

## PROGRAMME ECOPATH 1151

# Circulation d'agents infectieux dans les populations de vertébrés coloniaux des terres australes : surveillance, compréhension et implications pour la gestion

**THIERRY BOULINIER**  
thierry.boulinier@cefe.cnrs.fr  
Centre d'Écologie  
Fonctionnelle et Évolutive,  
UMR 5175 CNRS-  
Université Montpellier,  
Montpellier

**AMANDINE GAMBLE**  
amandine.gamble@cefe.  
cnrs.fr  
Centre d'Écologie  
Fonctionnelle et  
Évolutive, UMR 5175  
CNRS-Université  
Montpellier, Montpellier

**JÉRÉMY TORNOS**  
jeremytornos@yahoo.fr  
Centre d'Écologie  
Fonctionnelle et  
Évolutive, UMR 5175  
CNRS-Université  
Montpellier, Montpellier

**ROMAIN GARNIER**  
rg535@cam.ac.uk  
Department of  
Veterinary Medicine,  
Disease Dynamics  
Unit, University of  
Cambridge, Cambridge,  
Grande-Bretagne

Les objectifs du programme ECOPATH 1151 concernent différentes questions liées à la circulation d'agents infectieux dans les populations de vertébrés coloniaux des terres australes. Les dynamiques éco-épidémiologiques sont étudiées en combinant différentes approches. Les questions ont des implications à la fois fondamentales, sur l'évolution du système immunitaire, mais aussi appliquées. Au sein de l'île d'Amsterdam, où des mortalités récurrentes de milliers de poussins d'albatros à bec jaune impliquent un agent infectieux, un vaccin est testé et le rôle des différentes espèces dans le maintien des épidémies est exploré. Les labbes subantarctiques se sont révélés fortement exposés à l'agent du choléra aviaire et leurs mouvements et interactions trophiques avec les rats peuvent contribuer à sa dissémination. Les travaux portent aussi sur les agents infectieux transmis par les tiques, abondantes dans certaines des colonies et dont la dispersion est contrainte par l'écologie de leurs hôtes. Les conséquences pour la mise en place de suivis éco-épidémiologiques sont étudiées.

*The objectives of program ECOPATH 1151 relate to the circulation of infectious agents in vertebrate populations of southern polar areas. Eco-epidemiological dynamics are studied by combining different approaches, from field observations and experiments to laboratory analyses and modeling. The questions have basic and applied implications, from the evolution of the immune system to the control of deleterious infectious diseases threatening wild populations. Within Amsterdam Island, where recurrent massive die-offs of nestlings of the yellow-nosed albatross have been recorded, a vaccine is tested and the role of the local breeding species in disease maintenance is explored. Scavenging and predatory subantarctic skuas prove highly exposed to the agent of avian cholera and their movements and interactions with rats are likely to contribute to disease spread. At larger scales, research is notably focused on dispersal of tick-borne disease agents. Consequences for setting up disease surveillance programs are also explored.*

Figure 1a - Colonie d'albatros à bec jaune dans la falaise d'Entrecasteaux, île d'Amsterdam.



## 1.

### CONTEXTE ET OBJECTIFS DU PROGRAMME ECOPATH

La description et la compréhension des facteurs qui affectent la circulation d'agents infectieux dans les populations animales sont importantes d'un point de vue fondamental, mais aussi appliqué<sup>1</sup>. Les populations de vertébrés sauvages des zones Subantarctique et Antarctique sont de plus en plus sujettes à des menaces infectieuses, en plus d'autres menaces environnementales. Il est primordial de disposer de données de base sur l'état éco-épidémiologique de ces systèmes, mais aussi de comprendre les processus sous-jacents à leurs dynamiques. Les populations de vertébrés se reproduisant en colonies sont particulièrement importantes à étudier dans ce contexte car elles peuvent subir des épisodes de mortalités pouvant atteindre des centaines voire des milliers d'individus et elles sont distribuées en unités discrètes, les colonies. La transmission d'agents infectieux au sein de et entre ces colonies peut être affectée par différents processus complexes (Figure 1a). Dans ce contexte, le programme Ecopath 1151 a pour objectif d'étudier comment la dispersion à grande échelle et les interactions locales entre hôtes et parasites peuvent affecter la circulation d'agents infectieux et ses conséquences possibles sur les populations d'hôtes.

