HAL
open science

Réponse démographique des populations longévives aux changements climatiques : importance de la variabilité spatio-temporelle et de l'hétérogénéité individuelle.

Marie Nevoux

To cite this version:

Marie Nevoux. Réponse démographique des populations longévives aux changements climatiques : importance de la variabilité spatio-temporelle et de l'hétérogénéité individuelle.. domain_other. Université de La Rochelle, 2008. Français. NNT : . tel-00245570

HAL Id: tel-00245570

https://theses.hal.science/tel-00245570

Submitted on 7 Feb 2008

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

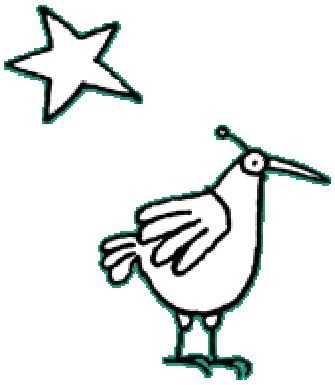
L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Université de La Rochelle
Région Poitou-Charentes
Discipline : Sciences du Vivant
Spécialité : Biologie des populations – Ecologie

Thèse présentée pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université de La Rochelle :

Réponse démographique des populations longévives aux changements climatiques : importance de la variabilité spatio-temporelle et de l'hétérogénéité individuelle.

Marie Nevoux



Thèse encadrée par Henri Weimerskirch et Christophe Barbraud,

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé – CNRS,

Soutenue publiquement le 23 janvier 2008, à La Rochelle,

devant le jury composé de :

Rapporteur	Jean-Michel Gaillard, DR, BBE - CNRS, Lyon.
Rapporteur	Marcel Lambrechts, DR, CEFE - CNRS, Montpellier.
Examinateur	Pierrick Bocher, MC, CRELA - Université de La Rochelle, La Rochelle.
Examinateur	Jaume Forcada, CR, BAS, Cambridge, Royaume-Uni.
Directeur de thèse	Henri Weimerskirch, DR, CEBC - CNRS, Chizé.
Co-directeur de thèse	Christophe Barbraud, CR, CEBC - CNRS, Chizé.

Réponse démographique des populations longévives aux changements climatiques : importance de la variabilité spatio-temporelle et de l'hétérogénéité individuelle.

Marie Nevoux – Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS

Courir au-delà des mers, c'est changer de climat mais non changer de cœur.
- Horace

Remerciements

Cette thèse a été réalisée grâce au soutien financier de la région Poitou-Charentes.
Je remercie Patrick Duncan, puis Vincent Bretagnolle de m'avoir accueilli au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CNRS) pour cette thèse.
Un grand merci à tous les fieldworkers et à l'IPEV pour le suivi à long-terme de la population d'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen, et à la famille Barbraud pour leur travail sur la population de Cigognes blanches des marais de Rochefort et Brouage.
Merci au personnel du laboratoire en général, et à l'équipe « Prédateurs marins » en particulier, d'avoir su maintenir une ambiance agréable à vivre et une émulation scientifique stimulante.

Et surtout…
Merci Henri Weimerskirch de m'avoir apporté le recul et la critique nécessaire à l'avancement de ce travail.
Merci Christophe Barbraud pour ton aide précieuse au quotidien, pour ta confiance et ton soutien réconfortant.
Merci Dominique Besson pour ton assistance sur les données, …et beaucoup plus encore.
Merci John Croxall et Jaume Forcada pour cette collaboration agréable et fructueuse sur les Albatros à sourcils noirs.
Merci Stéphanie, David, Gwen, Pierrot, Alex, Loïc, Thomas, Frankoi, Tim, Philippe pour ce plaisir de travailler ensemble, une complicité stimulante, souvent prolongée hors du labo, qui m'a porté tout au long de cette thèse.
Et puis aussi merci à vous : Karine, Jean-Baptiste, Matthieu, Fred B., Mira et Alex, Camille, Virginie, Flore et Cédric, Sophie, Marine, Léo, Victor, Oliv, Salom, Steve, Jean-Marie, Diane, Evelyse, Anne, Pascal, Roger et Coraline, Véro, Aurélie et Margot, Carole et Camille, Cécile et Seb, Sylvie… et tant d'autres encore, pour ces amitiés chizéennes qui font le charme et la douceur de cette vie d'ici.
Merci Patrick, Julien, Thomas, Christophe, Alban et Karine : quelques années brestoises qui ont porté nos vies au gré des vents d'ouest, pour une amitié chargée d'écologie et de bord de mer.
Merci aussi à vous autres edelliens d'ici et d'ailleurs, braves compagnons de fortune !
Jean-Yves Monnat, je voulais te remercier pour ce regard bleu de malice qui a su guider quelques-uns uns de mes pas jusqu'ici.
Emmanuelle Cam, ta vision percutante et passionnée m'a donné le courage d'aborder cette épreuve ; merci pour ta confiance renouvelée.
Merci à vous Béa, Domi et Sophie pour un soutien au long cours qui m'a accompagné tout au long de cette épreuve.
Merci Rodolphe pour ta complicité quotidienne qui m'a permis de partager mes doutes et mon émerveillement.

