que les ressources sont incertaines spatialement ou temporellement avant de s'attarder à l'information proprement dite. Par contre, les ressources ne doivent pas être totalement imprévisibles, afin que l'information sociale puisse être transmise assez rapidement pour être à jour (Morand-Ferron et al., 2010). L'incertitude liée aux différentes ressources alimentaires exploitées est une condition sine qua non à l'utilisation d'information sociale.

Comprendre l'utilisation d'information sociale dans un système a des implications théoriques, mais aussi pratiques. L'information sociale peut influencer les populations et les communautés (Blanchet, Clobert et Danchin, 2010). Au niveau de la population, des effets Allee pourraient influencer la dynamique de la population si l'information est utilisée lors du choix de partenaire, d'habitat ou lors de la quête alimentaire (Blanchet, Clobert et Danchin, 2010). Par exemple, une population peu abondante qui dépend fortement de l'information sociale pour trouver de la nourriture pourrait disparaître si les effectifs diminuent sous un seuil critique où l'utilisation d'information sociale n'est plus possible. À l'inverse, on pourrait aussi observer un accroissement des populations si l'efficacité de la quête alimentaire est accrue par le nombre. Une espèce abondante et très efficace pourrait nuire à des espèces dépendant des mêmes ressources, ce qui pourrait influencer la communauté. Ces implications en lien avec l'utilisation d'information sociale sont négligées en conservation (Blanchet, Clobert et Danchin, 2010). La compréhension de l'utilisation d'information

sociale permet de définir ses impacts potentiels sur une population et une communauté. Ces connaissances peuvent être utilisées en gestion afin de favoriser la réhabilitation d'une espèce en difficulté, de contrôler l'expansion d'une espèce surabondante ou de prévoir les impacts des activités anthropiques.

### *Système à l'étude*

Notre sujet d'étude est le Goéland à bec cerclé (*Larus delawarensis*), un laridé colonial de l'est de l'Amérique du Nord dont un grand nombre se reproduit en colonies sur des îles du fleuve St-Laurent, Québec, Canada. Cette étude fait partie d'un projet actuellement en cours qui vise à étudier le comportement du Goéland à bec cerclé en milieu urbain et périurbain dans une perspective de gestion intégrée. Nous nous sommes concentrés sur la plus grande colonie de la région, l'île Deslauriers, car une grande colonie devrait fournir de l'information en provenance d'un plus grand nombre d'individus (Erwin, 1978). Le Goéland à bec cerclé est une espèce idéale pour étudier l'information sociale, car il peut parcourir de grandes distances pour s'alimenter (Belant, Ickes et Seamans, 1998), il doit régurgiter au sol pour nourrir ses jeunes (Ryder, 1993) et l'intensité de la sollicitation par les jeunes indique leur niveau de satiété (Iacovides et Evans, 1998). Les adultes doivent également passer beaucoup de temps au nid pour protéger les jeunes et fournir des soins parentaux (Dulude, Baron et McNeil, 1987). Aussi, Evans et Welham (1985) ont observé des comportements cohérents avec un échange d'information dans une colonie du Manitoba. Ils ont trouvé que les départs d'une colonie étaient groupés dans le temps et les directions de départ, que certains goélands émettent des cris de contact en quittant la colonie et que les individus qui quittent la colonie ne s'attardent pas aux alentours avant de partir (Evans et Welham, 1985).

### *Objectif du mémoire*

L'objectif du mémoire est d'évaluer si de l'information sociale est utile et disponible à la colonie de reproduction et si elle est utilisée afin d'augmenter l'efficacité dans la recherche et la découverte de nourriture. Cela permet d'améliorer notre compréhension de

l'utilisation d'information sociale en milieu naturel et de caractériser les stratégies de quête alimentaire du Goéland à bec cerclé dans une perspective de gestion intégrée.

## CHAPITRE I

# PAS D'UTILISATION AU NIVEAU DU NID D'INFORMATION SOCIALE SUR LES SOURCES DE NOURRITURE AU SEIN D'UNE COLONIE DE GOÉLANDS À BEC CERCLÉ

Ce chapitre sera soumis pour publication à *Animal Behaviour* sous le titre suivant:

No social information use at the nest about food sources in a Ring-billed Gull colony.

François Racine, Luc-Alain Giraldeau, Martin Patenaude-Monette and Jean-François  
Giroux



## 1.1 Abstract

Bird colonies are potentially rich sources of social information that can be used to compensate for the numerous disadvantages of communal life. It can reduce uncertainty about habitat quality, nest location, mate choice or food source quality and location. We focussed on Ring-billed Gull's (*Larus delawarensis*) potential use of social information about food resources while rearing their chicks in a colony. We first determined if social information was available in the colony, whether it was available through a reliable cue and whether birds used it by following knowledgeable individuals. We combined data obtained from observation of flight paths of gulls leaving the colony with foraging tracks obtained from birds fitted with GPS data loggers. We specifically asked whether departure bearings and other flight characteristics could serve as a reliable information cue. We found that reliable information cues about feeding sites location could be obtained by observing bearings of gulls leaving the colony. Also, by choosing to follow a randomly selected individual flying away from the colony a bird stood a good chance of reaching a food location. To test whether gulls followed individuals, we searched for grouping of departure times and bearings for different time spans and analysed the influence of nest position within the colony on the food type brought to the chicks. We found that gulls nesting in the same neighbourhood did not exhibit temporally clumped departures nor did they tend to leave in the same bearing as their previously departing neighbours. The food types brought to their chicks was similar for all gulls, regardless of their position in the colony. We conclude that no information appears to be obtained from nest neighbours but we could not exclude the occurrence of information sharing at other locations of the colony. Stopovers on nearby water or along the shore of the colony after a short flight from the nest may allow exchange of information. As we found a relationship between feeding grounds and breeding sector on the colony, there could also be information sharing mechanisms that do not result in temporally clumped departures that must be explored in future studies.

*Keywords: Ring-Billed Gull, Larus delawarensis, bird colony, social information, social learning, public information, food-searching strategy, foraging, Québec.*

## 1.2 Introduction

Because birds in a colony live together and their breeding and feeding success is open to the scrutiny of neighbours, colonies provide a potentially rich source of social information (Brown, Stutchbury & Walsh, 1990; Danchin & al., 2004). We use Dall & al.'s (2005) definition of information as a numerical measure of an outcome's uncertainty, focusing exclusively on its ambiguity-reducing properties. The advantages of social information use could compensate the many disadvantages of communal life such as loss of food to kleptoparasitism, increased parasitism, disease and competition for resources (Wittenberger & Hunt, 1985; Brown & Brown, 1996). Bird colonies have been highly studied as a favourable environment for social information use (Richner & Heeb, 1995; Richner & Heeb, 1996; Danchin & al., 2004; Dall & al., 2005; Weimerskirch & al., 2010).

Social information is concerned with three main areas: social learning (learning from others the location or the technique required to access a resource), public information use (obtaining from others cues about the quality of a resource) and social eavesdropping (extracting information from the signalling interactions of others) (Bonnie & Earley, 2007; Morand-Ferron & al., 2010). All three forms of social information use are expected within a bird colony and may concern habitat quality, nest location, mate choice, food source quality and location (Bonnie & Earley, 2007). Some have argued that the unified study of all three social information types could further our understanding of social information in the wild (Bonnie & Earley, 2007). Under this perspective, once we establish uncertainty about food location, we can explore where pertinent reliable social information can be obtained within a colony, whether this information is available from a dependable cue and whether birds are actually using this social information.

We investigated the availability and use of social information about food location and quality in a large suburban Ring-billed Gull (*Larus delawarensis*) colony. Once the chicks hatch, food requirements of the parents increase significantly suggesting that the need for information about food sources, whether social or personal, may be particularly important at this time. Ring-billed Gulls are generalist foragers that likely face variability and hence uncertainty about the location and the quality of food sources (Thiériot, *unpublished data*; Patenaude-Monette, *unpublished data*). Gulls cover large distances during their daily foraging activities (Belant, Ickes & Seamans, 1998) and could provide

social information at the colony about food quality (public information) as they regurgitate food for their chicks on the nest floor. Neighbouring bystanders could also obtain information about the location of a food source (social learning) by observing the characteristics and bearings of the flights performed by successful colony members (Evans & Welham, 1985; Barta & Giraldeau, 2001). There could also be information concerning feeding success and rate obtained by eavesdropping the chicks' food begging (Iacovides & Evans, 1998). A Ring-billed Gull colony is thus a good place to study the potential for social information use especially in the vicinity of the nest.