#### AGENTS INFECTIEUX

Organismes capables de provoquer des maladies chez l'être vivant (encore appelé hôte) qu'ils infectent. Cette capacité est appelée pouvoir pathogène (qui provoque la maladie)

#### ANALYSES SÉROLOGIQUES

Analyses permettant de déterminer la présence et le taux d'anticorps spécifiquement dirigés contre un antigène donné, généralement un agent infectieux d'intérêt

#### GPS-UHF

Appareil GPS permettant l'acquisition de coordonnées GPS et leur transmission par ondes radio à une station via une antenne déployée temporairement sur le terrain

Dans ce but, les travaux menés combinent :

- des analyses de laboratoire sur des échantillons prélevés sur le terrain dans le cadre de suivis à des échelles intra- et inter-annuelles dans un contexte spatialisé,
- la conduite d'expérimentations de terrain
- le développement de modèles théoriques.

L'acquisition de données et d'échantillons par le programme est coordonnée avec les activités de suivis déjà conduites dans des sites clefs par d'autres programmes scientifiques de l'IPEV, dont le programme Ornithoeco 109 mené par le Centre d'études biologiques de Chizé (CEBC). D'ailleurs, si le programme Ecopath a débuté formellement en 2015, les travaux sur ces thématiques mis en place dès 2011 via le programme Ornithoeco et la Réserve naturelle nationale des Terres australes permettent de disposer actuellement de plusieurs années de données et d'échantillons pour un site tel que la falaise d'Entrecasteaux, sur l'île d'Amsterdam. Au laboratoire, les travaux reposent sur des techniques sérologiques<sup>2</sup> et de biologie moléculaire, mais ont aussi permis la mise au point d'un vaccin. Sur le terrain, les suivis éco-épidémiologiques menés reposent principalement sur la capture temporaire d'individus pour la réalisation de prélèvements tels qu'une prise de sang. Pour déterminer le rôle potentiel de certaines catégories d'individus dans la dissémination d'agents infectieux, des enregistreurs GPS-UHF sont posés sur certains individus. Un premier axe spécifique concerne les agents infectieux transmis directement entre individus et potentiellement responsables d'épidémies, tels que l'agent du choléra aviaire. Un second axe est développé sur les tiques et les agents infectieux qu'elles transmettent. Enfin, un dernier axe se focalise sur l'optimisation des programmes de surveillance et de gestion des dynamiques éco-épidémiologiques et des risques d'émergence de maladies infectieuses. Les travaux reposent sur une connaissance fine du fonctionnement écologique des populations d'oiseaux marins.



- Garnier et al. 2012
- Garnier et al. 2017

# 2.

## DYNAMIQUES D'EXPOSITION À L'AGENT DU CHOLÉRA AVIAIRE CHEZ LES ALBATROS À BEC JAUNES DE L'ÎLE D'AMSTERDAM ET TEST D'UN VACCIN

Dans certaines populations d'oiseaux marins, les maladies infectieuses peuvent être responsables d'événements épidémiologiques de grande ampleur (Figure 1). Sur l'île d'Amsterdam, les suivis démographiques et les observations de terrain ont révélé l'existence et la récurrence de forts épisodes de mortalités massives de poussins d'albatros à bec jaune *Thalassarche carteri* et fuligineux à dos sombre *Phoebastria fusca* et ont permis de suspecter l'implication de *Pasteurella multocida*, la bactérie responsable du choléra aviaire<sup>3</sup>. Cependant, l'étude spécifique des dynamiques éco-épidémiologiques en jeu n'a été abordée que récemment. La situation est pourtant particulièrement préoccupante car les épidémies ont un fort caractère récurrent, semblent affecter fortement la dynamique des principales populations touchées et menacent potentiellement la population en danger critique d'extinction d'albatros d'Amsterdam *Diomedea amsterdamensis*.

Une étude basée sur un échantillonnage des différentes espèces aviaires lors de la saison 2011/2012 et sur des analyses faites à partir de cadavres avait permis de confirmer la circulation de *Pasteurella multocida* sur plusieurs années et sa responsabilité dans les mortalités d'individus<sup>4</sup>.

3. Weimerskirch 2004.  
4. Travaux menés en collaboration avec le laboratoire Processus infectieux en milieu insulaire - PIMIT; Jaeger, Lebarbenchon et al., soumis



Figure 1b - Cadavres de poussins de manchots Papous suite à une épidémie sur l'île de New Island, îles Malouines, 2016.