Avant-propos

Cette thèse s'appuie principalement sur la production d'articles scientifiques, présentés en annexe. Cependant, j'ai choisi de profiter de l'espace de cette thèse pour sortir du cadre strict des articles. En mettant en regard les différents résultats obtenus au cours de ces trois années d'apprentissage et de recherche, j'espère pouvoir proposer une discussion plus aboutie de mon travail. L'introduction vise à définir les différents concepts utilisés dans ce manuscrit. Un chapitre consacré à la description simplifiée des données et des méthodes utilisées au cours de cette thèse a pour objectif d'apporter les informations nécessaires à la compréhension des résultats présentés par la suite, sans avoir besoin de se référer à chacun des articles. Enfin, la discussion s'articule autour des principaux résultats issus des articles, agrémentés de quelques analyses supplémentaires, avec l'objectif de replacer ce travail dans un cadre scientifique plus général.

Table des matières

Introduction 3

Dynamique des populations 3

Définition 3

Sources de variations 4

Traits d'histoire de vie 6

définition 6

De la population… 6

… à l'individu 7

Variabilité environnementale 8

Définition 8

Changements climatiques 11

Impact sur les populations 12

Indices climatiques 14

Problématique 17

Matériels et méthodes 20

Description des espèces et des sites d'étude 20

La Cigogne blanche 20

L'Albatros à sourcils noirs 21

Choix des indices climatiques 23

Estimation des paramètres démographiques 26

Le succès reproducteur 26

Les autres paramètres démographiques 26

Modélisation de la dynamique des populations 34

Modèles matriciels (matrices de Leslie) 34

Description des cycles de vie 36

Discussion des résultats 40

Estimation et covariation des paramètres démographiques 40

Relation entre succès reproducteur et survie 40

Importance de l'expérience de reproduction 41

Relations entre indices climatiques et paramètres démographiques 44

La population de Cigogne blanche 45

Les populations d'Albatros à sourcils noirs 47

Importance de la variabilité spatio-temporelle 49

Saison de non-reproduction 49

Saison de reproduction 50

Variabilité environnementale 51

Importance de l'hétérogénéité individuelle 53

Effets de l'âge et de l'expérience de reproduction 53

Effet du succès reproducteur 54

Variabilité environnementale et stratégie démographique 55

Relations entre survie adulte et indices climatiques dans la littérature. 56

Approche inter-spécifique 59

Approche intra-spécifique 63

Variabilité environnementale et dynamique des populations 64

Effet de la stochasticité environnementale sur la dynamique des populations 64

Effet des changements climatiques sur la dynamique des populations : prédictions 65

Conclusion et perspectives 69

Références 71

Annexes 86

Annexe 1. Effet du climat sur la survie adulte et le succès reproducteur en fonction de l'expérience de reproduction chez la Cigogne blanche. 87

Annexe 2. Variation de l'effet des conditions au Sahel sur la survie et le recrutement de la Cigogne blanche. 107

Annexe 3. Effet du climat sur la survie adulte et le succès reproducteur en fonction de l'expérience de reproduction chez l'Albatros à sourcils noirs. 132

Annexe 4. Effet des conditions initiales sur la survie juvénile et le recrutement chez l'Albatros à sourcils noirs. 142

Annexe 5. Influence de la variabilité environnementale sur l'évolution des paramètres démographiques, comparaison de deux populations d'Albatros à sourcils noirs. 167

Introduction

La vie sur Terre peut être décrite comme un assemblage complexe de communautés animales et végétales se développant au sein d'une grande variété d'écosystèmes. Les changements dans la structure ou la diversité d'une communauté semblent dépendants des interactions entre les différentes populations qui composent cette communauté, en lien avec la variabilité de leur environnement.