To test whether information was available through flight characteristics and bearings, we used direct field observations as well as remote GPS tracking of individual birds. We complemented these observations with characteristics of the food types brought by parents to their chicks. We asked whether there were reliable social information cues in the colony by comparing the departure bearings from the colony and their concordance with the foraging sites by tracking individuals with miniature GPS devices. We also noted the departure bearings from different locations within the colony and tracked bearing changes of all departures throughout the brood rearing period while considering wind bearing. We also recorded the number of sites visited by a bird during a foraging trip as an indicator of feeding success. If a gull visits only one site, this should imply that food requirements were met at this site suggesting that the information associated with the bearing to reach this site was useful. Conversely, if a bird visits several sites locate in different bearings, the departure bearing could not be used as reliable information. To test whether social information was acquired in the vicinity of the nest, we noted the times and bearings of successive flights of neighbourhood birds. We examined whether any temporal or spatial grouping pattern could be detected in these departures. We also restricted this analysis to the first hour after dawn to verify whether information exchange occurs during the very first flights of the day as suggested by Barta & Giraldeau (2001). We finally determined whether differences in flight bearings correspond to foraging for different food types by conducting stable isotope analyses of the chicks' feathers throughout the rearing period.

## 1.3 Methods

### *1.3.1 Study Area and population*

The study took place at Deslauriers Island, located in the St. Lawrence River, 3 km northeast of Montréal, Québec, Canada. The island covers 11.4 ha and the St. Lawrence Seaway runs along its eastern edge. The island is located at 0.44 km from east mainland, 2.18 km from west mainland, 2.53 km from north mainland, 2.57 km from south mainland and at 0.97 km from the nearest island of the Varennes islands archipelago.

From the beginning of May to the end of July 2009 an estimated 48 000 pairs of Ring-billed Gulls nested on Deslaurier Island, making it the largest colony of the Québec portion of the St-Lawrence River (Canadian Wildlife Service, unpublished data).

### *1.3.2 Experimental Design*

At the beginning of May 2009, 2 pairs of enclosures were established at each end of the island. Enclosures were 10 m in diameter, 75 cm high and were made of 2.5-cm wire mesh fences. They encircled 63 to 77 nests and were meant to visually define the observed nests while keeping the chicks from moving over the entire study area. One observation blind was placed on top of 4-m scaffolds erected at 30 to 40 m from each pair of enclosures.

#### *1.3.2.1 Direct observation in the colony*

Data were collected on 25 days starting on May 22 when approximately 30% of the nests had at least one hatched chick. No data were collected on rainy days in order to limit the effects of predictable rain-related food sources, to reduce the negative impact of disturbance on chicks and to allow maximal visibility from the blinds. Data collection ended on June 26 when juveniles began to fly. The study period covered a large component of the juveniles' period of dependence on parental food provisioning. Data were collected from blinds where two observers watched one randomly selected enclosure per day for 5 to

5.5 consecutive hours. Observation periods were alternated each day from sunrise to 1000H, 1000H to 1500H and 1500H to sunset, as well as between enclosures. The direction and strength of the wind was obtained from Environment Canada meteorological station of Varennes located 4 km east from the island.

For every gull leaving an observed enclosure, the take-off time was noted within 3 s and the bird was tracked visually until it vanished. The vanishing bearing was noted as falling within one of the 22.5° sections of a circle centred on the blind. The type of flights was categorized into 6 classes : 1. Long flights, high altitude, mostly linear flights; 2. Short flights, from the enclosure to anywhere in the colony at least 5m away from the enclosure noting whether the birds landed in the colony, on the beach or on water; 3. Bounce flights, from the enclosure to within 5m of the enclosure; 4. Kleptoparasitism flights, zigzagging over the colony at low but rapidly changing altitude often ending in food stealing; 5. Loop flights, flying over the colony area in a circle landing back in the same enclosure. 6. Thermal flock flights, high altitude circling gull flock as described by Evans & Welham (1985). The vanishing bearing of a long flight occurred about 1 min after departure of the bird whereas it occurred after 20 s for a short flight. A maximum of 2 birds were followed at the same time, as the observers could only watch two successive departures.

#### *1.3.2.2 GPS tracking*

Gulls from the two colony ends in the same area as the enclosures, but not from inside the enclosures, were captured at the nest with a landing net or a snare trap (Verreault & al., 2005) during the 2009 and 2010 breeding seasons. GiPSy2 GPS (TechnoSmArt, Roma, Italy) was wrapped in a nitrile rubber fingerstall, then tied up with waterproof adhesive tape (TESA tape no 4651). The device was fixed on the two central rectrices of the gulls using Tesa tape. The total weight varied between 12 and 16 g depending of the battery size (250 mAh or 500 mAh). At the end of the tracking period, the birds were recaptured with a snare trap or by culling with a rifle to retrieve the data loggers. Animal handling methods were approved by the Institutional Animal Protection Committee at University of Quebec at Montreal.

Data loggers were programmed to record 1 location/s during 1 min, every 4 min. Duration of the data loggers varied between 24 and 68 h depending on battery size. Raw data were filtered to obtain 1 location/4 min and compiled for each trip defined as any movements beyond 300 m from the colony. We observed no feeding behaviour on the colony shore or in the 300m buffer around the colony. Each trip was analysed separately to define departure bearing, the number and bearings of the visited sites and the distance to the farthest location from the colony. We also determined if the departure from the colony was preceded by a stopover on the surrounding beach or nearby water.

The departure bearing from the colony was the bearing of the first GPS location beyond the 300 m buffer zone. The distance at which the departure bearing was noted was not constant among trips. The first location out of the colony was between 360 m to 4.3 km (mean = 1.36 km, median = 1.32 km) as it depends on when falls the minute used to record locations. A site was considered to have been visited when there were  $\geq 3$  locations within a 500 m radius area or when there were  $\geq 5$  locations within a 1 km radius area. Those criteria were selected arbitrarily while exploring the trip patterns to extract non-travelling behaviours. Our tracking procedure did not allow us to discriminate whether gulls were actually feeding, searching for food or resting. Our criteria simply established that gulls spent time for some reason in an area. Nevertheless, we feel confident that birds were actively foraging because of the needs to feed their young. Mean bearings of visited sites were obtained by calculating the mean angle of the bearings of all visited sites during a given trip. Both departure and visited sites bearings were clockwise angles calculated relatively to the nest location and the North.

#### *1.3.2.3 Diet characterization*

We tested whether chicks' food would be more similar within than between enclosures, especially between those located at the two extremities of the island. We used the isotopic signature of carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) contained in the ninth primary of pre-fledged juveniles to characterize the food habits of the birds fed by their parents throughout the rearing period (Knoff & al., 2002). We assumed that the isotopes contained

in the feathers would reflect the overall diet of the chicks and thus the food brought back by the parents throughout the rearing period.

Each nest in the enclosures were marked and visited every 3 to 5 d. Chicks were marked as soon as possible after hatching with a temporary tape band. Before fledging (June 30), feather samples were collected in the four enclosures on 44 marked gulls' chicks selected to be 37 days-old. Three 1cm long samples representing 3 distinct growth periods were taken on the extremity, middle and base of the ninth primary feather. The extremity corresponded to the first weeks of growth, the base to the days just before capture and the middle was intermediate.

Cleaning of surface oils was done by rinsing and immersing for 24 h the feathers in 2:1 chloroform: methanol solution, rinsing with methanol and putting to dry 48 h under a hood. For  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  analysis, approximately 0.6 mg of powdered sample was weighed into tin cups and combusted at 1000 °C in an Elemetar Vario Microcube elemental analyzer interfaced with a Micromass Isoprime continuous flow isotope ratio mass spectrometer. Samples were placed in a sequence with 4 different laboratory standards ( $\delta^{13}\text{C}=-28.75\text{‰}$ ,  $-17.14\text{‰}$  and  $-10.80\text{‰}$  compared to Pee Dee Belemnite (PDB);  $\delta^{15}\text{N}=-0.06\text{‰}$ ,  $+14.86\text{‰}$  and  $+20.41\text{‰}$  compared to air concentrations (AIR)). A total of about 30 internal reference materials were analyzed for 100 unknowns. On the basis of hundreds of replicate measurements of lab standards, we estimate analytical precision to be  $\pm 0.1\text{‰}$  for carbon and  $\pm 0.2\text{‰}$  for nitrogen.

Carbon isotope ( $^{13}\text{C}$ ) represents the type of environment of the prey, distinguishing aquatic (marine) and terrestrial food (Michener & Schell, 1994). Nitrogen isotope ( $^{15}\text{N}$ ) is related to the trophic level of the prey (Deniro & Epstein, 1981).

### *1.3.3 Statistical Analyses*

All tests were performed separately on long and short flights. Other flight types were not considered in our analysis, as they were less frequent and unlikely to be related to long range feeding.

#### *1.3.3.1 Social Information availability*

We calculated circular correlation between the bearing of departure of the GPS tracked birds and the mean bearing of the visited sites to see whether the direction to reach visited sites could be predicted by observing a bird leaving the colony. In order to get a better understanding of the gulls' behaviour during these trips, we calculated the ratio of sinuosity for each trip as the total length of the trip / 2\* maximal distance from the colony (Benhamou, 2004). We used a linear mixed effect model using REML (restricted maximum likelihood) and compared the number of sites visited, the maximal distance of the trip, the date and the type of trip (preceded by a stopover at the beach or on water) to the sinuosity of the flight after we accounted for variation explained by the random effect of the individual performing the trip. All factors were *Log (x)* transformed and the sinuosity index was *Square root (Log(x))* transformed to meet test assumptions.