### VACCIN AUTOLOGUE

Vaccin produit contre une souche de bactérie ou de virus spécifiquement isolée des populations cibles d'hôtes

### ÉPIDÉMIOLOGIE

Maladie affectant brutalement un grand nombre d'animaux dans une zone donnée

Cette étude avait également permis la détection (par PCR) d'*Erysipelothrix rhusiopathiae*, l'agent du rouget, dont l'impact sur les oiseaux des terres australes reste à étudier. À l'occasion de ce travail, une souche de la bactérie *Pasteurella multocida* a été isolée et, avec la participation du laboratoire CEVA BIOVAC, un vaccin autologue contre cette souche a été développé, ainsi qu'un test sérologique (SEROPAST®) permettant de quantifier spécifiquement la présence d'anticorps contre la bactérie dans des prélèvements sanguins<sup>5</sup>. Ce vaccin a notamment été développé dans le but d'évaluer la possibilité de protéger les poussins d'albatros via une vaccination des femelles reproductrices et un transfert d'anticorps maternels. Ceci pourrait idéalement permettre une protection récurrente des poussins dès leur plus jeune âge à partir de la vaccination des adultes dans la mesure où les anticorps maternels peuvent persister plusieurs semaines chez les Procellariiformes<sup>6</sup>. Les tests du vaccin chez l'albatros à bec jaune sont prometteurs pour la protection des poussins recevant une injection à environ 10 jours d'âge<sup>7</sup>. Les taux d'anticorps circulant post-vaccination chez les adultes montrent en revanche une persistance relativement faible à l'échelle inter-annuelle<sup>8</sup> (Figure 3). Cependant, un rappel vaccinal 2 ans après la primo-injection entraîne une remontée très rapide et forte de ces taux.



5. Bourret, Gamble et al., en révision  
6. Garnier et al., 2012  
7. Bourret, Gamble et al., en révision, Figure 2  
8. Gamble, Garnier et al., en révision

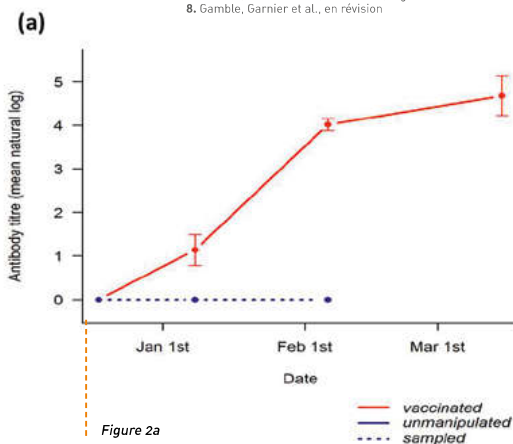


Figure 2a

Le transfert d'une quantité significative d'anticorps maternels potentiellement protecteurs pourrait ainsi être obtenu pendant plusieurs années. L'âge auquel un poussin peut être vacciné pour montrer une réponse suffisante pour être protégé d'une épidémie précoce est aussi un élément essentiel de l'optimisation du protocole de vaccination. Ceci nécessite de considérer la fréquence des épidémies, le moment de leur apparition et les dynamiques de réponse des poussins et de décroissance des anticorps maternels qu'ils peuvent avoir reçu (Figure 3). Les données acquises et en cours d'analyse permettent des réponses partielles, mais seule une étude à long terme pourra prendre en compte le caractère stochastique des processus épidémiologiques.



### STOCHASTIQUE

Processus aléatoire au cours du temps

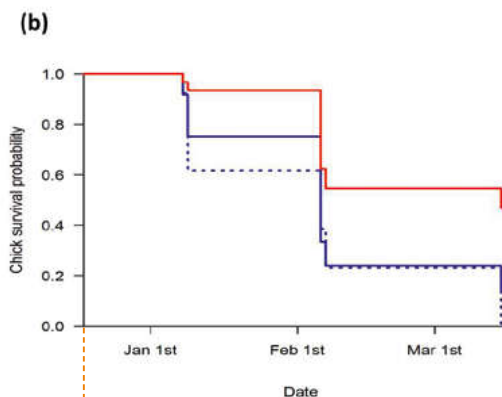


Figure 2a et 2b - Dynamiques de séroconversion et survie des poussins d'albatros à bec jaune en fonction du traitement vaccinal pendant la saison 2015-2016 : vaccinés, en rouge (n = 30) et non-vaccinés, en bleu, avec 2 groupes témoins : soit laissés totalement non-manipulés (ligne continue, n = 24), soit échantillonnés (ligne pointillée, n = 13) (Bourret, Gamble et al., en révision).