Dynamique des populations

Définition

L'étude de la dynamique des populations a pour objet de décrire les variations de la taille et de la structure des populations au cours du temps et dans l'espace, et s'intéresse aux mécanismes biologiques et environnementaux qui sont à l'origine de ces variations. Ce qui fait varier la taille d'une population, ce sont les individus qui *entrent* dans la population (reproduction et recrutement, immigration) et ceux qui en *sortent* (mortalité, émigration) (Figure 1).

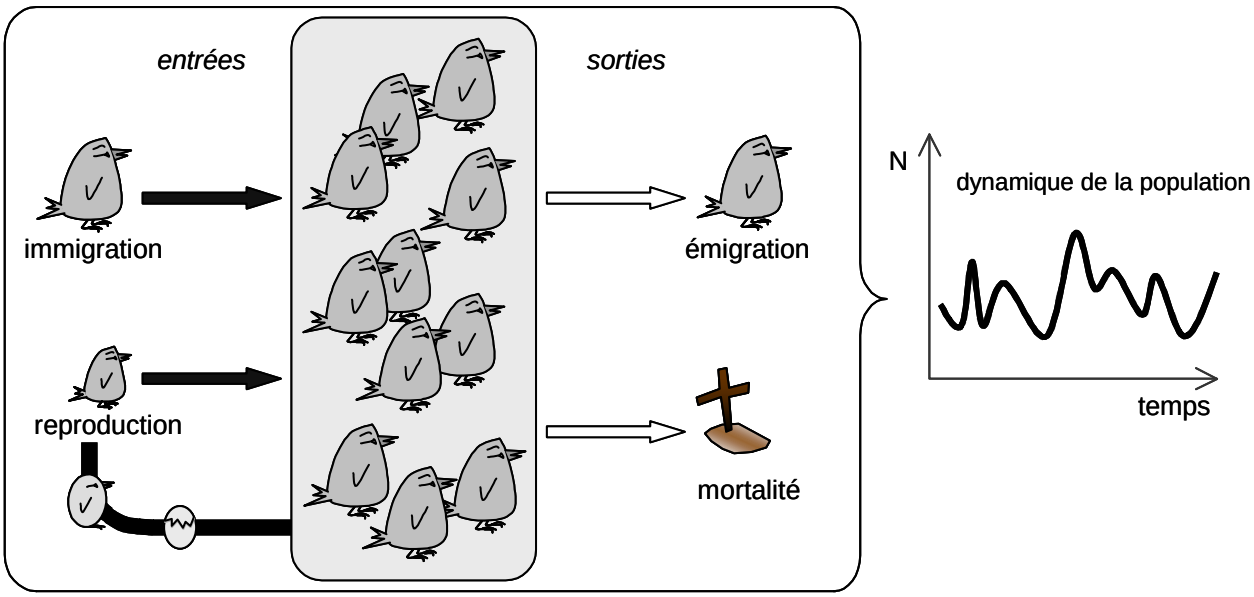


Figure 1. Variation de la taille d'une population en fonction des individus qui *entrent* et des individus qui *sortent* de la population.

Le nombre de ces entrées et de ces sorties est déterminé par les paramètres démographiques de la population. La dynamique de la population entre les temps t et t_{+1} peut être caractérisée

par le taux de croissance de la population (λ), qui est une mesure intégrative de la variation du nombre d'individus dans la population pendant le pas de temps considéré, tel que $\lambda = 1$ lorsque la taille de la population est stable, $\lambda > 1$ lorsqu'elle augmente ou $\lambda < 1$ lorsqu'elle décline. Pour comprendre comment une population croît ou décline, il est nécessaire de connaître quelles sont les sources de variations qui affectent principalement les individus d'une population.

Sources de variations

Les sources de variations auxquelles sont soumises les populations sont multiples. On distingue principalement les facteurs extrinsèques, liés à la variabilité de l'environnement, et les facteurs intrinsèques, imposés par la structure ou la taille des populations elles-mêmes.