Rayleigh's tests were used to test whether distributions of daily vanishing bearings observed from the blinds differ significantly from random and to establish directionality if any (Batschelet, 1981). Once directionality was found, we tracked bearing changes of all departures over the course of the study. Each enclosure was tested separately for differences in daily mean vanishing bearings with a Watson-William randomization test (ANOVA circular equivalent). The data were randomly shuffled into the day groups and an F value was generated. This process was repeated 10 000 times to create a frequency distribution of F values. F value of the actual data was then compared to the frequency distribution to determine the significance of the test (Manly, 2007). A circular correlation was performed between the mean vanishing bearing of a day and mean vanishing bearings of the next to see if the bearing taken the next day could be predicted from vanishing bearings the previous day. We analysed each enclosures separately to avoid a correlation induced by the constant differences in mean angles at each islands' end. To consider wind effect on vanishing bearings we used a circular correlation between the hourly mean vanishing bearing and the hourly wind direction.



### 1.3.3.2 *Social information use*

To determine whether gulls tend to leave the colony in groups of 2 or more individuals with consistent bearings, randomization tests were performed using the Ripley K function as described by Marcoux & al. (2010). The K function gives a description of a point process over a range of timescales while  $K$  is the average number of observations for a given time lag divided by the rate of observation during the study period (Marcoux & al., 2010). The results of the function on observed data  $K(t)$  are compared with the results simulated with random departures  $K_s(t)$ , which allow to determine if the departures are grouped, random or regular. The Monte Carlo simulation keeps the same number of observations per hour and the same overall mean rate of observations as the original dataset (Marcoux & al., 2010). The function for univariate data tests for the temporal randomness of departures while the marked similarity function tests for the departure bearings randomness. For all functions, the time intervals varied between 1 - 61 s in increments of 10 s for 1 000 Monte Carlo simulations. Blocs of observations for randomization lasted 1 h, creating 5 blocs per day of observation. For evening periods of observation (1500-2030H) a half-hour bloc was added. Bouts of 1 h were arbitrarily selected to avoid appearance of grouping due to circadian rhythms or other large-scale temporal differences in the number or bearing of departures. We also tested for grouping during the first hour after dawn for days with an early morning observation. The significance limit of this bilateral test is obtained by generating envelopes where 95% of the 1000 simulations fall (Marcoux & al., 2010). Under the randomness hypothesis, when  $K(t)$  falls above the upper envelope, leavings are clustered; when they fall between envelopes, they are randomly distributed and below the lower envelope, they are evenly distributed (Marcoux & al., 2010). To facilitate visualization, marked functions are represented graphically by the divided function:  $K \text{ div } (t) = K_s(t)/K(t)$ . See Marcoux & al. (2010) for details.

G tests were performed to determine the statistical significance and amplitude of differences in the vanishing bearing distributions between enclosures over the study period (Batschelet, 1981). We compared the distributions between pairs of enclosures in the north and south ends of the colony as well as between colony extremities. The G distribution follows a Chi squared distribution for large samples (Gotelli & Ellison, 2004). As we got a large sample size and the degrees of freedom were equals for all comparisons, we used the

partial variation divided by the overall variation to get percentage of variation explained by each level of comparison.

Carbon and nitrogen isotope values were analyzed separately using repeated-measures ANOVA. The repeated measurements were data from the three sections of each primary feather at they reflected three time periods during juveniles' growth. We seek to find whether there were differences in food types brought back to the chicks by the parents between enclosures, island sections (north and south) and the three periods.

Finally, we tested if there was a link between long flights and short flights by applying a circular correlation between the mean bearings of these two types of flights recorded each day. For GPS tracked birds, we used a Mann-Whitney-Wilcoxon test on the mean number of visited sites, the mean maximal distance and the mean sinuosity index to compare trips preceded by a stopover on water or shore and those that did not.

All tests were performed using R v.2.9.2 except for repeated measures ANOVA which was done with JMP v.8. Circular and randomization tests were done with Circstats v.0.2-4 and circular v.0.3-8 packages. We used the nlme library for mixed effect models. For circular correlations, see Jammalamadaka & SenGupta (2001) for the significance test calculation details. The Ripley K functions were computed with the code available online in Marcoux et al. (2010).

#### **1.4 Results**

We observed a total of 4632 flights from the blinds, of which 3659 (79%) could be unambiguously characterized. Of these flights, 60% were short, 20% long, 13% loops, 6% kleptoparasitism and 1% thermal flock flights.

For GPS tracked birds, the bearing of first location after departing the colony ( $\geq 300$  m) was highly correlated with the mean bearing of the visited sites during a trip (CC (Correlation Coefficient)=0.77, test statistic=5.77,  $P < 0.0001$ ). Therefore, the observed vanishing bearings measured from the blinds are a good indication of the bearing where gulls will fly to reach their feeding grounds.

#### 1.4.1 Social information availability

Although no data are available about the temporal and spatial variability of food sources, we noted temporal directionality of the vanishing bearings of birds engaged in long flights (Rayleigh's test statistic: Enclosure A=0.3570, Enclosure B=0.4050, Enclosure C=0.4447, Enclosure D=0.3845;  $P < 0.0001$ ). Daily mean vanishing bearings were changing over time in 3 of the 4 enclosures (Watson-William randomization test: Enclosure A (n=5):  $F_{4,137}=2.0299$ ;  $P=0.3786$ , Enclosure B (n=7):  $F_{6,171}=4.3356$ ;  $P=0.0147$ , Enclosure C (n=5):  $F_{4,155}=5.0768$ ;  $P=0.0174$ , Enclosure D (n=8):  $F_{7,231}=5.4249$ ;  $P=0.002$ ). The mean vanishing bearing from an enclosure for a given day was not correlated with the mean bearing recorded the next day of observation (Enclosure A (n=4):  $CC=-0.13$ , test statistic=-0.51,  $P=0.6$ , Enclosure B (n=6):  $CC=0.24$ , test statistic=0.71,  $P=0.48$ , Enclosure C (n=4):  $CC=-0.11$ , test statistic=-0.29,  $P=0.77$ , Enclosure D (n=7):  $CC=-0.18$ , test statistic=-0.62,  $P=0.53$ ). There was a weak effect of the wind direction on hourly mean departure bearing which cannot be considered to explain the shifts observed in mean vanishing bearings ( $CC=-0.19$ , test statistic=-2.29,  $P=0.022$ ). When accounting for the wind speed, there was no effect of winds under 20 km/h on the vanishing bearing ( $CC=-0.12$ , test statistic=-1.35,  $P=0.18$ ) but a strong effect over 20 km/h ( $CC=0.56$ , test statistic= 2.36,  $P=0.018$ ). Thus the wind affects departures for only 23 h over the 133 h of observation and cannot explain the vanishing bearings observed over the study period.

Of the 131 trips performed by 21 birds tracked with a GPS device, 55% involved only one visited site, 28% included two sites, while three to seven sites were visited in 17% of the trips. To exclude the possibility that numerous sites were visited merely as a result of opportunistic encounters on the way to a known site, we checked the flight sinuosity assuming that opportunistic discoveries would be associated with a low sinuosity index while actual searching for sites would result in increased sinuosity. Sinuosity ratios increased with the number of sites visited (Table 1.1) suggesting that gulls did not exploit opportunistically food patches en route to another. The sinuosity index decreased during the brood rearing period perhaps due to changes in the type of food required by chicks as they grow. Sinuosity index decreased slightly for trips far from the colony, perhaps an artefact that longest trips require more linear paths. Birds visiting farther sites had to travel

longer distances between sites. Travelling behaviour is characterised by linear paths and thus decreases the sinuosity of a trip. Trips had similar sinuosity when they were preceded by a stopover on the water or island shore than when leaving the colony directly.