Figure 1c - Albatros à bec jaune sur son nid avec son poussin mort.

Outre un approfondissement des connaissances concernant la dynamique de la réponse immunitaire en relation avec le moment des épidémies, la disponibilité d'un vaccin contre le choléra aviaire ouvre des opportunités de gestion significatives tout en soulevant des questions éthiques importantes sur lesquelles nous comptons continuer de nous pencher. Il faut préciser que le vaccin utilisé est un vaccin inactivé, c'est-à-dire inerte et incapable de se reproduire ou d'évoluer. Comme nous le discutons en fin d'article, les stratégies possibles à mettre en place dépendent de notre compréhension de la dynamique du système, mais aussi des moyens disponibles et objectifs à considérer.



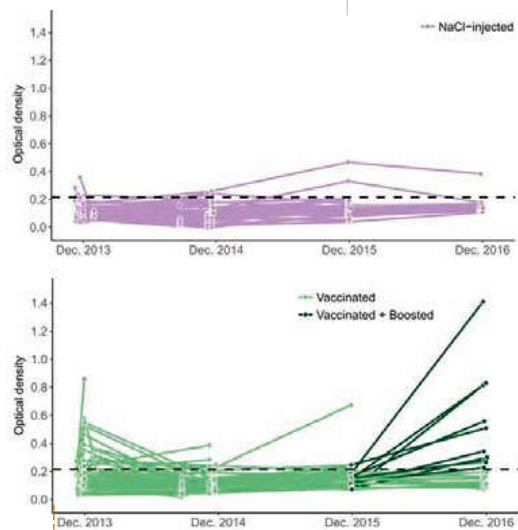


# 3.

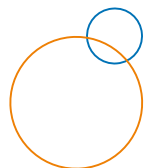
## IDENTIFICATION ET SUIVI DES INDIVIDUS SUSCEPTIBLES DE DISSÉMINER DES AGENTS INFECTIEUX

Un suivi du mouvement de deux types d'individus susceptibles de contribuer à la dissémination d'agents infectieux a été réalisé par la pose de GPS-UHF (GPS permettant l'acquisition de données de positions sans recapture via une antenne radio) :

1. des labbes reproducteurs élevant leurs poussins et se nourrissant potentiellement dans différentes colonies d'autres espèces
2. des adultes d'albatros à bec jaune en échec de reproduction qui pourraient visiter différentes zones de la colonie suite à cet échec de reproduction, comme observé chez une autre espèce d'oiseaux marins, la mouette tridactyle, sur laquelle nous avons travaillé dans l'Arctique dans le cadre d'un autre programme IPEV (Parasito-Arctique 333<sup>9</sup>).



**Figure 3a -** Réponse immunitaire des adultes d'albatros à bec jaune suite à leur vaccination et à leur exposition naturelle à l'agent du choléra aviaire *Pasteurella multocida* [violet = individus non-vaccinés ; vert clair = individus vaccinés ; vert foncé = individus ayant reçu un rappel du vaccin en 2015 ; Gamble, Garnier et al. en révision].