Facteurs extrinsèques

Une population n'a d'existence qu'à partir du moment où on considère les interactions entre des individus et un environnement dans lequel ils évoluent. La composition de cet environnement, en terme de ressources disponibles ou de nombre d'espèces présentes, comprend un certain nombre de facteurs extrinsèques à la population qui vont influencer sa dynamique. La présence de prédateurs, de parasites, de pathogènes ou la survenue d'événements climatiques extrêmes auront pour effet d'augmenter directement la mortalité au sein de la population. D'autres facteurs vont plutôt agir sur les ressources. La qualité aussi bien que la quantité des ressources fluctuent au cours du temps en fonction des conditions climatiques, de la production et de l'utilisation de ces ressources. Par ailleurs, les ressources utilisées par les individus d'une population donnée sont généralement utilisées en partie ou en totalité par les individus d'un certain nombre d'autres populations appartenant à des espèces différentes. A partir du moment où cette ressource est limitée dans le temps et l'espace, il y aura compétition, puisque la ressource utilisée par les individus d'une population ne sera plus disponible pour les individus des autres populations. A certaines périodes de l'année où la ressource peut être réduite, la disponibilité en nourriture ou en site de reproduction par exemple, va contraindre et ainsi limiter le développement de la population. L'abondance des ressources dans un environnement est un facteur structurant extrêmement important puisque la densité des populations est généralement plus faible lorsque la ressource est réduite (Newton 1998).

Facteurs intrinsèques

Les facteurs extrinsèques décrits ci-dessus auront des répercussions sur les populations, à travers un ensemble de facteurs intrinsèques. La taille de la population ne va pas pouvoir augmenter de manière infinie et sa croissance sera contrainte par la ressource disponible. Ainsi, lorsque la densité d'individus augmente dans un habitat donné, l'intensité de la compétition pour les ressources va s'accroître entre les individus et progressivement contraindre les paramètres démographiques (Sinclair & Pech 1996). Si l'acquisition des ressources devient plus coûteuse, l'énergie allouée à la reproduction et à la maintenance sera réduite, diminuant ainsi la fécondité et la survie. L'avantage à rejoindre cette population sera également plus faible, limitant ainsi l'immigration. De nombreuses études ont ainsi déterminé qu'une diminution de la taille de ponte, du succès reproducteur, de la survie ou une augmentation de la dispersion pouvaient souvent être reliées à un phénomène de densité-dépendance, avec pour conséquence un ralentissement du taux de croissance des populations (Sæther 1997 ; Newton 1998 ; Gaillard *et al.* 2000).

Par ailleurs, les individus ne sont pas tous identiques au sein d'une population : il faut plutôt considérer un ensemble hétérogène de mâles et de femelles, de jeunes et de vieux, certains qui se reproduisent et d'autre pas, des individus malades et d'autres en bonne santé… Chaque groupe d'individus ayant des caractéristiques proches (sexe, âge, taille…) sera caractérisé par un ensemble de paramètres démographiques propres. Il a notamment été démontré que des processus de sénescence conduisent à une diminution de la survie et de la fécondité chez les vieux individus (Medawar 1952 ; Williams 1957). A l'inverse, un patron extrêmement répandu fait état d'une amélioration des performances (succès reproducteur et survie notamment) avec la taille, l'âge ou l'expérience de reproduction. Trois hypothèses principales sont généralement retenues pour l'expliquer (Curio 1983 ; Forslund & Pärt 1995) : (i) une disparition progressive au cours du temps des individus les moins performants, (ii) une amélioration progressive des compétences (efficacité de l'acquisition alimentaire, synchronisation des étapes de la reproduction, hiérarchie sociale etc…) et (iii) une optimisation de l'effort reproducteur au cours de la vie des individus. La structure de la population, c'est-à-dire la proportion d'individus dans chaque groupe d'âge ou de taille, va donc déterminer la dynamique de la population. Si la proportion d'individus très vieux augmente dans la population, les *sorties* seront plus nombreuses et la taille de la population va alors progressivement diminuer (Figure 1). La dynamique d'une population est donc

contrainte de façon intrinsèque par le nombre et les caractéristiques des individus de la population qui partagent une ressource donnée. Mais toutes les populations ne sont pas identiques non plus, et les principaux traits d'histoire de vie (fécondité, âge de première reproduction, fréquence de reproduction, espérance de vie…) vont être reliés à une certaine stratégie d'histoire de vie qui influencera la manière dont les populations vont croître (taux de croissance, variabilité, densité moyenne).