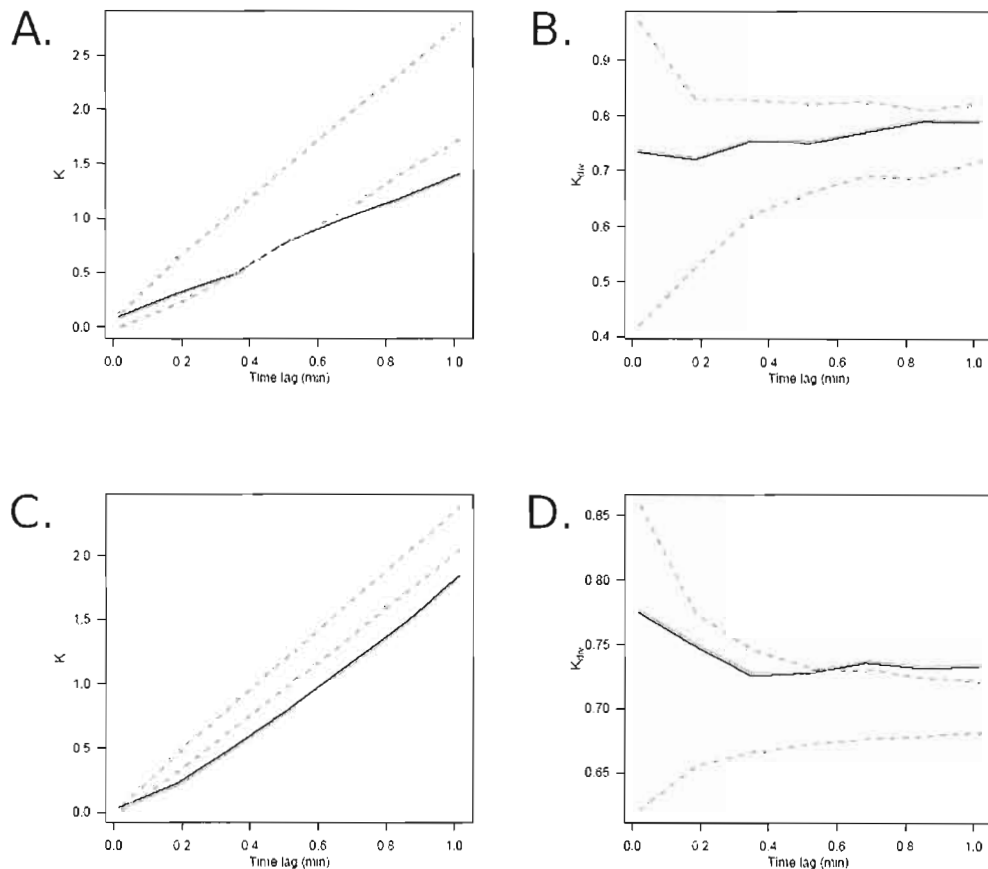
**Table 1.1** Effect of the number of sites visited, maximal distance from the colony, date, and stopover on the sinuosity index of foraging trips of Ring-billed Gulls breeding on Deslauriers Island based on a linear mixed effect model. Parameter estimates ( $\beta$ ), standard errors (SE), 95% confidence intervals (CI) are presented. See text for a description of the sinuosity index.

Variable	$\beta$	SE	95% CI	
Intercept	4.14	1.79	0.60	7.68
Visited Sites (log10)	0.38	0.06	0.26	0.51
Date (log10)	-1.76	0.82	-3.39	-0.13
Maximal distance (log10)	-0.06	0.02	-0.1	-0.02
Stopover (Yes/No)	-0.02	0.02	-0.05	0.02

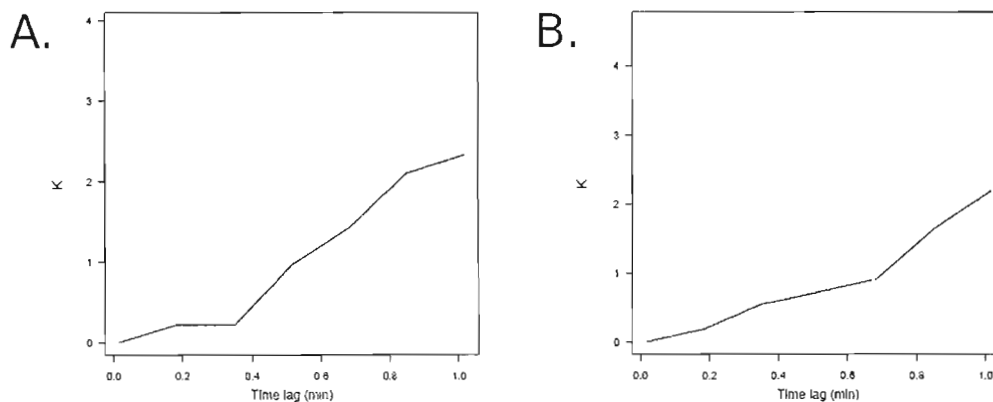
#### *1.4.2 Social information use at the scale of the nests sites*

Departures from the enclosures were not grouped in time nor around the same bearings. The K function for long flight departing times indicated that departures were random or regular (Fig. 1.1A). Departures within 30 s intervals were random and those at intervals above 30 s were more regular than random. The bearings of successive long flights had a random distribution with their K functions lying within the confidence envelopes for all intervals (Fig. 1.1B). The same conclusions apply to short flights that were regularly spaced in time (Fig. 1.1C) while bearings were more randomly distributed when considering intervals under 30 s. However, departure bearings at intervals above 30 s

were grouped, and so birds tended to fly in the same bearing as the birds that departed 30 s or more before them (Fig. 1.1D). This grouping cannot be readily ascribed to a following behaviour given that, for a human observer at least, departing individuals fall out of sight after approximately 20 s. When the analysis was restricted to data collected during the first hour after dawn (0500-0600H), departures were not grouped in time for either long or short flights (Fig 2.1 A and B).

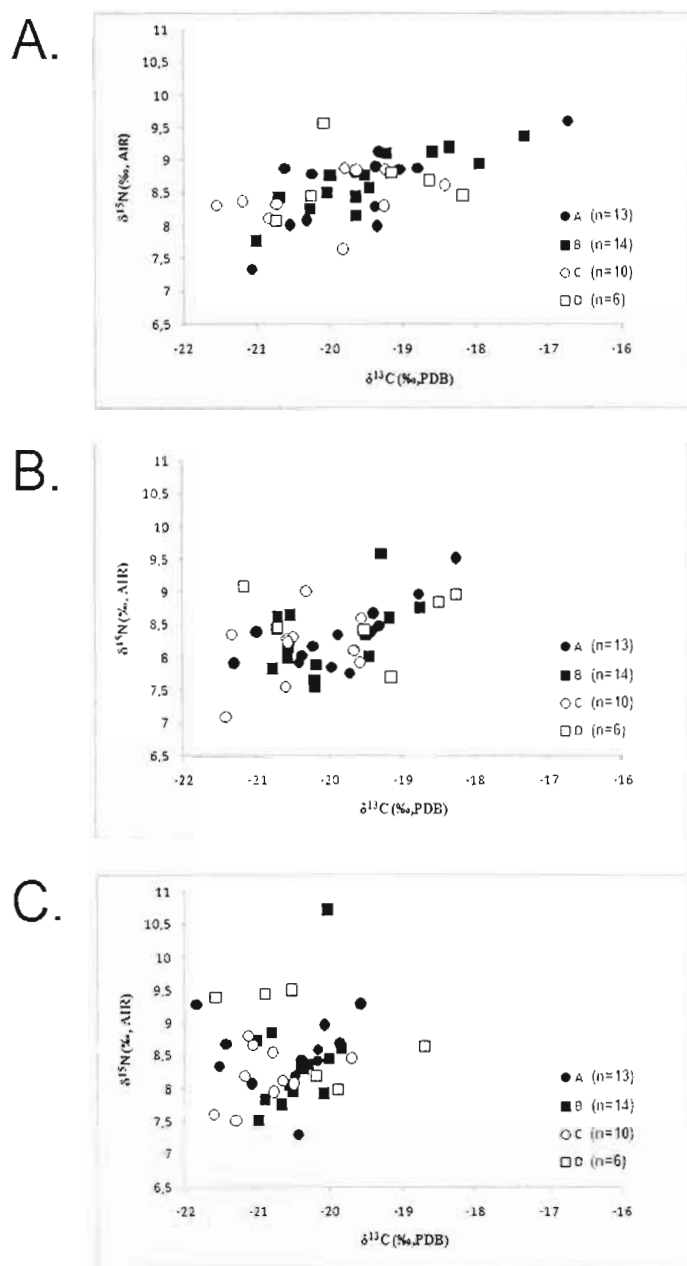


**Figure 1.1** Ring-billed gulls departing from a same enclosure temporal ( $K(t)$ ) or directional ( $K(t)$  divided) aggregation, based on Ripley  $K$  functions values for A. Long flights' time of departure B. Long flights' bearing C. Short flights' time of departure D. Short flights' bearing. Solid line represents the function. Dashed lines are 0.025 and 0.975 quantiles from 1 000 Monte Carlo permutations. The time lags are from 0.01666 min to 1.01666 min intervals in increment of 0.1666 min. Above the dashed lines departures are clustered, between they are random and below they are evenly distributed.



**Figure 2.1** Ring-billed gulls departing between 0500H and 0600H from a same enclosure temporal ( $K(t)$ ) aggregation, based on Ripley  $K$  functions values for A. Long flights' time of departure B. Short flights' time of departure. Solid line represents the function. Dashed lines are 0.025 and 0.975 quantiles from 1 000 Monte Carlo permutations. The time lags are from 0.01666 min to 1.01666 min intervals in increment of 0.1666 min. Above the dashed lines departures are clustered, between they are random and below they are evenly distributed.