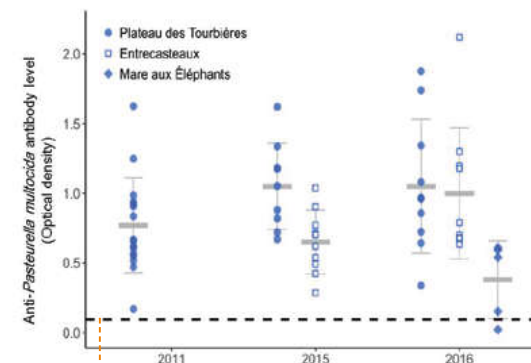


**Figure 3b**  
Albatros à bec jaune.

À ce jour, il n'a pas été mis en évidence par GPS de mouvements de prospection d'albatros en échec de reproduction entre différentes zones de la colonie mais l'analyse à une échelle spatiale plus fine est en cours. En revanche, les mouvements des labbes à ce moment de la saison indiquent un temps important passé dans les colonies d'albatros d'Entrecasteaux et sur le pourtour de l'île, mais pas sur la zone de reproduction des albatros d'Amsterdam, au plateau des tourbières<sup>10</sup> (Figure 4). Ils ne semblent pas défendre de territoires de chasse, ni être spécialisés dans la fréquentation de certaines zones d'alimentation. Ce comportement, connu chez des espèces proches, aurait pu avoir des implications en termes d'hétérogénéité de la transmission des agents infectieux. Étant donné la très forte séroprévalence (>90%) et les très forts titres en anticorps contre l'agent du choléra aviaire détectés chez les labbes échantillonnés (Figure 4a), les labbes peuvent jouer un rôle épidémiologique important dans la circulation de l'agent du choléra aviaire au sein de l'île d'Amsterdam, d'autant plus que leur alimentation inclut des poussins d'albatros à bec jaune mais aussi des rats *Rattus norvegicus* (Figure 5c). Les rats, qui s'alimentent eux-mêmes sur les poussins d'albatros à bec jaune sur la colonie d'Entrecasteaux (Figure 5a et b), sont aussi susceptibles de jouer un rôle épidémiologique clé sur l'île. Les travaux en cours et les perspectives ouvertes par ces résultats vont améliorer la connaissance du cycle annuel des interactions entre les différentes espèces, et potentiellement permettre d'expliquer le maintien de l'agent infectieux sur l'île et la dynamique des épizooties.



9. Bourret, Gamble et al. en révision  
10. Gamble, Bazire et al. en préparation



**Figure 4a -** Forts titres en anticorps anti-*Pasteurella multocida* (seuil de positif = ligne en pointillés)

# 4.

## DISPERSION DES TIQUES D'OISEAUX MARINS ET CONTRAINTES À LA CIRCULATION D'AGENTS INFECTIEUX

Dans le cas des agents infectieux qui nécessitent un vecteur pour être transmis, l'écologie des interactions hôte-parasite entre l'hôte vertébré et l'espèce vectrice est particulièrement importante à considérer. Dans ce contexte, l'étude des tiques d'oiseaux marins représente un modèle de choix à plusieurs niveaux. Sur les colonies, de fortes densités de tiques séjournent toute l'année sur les sites pour se nourrir sur leurs hôtes lors de la période de reproduction. Elles peuvent affecter le succès de reproduction des oiseaux et transmettre de nombreux virus et bactéries, tels que l'agent de la maladie de Lyme, *Borrelia burgdorferi* sensu lato (Figure 6). C'est d'ailleurs par la mise en évidence d'un transfert maternel d'anticorps contre l'agent de la maladie de Lyme de la femelle au poussin via le jaune d'œuf<sup>11</sup>, dans le cadre du programme IPEV Parasito-Arctique 333, que nous avons été amenés à nous intéresser aux implications écologiques et évolutives du transfert maternel d'immunité et à ses conséquences potentielles dans le cas de maladies affectant les poussins<sup>12</sup>.



**Figure 4b -** Mouvements de labbes subantarctiques au sein de l'île d'Amsterdam [Gamble, Bazire et al., en préparation].



11. Gasparini et al. 2001  
12. Garnier et al. 2012



**Figure 4c** - Réalisation de prélèvements et pose d'un GPS-UHF sur un labbe.



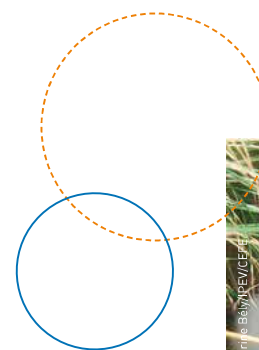
Les contraintes affectant la dispersion des tiques entre colonies d'hôtes sont un second aspect particulièrement intéressant à considérer qui va avoir des implications en termes biogéographiques mais aussi éco-épidémiologiques. La dispersion peut être facilitée ou limitée par les traits d'histoire de vie des espèces hôtes, mais aussi par ceux des espèces de tiques. L'étude de la structure génétique de leurs populations peut nous renseigner indirectement sur les mouvements des hôtes et sur leur capacité à disperser des agents infectieux<sup>13</sup>. Aux hautes latitudes, seules des tiques 'dures', du genre *Ixodes*, parasitent les oiseaux et elles ont la particularité de prendre un long repas sanguin annuel (durant plusieurs jours) qui doit plus favoriser leur dispersion entre colonies que les repas très courts (quelques minutes) pris par les nymphes et adultes des tiques 'molles', du genre *Ornithodoros*, plus présentes proche de l'équateur<sup>14</sup>. Des tiques dures ont été trouvées sur Crozet, Kerguelen et Amsterdam, mais comme prédit, nous avons aussi trouvé des tiques molles sur les îles d'Amsterdam (2013) et Saint-Paul (2015), dans l'environnement des colonies de gorfous (Figure 6). Les analyses génétiques et morphologiques menées par le laboratoire MIVEGEC<sup>15</sup> à partir de premiers échantillons soulignent la forte distinction phylogénétique de la population échantillonnée sur l'île d'Amsterdam vis-à-vis des autres populations auxquelles elle a été comparée et démontrent l'intérêt de considérer ces populations fortement isolées biogéographiquement pour des approches comparatives.