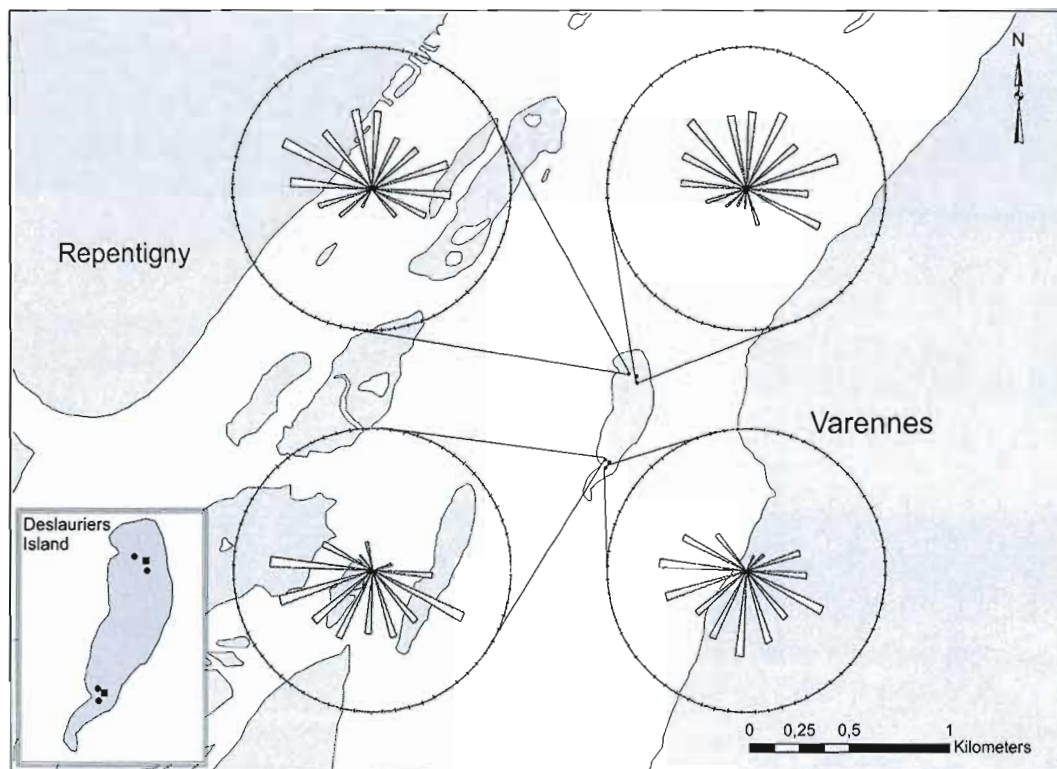
There was no effect of the nest location within the colony on the isotopic signature of the feathers of chicks for either  $\delta^{13}\text{C}$  (repeated-measures ANOVA:  $F_{1,38}=0.190$ ,  $P=0.665$ ) or  $\delta^{15}\text{N}$  ( $F_{1,38}=0.377$ ,  $P=0.543$ ). There were no significant differences between enclosures for  $\delta^{13}\text{C}$  ( $F_{2,38}=1.659$ ,  $P=0.204$ ), but a weak one for  $\delta^{15}\text{N}$  ratios ( $F_{2,38}=3.278$ ;  $P=0.049$ ). A contrast test revealed that the difference was caused by one of the south enclosures. The isotopic signatures found in the different portions of the primary feathers differed which suggests that the food fed to chicks changed during the rearing period or that endogenous nutrient sources from the eggs could interfere at the first growth stages ( $\delta^{13}\text{C}$ :  $F_{2,76}=25.530$ ,  $P=<0.0001$ ;  $\delta^{15}\text{N}$ :  $F_{1,6,61.6}=4.105$ ,  $P=0.0285$ ; Fig.3.1).



**Figure 3.1** C (x axis) and N (y axis) ratios distribution for the 4 enclosures at 3 growth stage: A. Beginning of primary feather growth period B. Middle of primary feather growth period C. Latest feather growth period. Filled symbols are the north and open symbols are for south enclosures. A,B,C,D are the four enclosures. Numbers of samples analyzed are indicated in parentheses.

### 1.4.3 Social information use at the scale of the colony

The vanishing bearing of long flights differed according to the location of the nests in the colony (Fig.4.1 and Table 2.1). There was a significant difference between the two enclosures of the north end of the colony but this difference is of lesser biological importance than the striking difference recorded between north and south colony positions.



**Figure 4.1** Distributions of vanishing bearings of long flights recorded for Ring-billed Gulls leaving the Deslauriers colony within four enclosures, two in the north and two in the south of the colony. The length of white bars represents the number of departures in the given bearing. In the inset map, the location of the blinds and the enclosures are shown by squares and circles, respectively.



**Table 2.1** Variation explained by comparing vanishing bearings distributions of long flights of Ring-billed Gulls according to the location of the nests in the colony of Deslauriers Island in 2009.

Variation source	G value	Degrees of freedom	Variation explained (%)	P value
All enclosures	385.48	15	100	<0.0001
Island ends	337.70	15	87.6	<0.0001
North enclosures	28.2	15	7.3	0.02
South enclosures	19.58	15	5.1	0.19

The daily mean bearings of the short flights were highly correlated with the long flights mean vanishing bearings ( $CC=0.97$ , test statistic=4.79,  $P= <0.0001$ ).

GPS tracking revealed that gulls landed on the shore of the island or on surrounding water (< 300 m) when departing the colony in 61 of the 131 tracked flights (47%) that eventually resulted in a foraging trip. These flights would have been characterized as short flights from the observation blinds. The trips resulting from these stopovers on shore or water had the same characteristics than those originating directly from the colony (Number of visited sites:  $W=2113.5$ ,  $P=0.91$ ; Maximal distance:  $W=2014$ ,  $P=0.58$ ; Sinuosity index:  $W=2042$ ,  $P=0.67$ ).

## 1.5 Discussion

Our goal was to explore whether a large colony of Ring-billed gulls provide a rich source of social information. We explored a potential value of information through the existence of unpredictability about the location of feeding places. We searched for reliable social information cues at the colony other than those that could be acquired by observing parental feeding behaviour, and we tested whether colony members used social information

at the nest site. Here, we will discuss the uncertainty in food location to show that there is a need for social information use. We will demonstrate that there is social information that could serve for information use as there are social information cues available and we will describe how cues can be used in the gull colony.

### *1.5.1 Uncertainty in food location*

We have demonstrated through detailed observations of birds nesting in a large colony that vanishing bearings, although consistent within enclosures, changed over days of the rearing period. This was not a consequence of wind direction as found by Evans & Welham (1985). So, we can assume the birds flew in different bearings in order to exploit food sources in different locations. Moreover, there was no correlation in these vanishing bearings on the next day of observation from a given enclosure which means that the bearing taken the next day cannot be predicted from vanishing bearings the previous day and hence uncertainty in food location. Gulls in the Québec portion of the St-Lawrence River feed their young with human produced garbage, arthropods, earthworms, fish and small mammals (Brousseau, Lefebvre & Giroux, 1996). These should be uncertain food sources except for earthworms, whose presence is strongly associated with rainfall, and for landfills. Given that we did not collect data on rainy days, our results should not be affected by the sporadic yet predictable availability of earthworms on rainy days. Moreover, Thiériot (*unpublished data*) found that the deterrent programs implemented at the two closest landfills (8 and 37 km) were effective in restricting access to gulls. This was also supported by Patenaude-Monette (*unpublished data*) who found that landfills were not highly exploited and that Ring-billed gulls were not apparently selecting specific habitat types to forage in. If food sources were predictable, gulls would be expected to specialize on these specific sources and neglect uncertain ones.

The sinuosity of trips by GPS tracked birds decreased throughout the rearing season. In the first days after hatching, gulls chicks are mainly fed with insects before being fed with larger food items as they grow (Brousseau, Lefebvre & Giroux, 1996), which is supported by an effect of the growth stage on feather isotopes even considering there is a possible effect of endogenous nutrients. These feeding constraints during the first

growth stages are limiting the food resources that can be exploited and thus force the gulls to feed on less predictable food. Later in the rearing period, gulls face fewer constraints in food types, but have to increase their foraging efficiency to meet increasing chick needs. A predicted consequence of social information use is an increased feeding efficiency (Valone, 2007). Thus chick feeding needs increase the need to decrease the uncertainty concerning food location and hence favours social information use.

### *1.5.2 Social information cues availability*

We found from the GPS tracked birds that reliable information cues were available through flight bearings and flight trip characteristics. Gulls' leaving bearing was highly correlated with the bearing of visited sites, which means the bearing of a gull departing from the colony can be used to infer the bearing of the feeding sites. Our observed distributions of daily vanishing bearings show directionality, most gulls find their food in a same bearing and their vanishing bearing could indicate to others where the most abundant food sources at that time can be found.

Even though we cannot ensure that all visited sites were actually feeding sites due to GPS data interpretation limitations, the high food requirements during the chick rearing period should call for feeding efficiency and thus most visited sites should be related to feeding. Thus, the number of sites visited should be an indicator of the feeding success. We found that flight sinuosity increased when numerous sites were visited, which suggests that gulls did not exploit opportunistically encountered patches en route to another. Visiting numerous sites means that the birds were actually searching for sites, that they likely did not meet food requirements at their first stop and that they had to find other sites. Visiting numerous sites implies flying and so increased food searching energy costs. We cannot say whether any cues at the colony could help discriminate successful individuals (visiting few sites) from unsuccessful ones (visiting numerous sites). But to follow randomly any gull leaving the colony leads to 50% chances to find food at one site and 75% to find food at one or two sites, gulls can get high probabilities to access food. Thus gulls could use the information available about the location of food sources without detecting the success of gull they would follow.

### *1.5.3 Social information use*

We assumed there was a high potential for social information use in the vicinity of the nest and thus searched for social information use associated with behaviour at the nest site. Gulls were not leaving an enclosure in either temporal or directional aggregates, which means they were not exploiting information from their neighbours. Also, as they were not leaving in groups at the first hour after dawn, we can reject Barta & Giraldeau's (2001) prediction that in an information centre, most information exchange should occur only during the very first flights of the day. The lack of grouping in time implies that nest neighbours were not following other knowledgeable nest neighbours. The lack of grouping in bearings implies they were not observing the bearings of departure of nest neighbours to leave in the same bearings. Moreover, they did not follow colony members' mean bearing of departure that they could have observed from the nest. Most individuals leaving during a given time interval should have navigated in the same mean leaving bearing of other colony members and so would have caused some clumping at least spatially if not temporally.

The reason why nest neighbours did not follow each other may be linked to a number of constraints about being at the nest site that have been generally overlooked up until now. Over the course of the rearing period, herbaceous vegetation growth was considerable and could easily have constrained the extent to which a gull on the ground could follow the vanishing bearing of another bird. In addition, an individual at the nest is not free to leave and follow an apparently successful individual exactly at the moment that individual leaves the colony. The reason being that nest partners' must relay each other at parental care to the chicks. An adult stays at the nest for parental care 99.9% of the time during pre-hatch period and 82% of the time after hatching (Dulude, Baron & McNeil, 1987) and chicks can get attacked by neighbours of adjacent nest territories when left unattended (Ryder, 1993). A parent, therefore, must wait for the return of its mate before leaving the colony, and this time does not necessarily coincide with the presence of social information.

There was no social information use observed at the nest but our results suggest that information exchange could have occurred elsewhere in the colony. The strong correlation

between the daily mean bearings of short and long flights means that gulls that flew to the water or shore along the island, flew in the same mean bearing as those departing on long flights. The short flights could be related to preening or resting periods, but this would also be an effective strategy to assess information available from long flights without the constraints and visual impediments at the nest. Half of long flights were preceded by a stopover on the beach or the shore. Those would have been noted as short when observed visually from the hides. Other animals have been observed to exchange information in aggregations in the periphery of the colony. For instance, Guanay cormorants (*Phalacrocorax bougainvillii*) group in rafts that serve as indicators of the bearing of food sources (Weimerskirch & al., (2010). The short flights that we observed could play a similar role by grouping individuals in a place that affords a better view of departing and returning gulls. We found that direct long flights and those preceded by a stopover on the water or the shore had the same characteristics in terms of number of sites visited, travelling distance, and sinuosity. If knowledgeable individuals performed long flights, while unknowledgeable ones performed long flights preceded by a stopover, it would mean that unknowledgeable gulls leaving the colony from water or shore would have been able to get social information and perform as well as a knowledgeable one. Thus there could be social information use at the water or the shore and this question needs to be addressed in future studies.

The gulls' vanishing bearings differed according to the location of the nest in the colony. This spatial organization of foraging on the colony is reminiscent of observations reported by Prévôt-Julliard & Lebreton (1999) for a Black-headed Gull (*Larus ridibundus*) colony. They found the relationship between feeding grounds and breeding sector was stronger for gulls eating in a ploughed field than for the ones going to the landfill. The landfill was highly predictable in their study, while the ploughed field was ephemeral (few hours) suggesting that foraging on ephemeral food sources favours spatial organization at the colony. This supports our claim that Ring-billed gull food sources were uncertain. The behaviours and factors that could create spatial organization are multiple (Prévôt-Julliard & Lebreton, 1999). It is likely to be linked with social information use as the spatial relationship between feeding sites and nesting site on the colony is increased by the uncertainty of food sources.

Even though there was no information use at the nest in the colony, the birds behaved consistently with the use of uncertainly located food sources. We noted the presence of a reliable information signal, namely vanishing bearings, information that was not used at the nest but could have been obtained from the shore or water around the colony. The spatial organization within our colony suggests that social information may be used. Our results therefore confirm that conditions of information exchange exist in the colony, however, it is unlikely to occur at the nest position and researchers are urged to consider the possibility of information transfer at the beach or the shore.

## CONCLUSION

Nous avons déterminé qu'il y avait de l'information sociale accessible par l'observation des caractéristiques de vol des individus quittant la colonie dans une colonie de Goélands à bec cerclé. Nous avons également démontré que les goélands n'utilisaient pas l'information disponible depuis le nid, afin de partir en groupes ou de suivre des individus vers les sites d'alimentation. Par contre, l'information sociale pourrait tout de même être utilisée par l'entremise des vols dirigés vers la plage ou sur l'eau en bordure de la colonie.

Certains problèmes méthodologiques sont susceptibles d'avoir généré des biais dans les résultats. La présence des enclos pourrait avoir limité la visibilité des goélands et l'échange d'information. Néanmoins, nous croyons que l'effet des enclos était négligeable considérant que l'utilisation d'information sociale était vérifiée à l'échelle des nids. L'échange d'information se serait produit entre voisins immédiats où les régurgitations des adultes et le comportement des jeunes étaient observables. Aussi, comme les enclos encerclaient un grand nombre de nids, une diminution de la visibilité aurait probablement favorisé l'utilisation d'information disponible par l'observation de voisins à l'intérieur de l'enclos. Nous avons également constaté que de nouveaux nids étaient initiés à l'intérieur des enclos après leur installation, ce qui semble indiquer que les goélands n'étaient pas perturbés par les enclos. Aussi, grâce au suivi GPS d'individus ne provenant pas des enclos, notre étude s'est basée également sur des comportements qui n'ont pu être modifiés par la présence des enclos.

Un autre inconnu était la fonction des arrêts aux sites visités lors de l'interprétation des données GPS. Nous ne pouvions avoir la certitude que ces sites ont été visités pour l'alimentation. Par contre, considérant la forte demande alimentaire des jeunes en croissance, il est peu probable qu'un goéland revienne à la colonie sans nourriture. Aussi, la grande proportion des goélands qui ne visitaient qu'un ou deux sites, semble appuyer ce besoin d'efficacité.

Lors de l'analyse des trajets, nous avons vérifié la corrélation entre la direction des individus au-delà de 300m autour de la colonie et la direction des sites visités. Puisque les localisations étaient prises toutes les 4 minutes, la direction de départ n'était pas calculée à une distance constante de la colonie. Lors de nos observations et du traitement des données GPS, nous avons constaté que les goélands volent généralement de façon rectiligne d'un

point à un autre et il en va de même lorsqu'ils quittent la colonie. Une localisation proche de la colonie pourrait moins bien représenter la direction empruntée par un goéland si ce dernier n'est pas encore complètement aligné sur sa trajectoire. À l'opposé, une localisation éloignée pourrait faussement augmenter la corrélation avec les sites visités, car le goéland s'approche de sa destination. Dans la plupart des cas, la distance de la première localisation était de 1,3 km, ce qui représente une distance équivalente à celle à laquelle les directions de départ étaient notées depuis la tour d'observation. Aussi, comme les distances faibles risquent de diminuer la corrélation et les grandes l'augmenter, ces deux biais s'équilibrent et ne devraient pas être suffisamment importants pour fausser les conclusions, surtout considérant le coefficient de corrélation très élevé obtenu.