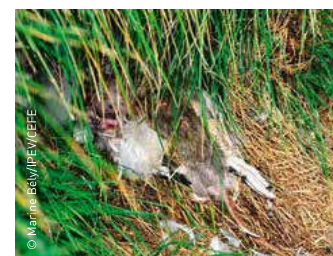
<sup>13</sup>. Boulonier et al. 2016

<sup>14</sup>. Kada et al. 2017

<sup>15</sup>. Durpraz et al. 2016



**Figure 5a et 5b** - Interactions trophiques et circulation d'agents infectieux : rats se nourrissant sur des poussins d'albatros à bec jaune dans la falaise d'Entrecasteaux (on distingue les deux yeux au centre du cercle blanc).



**Figure 5c** - Labbe subantarctique en train de se nourrir d'un rat sur la base Martin-de-Viviès.



<sup>16</sup>. Kada et al. 2017

## 5. SUIVIS DES DYNAMIQUES ÉPIDÉMIOLOGIQUES, STRATÉGIES D'ÉCHANTILLONNAGE ET AIDE À LA DÉCISION : APPROCHES DE MODÉLISATION

En parallèle des travaux de terrain, le programme contribue à développer des approches de modélisation pour aider à l'interprétation des résultats obtenus et éventuellement permettre de consolider les choix effectués en termes de stratégies de recherche et/ou de gestion. Une étude par modélisation nous a par exemple permis de faire des prédictions sur les niveaux de structurations génétiques attendues pour les populations de différentes espèces de tiques et des agents qu'elles transmettent<sup>16</sup>. Nos travaux portent aussi sur l'intérêt des stratégies d'échantillonnage sur le terrain en fonction des objectifs de compréhension des dynamiques éco-épidémiologiques et de gestion.



En éco-épidémiologie, on peut contraster les approches centrées sur la détermination de la proportion d'individus ayant été exposés à un agent infectieux (prévalence) à celles reposant sur des suivis longitudinaux, par capture-marquage-recapture, permettant l'estimation relativement directe des probabilités de transition entre les différents statuts épidémiologiques des individus, notamment de séronégatif à séropositif. Nous explorons dans quelle mesure l'intégration de telles approches peut être utile, notamment dans le cas des vertébrés coloniaux<sup>17</sup>. Dans un contexte éco-épidémiologique tel que celui de l'île d'Amsterdam, nous utiliserons la modélisation pour prédire les dynamiques démographiques et épidémiologiques susceptibles de se développer selon différents scénarios. Ceci devrait permettre d'évaluer l'intérêt de différentes stratégies d'intervention faisant notamment appel à la vaccination et/ou à l'éradication des rats, sachant que les coûts et bénéfices attendus de différentes stratégies peuvent être très contrastés.

17. Gamble, Garnier et al., en préparation



Figure 6c  
Collecte de tiques molles (Ornithodoros) sur le site de la colonie de gorfous de Saint-Paul.



Figure 6a - Tiques dures (Ixodes uriae) en bordure de la colonie de Manchots royaux de la Baie du Marin, Crozet.



Figure 6b - Tiques dures (Ixodes) sur le bec d'un poussin d'albatros à bec jaune de la colonie d'Entrecasteaux, île d'Amsterdam.