Bien que nous n'ayons pas pu démontrer l'utilisation d'information sociale, nos résultats pourront avoir des impacts sur la compréhension que nous avons des colonies de reproduction. Nous avons trouvé que les aires d'alimentation sont liées aux sites de nidification, comme ce qui avait été démontré par Prévôt-Julliard et Lebreton (1999). Notre colonie se divise en deux groupes qui cherchent leur nourriture sur des territoires spécifiques. Peu d'études ont cherché le lien entre les sites d'alimentation et la position du nid dans des colonies de reproduction (Benoit, Desgranges et McNeil, 1993; Spear, 1993; Prévôt-Julliard et Lebreton, 1999; Yorio et al., 2004). Dans la plupart des études où l'on traite de l'utilisation d'information sociale, on considère une colonie comme un tout homogène, ce qui est inapproprié (Prévôt-Julliard et Lebreton, 1999). Dans une colonie de Goélands à bec cerclé, Evans (1982), avait trouvé un groupement des directions de départ des oiseaux quittant la colonie. Il n'a cependant pas tenu compte de l'endroit de la colonie d'où partaient les oiseaux. À la lumière de nos résultats, il faudrait envisager la présence d'organisation spatiale sur cette colonie. Le groupement des directions de départ à l'échelle de la colonie étudiée par Evans (1982) pourrait être l'artefact de départs journaliers orientés, combinés à une organisation spatiale. Nous ne pouvons rejeter les interprétations originales de cette étude, mais nos résultats soulèvent un doute à savoir si l'organisation spatiale des individus sur la colonie pourrait expliquer le groupement observé par Evans (1982). Nous devons donc porter un regard nouveau sur les travaux antérieurs faits sur les colonies de reproduction et considérer l'organisation spatiale lors d'études futures qui seront faites sur des colonies d'oiseaux.



Cette compréhension accrue du fonctionnement des colonies de reproduction par l'organisation spatiale pourra avoir des impacts sur la gestion du goéland à bec cerclé, mais aussi sur celle d'autres espèces coloniales. Le Goéland à bec cerclé est une espèce parfois qualifiée de surabondante en raison des impacts négatifs pouvant affecter les populations humaines et les autres espèces aviaires (Blokpoel et Tessier, 1986; Parnell et al., 1988; Belant, 1997). Par contre, la surabondance du Goéland à bec cerclé n'est pas démontrée (Blokpoel et Tessier, 1986; Southern, 1987; Blokpoel et Tessier, 1988; Southern, 1988). Il est vrai que le Goéland à bec cerclé a su s'adapter à ce nouveau milieu et profiter des avantages de l'urbanisation, comme plusieurs autres espèces animales généralistes (Blokpoel et Tessier, 1986; Belant, 1997; Conover et Conover, 2003; DeStefano et DeGraaf, 2003; Sorace et Gustin, 2009). Nos résultats permettent de guider la gestion des oiseaux se reproduisant en colonies, afin de réduire l'abondance des individus pour des espèces coloniales jugées nuisibles ou encore de repérer des problèmes de diminution des effectifs chez des espèces ayant un statut de conservation.

Afin de réduire l'abondance des oiseaux à des sites spécifiques où ils posent problème, les oiseaux peuvent être déplacés ou leur nombre peut être réduit par une augmentation de la mortalité (Goodrich et Buskirk, 1995). Il est possible d'abattre des adultes et des jeunes (Bosch et al., 2000; Guillemette et Brousseau, 2001; Finney et al., 2003) ou encore de diminuer la natalité en agissant sur les œufs et les nids (Ickes, Belant et Dolbeer, 1998). Si l'on souhaite contrôler une espèce d'oiseau coloniale comme le Goéland à bec cerclé, qui pose problème à des sites spécifiques au cours de la période de reproduction, nos résultats indiquent qu'il faut tenir compte de l'endroit où nichent ces oiseaux. Il faut non seulement cibler la colonie d'où ils proviennent, mais aussi cibler l'endroit où ils nichent sur la colonie. En agissant localement sur la colonie, il est possible de réduire les impacts négatifs sur les autres individus et de réduire les coûts associés aux mesures de gestion puisqu'en général, ces mesures doivent être répétées annuellement (Christens et Blokpoel, 1991; Guillemette et Brousseau, 2001). Par contre, nous ne savons pas comment s'adaptent les individus nichant ailleurs sur la colonie. Soit ils laisseraient le territoire d'alimentation laissé vacant inexploité, soit ils adaptent leur comportement pour l'exploiter. Nos résultats pourront contribuer à concevoir des mesures de gestion d'espèces problématiques, mais les effets réels de mesures de gestion appliquées en lien avec l'organisation spatiale devront être étudiés.

Aussi, comme notre étude ne portait que sur une colonie qui est la plus grande de la région, il faudra étudier les comportements dans d'autres colonies et de plus petites tailles afin de voir s'il y a de l'organisation spatiale dans ces colonies ou à l'échelle de plusieurs colonies situées à proximité les unes des autres.

D'autre part, chez des espèces ou des populations nécessitant des mesures de conservation, la colonie pourrait refléter des changements dans la qualité des territoires où s'effectue la quête alimentaire et par conséquent servir d'indicateur de l'état des milieux exploités par l'espèce. De tels indices pourraient être précieux afin de mesurer l'impact positif d'actions posées sur les habitats d'alimentation ou afin de déterminer quelle partie du territoire de quête alimentaire est problématique.

Finalement, déterminer si l'utilisation d'information sociale est à l'origine de l'organisation spatiale permettra de mieux prévoir la réaction des goélands ou d'autres oiseaux coloniaux aux mesures de gestion, ainsi que de poser des actions plus efficaces et ciblées. Ces informations combinées aux autres connaissances sur l'espèce contribueront à adopter un plan de gestion intégrée plus efficace et adapté à la réalité du Goéland à bec cerclé.

## BIBLIOGRAPHIE

- Barta, Z. et L.-A. Giraldeau. 2001. «Breeding colonies as information centers: A reappraisal of information-based hypotheses using the producer-scrounger game». *Behavioral Ecology*, vol.12, no 2, p.121-127.
- Batschelet, E. 1981. *Circular Statistics in Biology*. London: Academic Press.
- Bayer, R. D. 1982. «How Important Are Bird Colonies as Information Centers?». *The Auk*, vol.99, no 1, p.31-40.
- Belant, J. L. 1997. «Gulls in urban environments: Landscape-level management to reduce conflict». *Landscape and Urban Planning*, vol.38, no 3-4, p.245-258.
- Belant, J. L., S. K. Ickes et T. W. Seamans. 1998. «Importance of landfills to urban-nesting herring and ring-billed gulls». *Landscape and Urban Planning*, vol.43, no 1-3, p.11-19.
- Benhamou, S. 2004. «How to reliably estimate the tortuosity of an animal's path: straightness, sinuosity, or fractal dimension?». *Journal of Theoretical Biology*, vol.229, no 2, p.209-220.
- Benoit, R., J.-L. Desgranges et R. McNeil. 1993. «Directions of arrivals of Great Blue Herons (*Ardea herodias*) at nests with large chicks near Montréal, Quebec». *Canadian journal of zoology*, vol.71, no 11.
- Blanchet, S., J. Clobert et É. Danchin (2010). «The role of public information in ecology and conservation: An emphasis on inadvertent social information». *Annals of the New York Academy of Sciences*. vol.1195, p.149-168.
- Blokpoel, H. et G. D. Tessier. 1986. «Le goéland à bec cerclé en Ontario : une nouvelle espèce problème.» *Publication hors série*. Hull, Québec: Service canadien de la faune.
- 1988. «Learning to Live with Nature: A Commendable Philosophy with Practical Limitations». *The Auk*, vol.105, no 2, p.396-397.
- Bonnie, K. E. et R. L. Earley. 2007. «Expanding the scope for social information use». *Animal Behaviour*, vol.74, no 2, p.171-181.
- Bosch, M., D. Oro, F. J. Cantos et M. Zabala. 2000. «Short-term effects of culling on the ecology and population dynamics of the yellow-legged gull». *Journal of Applied Ecology*, vol.37, no 2, p.369-385.

- Brousseau, P., J. Lefebvre et J. F. Giroux. 1996. «Diet of Ring-Billed Gull Chicks in Urban and Non-Urban Colonies in Quebec». *Colonial Waterbirds*, vol.19, no 1, p.22-30.
- Brown, C. R. et M. B. Brown. 1996. *Coloniality in the Cliff Swallow: The Effect of Group Size on Social Behavior*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Brown, C. R., B. J. Stutchbury et P. D. Walsh. 1990. «Choice of colony size in birds». *Trends in Ecology & Evolution*, vol.5, no 12, p.398-403.
- Buckley, N. J. 1996. «Food Finding and the Influence of Information, Local Enhancement, and Communal Roosting on Foraging Success of North American Vultures». *The Auk*, vol.113, no 2, p.473-488.
- 1997. «Spatial-Concentration Effects and the Importance of Local Enhancement in the Evolution of Colonial Breeding in Seabirds». *The American Naturalist*, vol.149, no 6, p.1091-1112.
- Christens, E. et H. Blokpoel. 1991. «Operational Spraying of White Mineral Oil to Prevent Hatching of Gull Eggs». *Wildlife Society Bulletin*, vol.19, no 4, p.423-430.
- Conover, M. R. et D. O. Conover. 2003. «Unrecognized Values of Wildlife and the Consequences of Ignoring Them». *Wildlife Society Bulletin*, vol.31, no 3, p.843-848.
- Dall, S. R. X., L.-A. Giraldeau, O. Olsson, J. M. McNamara et D. W. Stephens. 2005. «Information and its use by animals in evolutionary ecology». *Trends in Ecology and Evolution*, vol.20, no 4, p.187-193.
- Danchin, É., L.-A. Giraldeau, T. J. Valone et R. H. Wagner. 2004. «Public Information: From Noisy Neighbors to Cultural Evolution». *Science*, vol.305, no 5683, p.487-491.
- Danchin, É. et R. H. Wagner. 1997. «The evolution of coloniality: The emergence of new perspectives». *Trends in Ecology and Evolution*, vol.12, no 9, p.342-347.
- Deniro, M. J. et S. Epstein. 1981. «Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals». *Geochimica et Cosmochimica Acta*, vol.45, no 3, p.341-351.
- DeStefano, S. et R. M. DeGraaf. 2003. «Exploring the ecology of suburban wildlife». *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol.1, no 2, p.95-101.
- Dulude, A.-M., G. Baron et R. McNeil. 1987. *Role of male and female Ring-billed Gulls in the care of young and territorial defense*. Ottawa, Canada: National Research Council of Canada.
- 1987. «Role of male and female Ring-billed Gulls in the care of young and territorial defense». *Canadian Journal of Zoology*, vol.65, no 6, p.1535-1540.

- Erwin, R. M. 1978. «Coloniality in Terns: The Role of Social Feeding». *The Condor*, vol.80, no 2, p.211-215.
- Evans, R. M. 1982. «Foraging-Flock Recruitment at a Black-Billed Gull Colony: Implications for the Information Center Hypothesis». *The Auk*, vol.99, no 1, p.24-30.
- Evans, R. M. et C. V. J. Welham. 1985. «Aggregative mechanisms and behavior in ring-billed gulls departing from a colony». *Canadian Journal of Zoology*, vol.63, p.2767-2774.
- Finney, S. K., M. P. Harris, L. F. Keller, D. A. Elston, P. Monaghan et S. Wanless. 2003. «Reducing the density of breeding gulls influences the pattern of recruitment of immature Atlantic puffins *Fratercula arctica* to a breeding colony». *Journal of Applied Ecology*, vol.40, no 3, p.545-552.
- Galef, B. G. et L.-A. Giraldeau. 2001. «Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions». *Animal Behaviour*, vol.61, no 1, p.3-15.
- Goodrich, J. M. et S. W. Buskirk. 1995. «Control of Abundant Native Vertebrates for Conservation of Endangered Species». *Conservation Biology*, vol.9, no 6, p.1357-1364.
- Gotelli, N. J. et A. M. Ellison. 2004. *A Primer of Ecological Statistics*. Sunderland, Massachusetts, U.S.A.: Sinauer Associates, Inc.
- Guillemette, M. et P. Brousseau. 2001. «Does Culling Predatory Gulls Enhance the Productivity of Breeding Common Terns?». *Journal of Applied Ecology*, vol.38, no 1, p.1-8.
- Iacovides, S. et R. M. Evans. 1998. «Begging as graded signals of need for food in young ring-billed gulls». *Animal Behaviour*, vol.56, no 1, p.79-85.
- Ickes, S. K., J. L. Belant et R. A. Dolbeer. 1998. «Nest Disturbance Techniques to Control Nesting by Gulls». *Wildlife Society Bulletin*, vol.26, no 2, p.269-273.
- Jammalamadaka, S. R. et A. SenGupta. 2001. *Topics in Circular Statistics*. Singapore: World Scientific.
- Knoff, A. J., S. A. Macko, R. M. Erwin et K. M. Brown. 2002. «Stable Isotope Analysis of Temporal Variation in the Diets of Pre-Fledged Laughing Gulls». *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, vol.25, no 2, p.142-148.
- Lack, D. 1968. «Ecological adaptations for breeding in birds». *Methuen*.
- Lajtha, K. et R. H. Michener. 1994. *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Oxford, U.K.: Blackwell scientific publications.

- Manly, B. F. J. 1997. *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology*. 2<sup>e</sup> édition. «Texts in Statistical Science Series». Laramie, Wyoming, USA: Chapman & Hall.
- Marcoux, M., G. Larocque, M. Auger-Méthé, P. Dutilleul et M. M. Humphries. 2010. «Statistical analysis of animal observations and associated marks distributed in time using Ripley's functions». *Animal Behaviour*, vol.80, no 2, p.329-337.
- Michener, R. H. et D. M. Schell. 1994. «The use of stable isotopes in tracing marine aquatic food webs». In *Stable isotopes in ecology and environmental science*. K. Lajtha and R. H. Michener. p.138-157. London, Blackwell.
- Mock, D. W., T. C. Lamey et D. B. A. Thompson. 1988. «Falsifiability and the Information Centre Hypothesis». *Ornis Scandinavica*, vol.19, no 3, p.231-248.
- Morand-Ferron, J., B. Doligez, S. R. X. Dall, S. M. Reader, D. B. Michael et M. Janice. 2010. «Social Information Use». In *Encyclopedia of Animal Behavior*. p.242-250. Oxford, Academic Press.
- Parnell, J. F., D. G. Ainley, H. Blokpoel, B. Cain, T. W. Custer, J. L. Dusi, S. Kress, J. A. Kushlan, W. E. Southern, L. E. Stenzel et B. C. Thompson. 1988. «Colonial Waterbird Management in North America». *Colonial Waterbirds*, vol.11, no 2, p.129-169.
- Pöysä, H. 1992. «Group Foraging in Patchy Environments: The Importance of Coarse-Level Local Enhancement». *Ornis Scandinavica*, vol.23, no 2, p.159-166.
- Prévôt-Julliard, A.-C. et J.-D. Lebreton. 1999. «Spatial organization of foraging within a Black-headed Gull *Larus ridibundus* colony». *Ibis*, vol.141, p.144-149.
- Richner, H. et P. Heeb. 1995. «Is the information center hypothesis a flop?». *Advances in the Study of Behavior*, vol.24, p.1-45.
- 1996. «Communal life: Honest signaling and the recruitment center hypothesis». *Behav. Ecol.*, vol.7, p.115-119.
- Ryder, J. P. 1993. «Ring-Billed Gull». In *The Birds of North America*. D.C. A. Poole, P. Stettenheim and F. Gill. Philadelphia The Academy of Natural Sciences and American Ornithologists' Union, Washington, vol. 33.
- Sorace, A. et M. Gustin. 2009. «Distribution of generalist and specialist predators along urban gradients». *Landscape and Urban Planning*, vol.90, no 3-4, p.111-118.
- Southern, L. K. et W. E. Southern. 1979. «Absence of Nocturnal Predator Defense Mechanisms in Breeding Gulls». *Proceedings of the Colonial Waterbird Group*, vol.2, p.157-162.

- Southern, W. E. 1987. «Review of The Ring-billed Gull in Ontario: a review of a new problem species. H. Blokpoel and GD Tessier. 1986. Can. Wildl. Serv. Occas. Pap. 57». *The Auk*, vol.104, no 2, p.359-361.
- 1988. «Response to H. Blokpoel and G. D. Tessier». *The Auk*, vol.105, no 2, p.398.
- Spear, L. B. 1993. «Dynamics and effect of western gulls feeding in a colony of guillemots and Brandt's cormorants». *Journal of animal ecology*, vol.62, no 3.
- Valone, T. J. 2007. «From Eavesdropping on Performance to Copying the Behavior of Others: A Review of Public Information Use». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol.62, no 1, p.1-14.
- Verreault, J., R. J. Letcher, D. C. G. Muir, S. Chu, W. A. Gebbink et G. W. Gabrielsen. 2005. «New organochlorine contaminants and metabolites in plasma and eggs of glaucous gulls (*Larus hyperboreus*) from the Norwegian Arctic». *Environmental Toxicology and Chemistry*, vol.24, no 10, p.2486-2499.
- Waltz, E. C. 1982. «Resource Characteristics and the Evolution of Information Centers». *The American Naturalist*, vol.119, no 1, p.73-90.
- Ward, P. et A. Zahavi. 1973. «The Importance of Certain Assemblages of Birds as "Informations-Centres" for Food-Finding». *Ibis*, vol.115, no 4, p.517-534.
- Weimerskirch, H., S. Bertrand, J. Sylva, J. C. Marques et E. Goya. 2010. «Use of Social Information in Seabirds: Compass Rafts Indicate the Heading of Food Patches». *PLoS ONE*, vol.5, no 3.
- Wittenberger, J. et J. Hunt. 1985. *The adaptive significance of coloniality in birds*. «Avian Biology». New York: Academic Press.
- Yorio, P., F. Quintana, A. Gatto, N. Lisnizer et N. Suárez. 2004. «Foraging Patterns of Breeding Olrog's Gull at Golfo San Jorge, Argentina». *Waterbirds*, vol.27, no 2, p.193-199.