## RÉFÉRENCES

- Boulinier, T., Kada, S., Ponchon, A., Dupraz, M., Dietrich, M., Gamble, A., Bourret, V., Duriez, O., Bazire, R., Tornos, J., Tveraa, T., Chambert, T., Garnier, R. & McCoy, K.D. 2016. Migration, prospecting, dispersal? What host movement matters for infectious agent circulation? **Integrative and Comparative Biology** 56: 330-42.
- Bourret, V., Gamble, A., Tornos, J., Jaeger, A., Delord, K., Barbraud, C., Tortosa, P., Kada, S., Thiebot, J.-B., Thibault, E., Gantelet, H., Weimerskirch, H., Garnier, R. & Boulinier, T. Autogenous vaccine protects endangered albatrosses from deadly infection. En révision.
- Dupraz, M., Toty, C., Noël, V., Estrada-Pena, A., Gonzalez-Solis, J., Boulinier, T., Dujardin, J.-P. & McCoy, K.D. 2016. Linking morphometric and genetic divergence with host use in the tick complex *Ornithodoros capensis* sensu lato. **Infection, Genetics & Evolution** 46:12-22.
- Gamble, A., Garnier, R., Jaeger, A., Gantelet, H., Thibault, E., Tortosa, P., Bourret, V., Thiebot, J.-B., Delord, K., Weimerskirch, H., Tornos, J., Barbraud, C. & Boulinier, T. Dynamics of antibody levels against avian cholera after natural exposure and vaccination in albatrosses: disease ecology implications. En révision.
- Garnier, R., Ramos, R., Staszewski, V., Militão, T., Lobato, E., González-Solis, J. & Boulinier, T. 2012. Maternal antibody persistence: a neglected life history trait with implications from albatross conservation to comparative immunology. **Proceedings of the Royal Society, London B** 279: 2033-2041.
- Garnier, R., Ramos, R., Sanz-Aguilar, A., Poisbleau, M., Weimerskirch, H., Burthe, S., Tornos, J. & Boulinier, T. 2017. Interpreting ELISA analyses from wild animal samples: some recurrent issues and solutions. **Functional Ecology**, doi:10.1111/1365-2435.12942.
- Gasparini, J., McCoy, K.D., Haussy, C., Tveraa, T. & Boulinier, T. 2001. Induced maternal response to the Lyme disease spirochete *Borrelia burgdorferi* sensu lato in a colonial seabird, the Kittiwake *Rissa tridactyla*. **Proceedings of the Royal Society, London B** 1467: 647-650.
- Jaeger, A., Lebarbenchon, C., Bourret, V., Bastien, M., Lagadec, E., Thiebot, J.-B., Boulinier, T., Delord, K., Barbraud, C., Marteau, C., Dellagi, K., Tortosa, P. & Weimerskirch, H. Avian cholera outbreaks threaten albatrosses on Amsterdam Island. Soumis pour publication.
- Kada, S., McCoy, K.D. & Boulinier, T. 2017. Impact of life stage-dependent dispersal on the colonization dynamics of host patches by ticks and tick-borne infectious agents. **Parasites and Vectors** 10: 375.
- Ponchon, A., Iliszko, L., Grémillet, D., Tveraa, T. & Boulinier, T. 2017. Intense prospecting movements of failed breeders nesting in an unsuccessful breeding subcolony. **Animal Behaviour** 124:183-191.
- Weimerskirch, H. 2004. Diseases threaten Southern Ocean albatrosses. **Polar Biology** 27: 374-379.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions Henri Weimerskirch, Karine Delord et Christophe Barbraud du CEBC (UMR 7372, Chizé), Audrey Jaeger d'ENTROPIE (UMR 9220, La Réunion), Pablo Tortosa et Camille Lebarbenchon de PIMIT (UMR 9192, La Réunion), Karen McCoy et Marlène Dupraz de MIVEGEC (UMR 5290, Montpellier), et Hubert Gantelet et Éric Thibault de CEVA BIOVAC Santé Animale pour leur collaboration aux travaux. Notamment pour les campagnes de terrain, nous remercions Nicolas Giraud, Marine Bély, Romain Bazire, Vincent Bourret, Jean-Baptiste Thiebot, David Hémery et Hélène Le Berre. Le programme ECOPATH est soutenu par l'IPEV et a bénéficié d'un soutien de l'ANR (EVEMATA), de la Réserve Nationale Naturelle des Terres Australes, du Labex CEMEB, de l'OSU OREME et de la Zone Atelier Antarctique (ZATA).