Traits d'histoire de vie

définition

Les traits d'histoire de vie sont définis comme étant un ensemble de caractéristiques fonctionnelles permettant de décrire le cycle de vie des individus d'une population, tel que la taille à la naissance, l'âge à maturité, le nombre, la taille et le sex-ratio des jeunes produits, la fréquence de reproduction, les variations de la survie en fonction de l'âge, la longévité…

De la population…

Au sein des écosystèmes, l'évolution des traits d'histoire de vie a conduit à une grande diversité de stratégies d'histoire de vie se répartissant le long d'un continuum, depuis les stratégies *rapides* des espèces à courte durée de vie et à forte fécondité, jusqu'aux stratégies *lentes* des espèces à longue durée de vie et à faible fécondité. Par exemple, chez les mammifères la souris *Mus musculus* vit 2-3 ans et commence à se reproduire vers 45 jours, donnant naissance à 6 à 12 jeunes au cours de 5 à 6 portées annuelles. A l'inverse, la baleine bleue *Balaenoptera musculus* peut atteindre 40 à 50 ans mais ne se reproduit pas avant l'âge de 5-7 ans, pour ne donner naissance qu'à un jeune tous les 3 ans en moyenne. Chez les oiseaux, la mésange bleue *Parus caeruleus* vit environ 8 ans et produit dès l'âge de 1 an entre 10 et 20 œufs par ponte, alors que le grand albatros *Diomedea exulans* vit probablement plus de 50 ans mais ne se reproduit pas avant l'âge de 10 ans, pour ne pondre en moyenne qu'un œuf tous les deux ans (Stearns 1976). Chez les oiseaux et les mammifères notamment, les traits d'histoire de vie sont souvent reliés à la taille des individus, les petites espèces étant plutôt caractérisées par des stratégies *rapides* (Stearns 1983). Il existe cependant une certaine variabilité autour de ce schéma puisque les colibris (les plus petits des oiseaux : environ 2 g) ne pondent que deux œufs alors que les autruches (les plus grands des oiseaux : plus de 100 kg) peuvent pondre plus de 10 œufs (Newton 1998). Néanmoins, il a été démontré que les

principaux traits d'histoire de vie sont corrélés entre eux, indépendamment de la masse des individus, en fonction de contraintes écologiques et phylogénétiques (Stearns 1983 ; Gaillard *et al.* 1989). Ainsi, une population présentant une longue durée de vie sera généralement caractérisée par une maturité retardée, un long cycle de reproduction et une taille de ponte réduite (Gaillard *et al.* 1989 ; Sæther & Bakke 2000).

… à l'individu

Au cours de leur vie, les individus doivent faire face à des demandes énergétiques multiples, principalement pour des activités liées à la reproduction (recherche d'un partenaire, production de gamètes, soins parentaux…) ou à la maintenance de l'organisme (croissance, défense immunitaire, mue…). Cependant, les ressources disponibles étant généralement limitées dans le temps et / ou l'espace, les individus devront faire face à un compromis pour l'allocation des ressources entre différentes activités qui entrent en compétition (Stearns 1976 ; Ricklefs 1991). L'importance de ce compromis sera d'autant plus cruciale que les ressources seront limitées, poussant les individus à privilégier la reproduction ou la survie, au détriment de la survie ou de la reproduction, respectivement. La manière dont les individus vont répondre à ce compromis aura des conséquences directes sur la fécondité et la survie future, donc sur la « fitness ». Le terme fitness, « quelque chose que tout le monde comprend mais que personne ne peut définir précisément » (Stearns 1976), est ici utilisé comme étant la capacité des individus à transmettre leurs gènes à la génération suivante. Un tel compromis ne sera considéré comme optimal qu'à partir du moment où il permettra aux individus de maximiser leur fitness, pour des conditions de ressource environnementales données. La théorie des traits d'histoire de vie prédit que la meilleure stratégie pour parvenir à maximiser la fitness serait de canaliser les traits d'histoire de vie les plus liés à la fitness contre les variations de l'environnement (Stearns & Kawecki 1994 ; Pfister 1998 ; Gaillard & Yoccoz 2003 ; Grether 2005), c'est à dire maintenant un investissement énergique suffisant pour préserver les traits qui contribuent le plus fortement à la fitness, et par conséquent à la dynamique de la population, contre les variations de l'environnement de manière à réduire la variabilité autour de ces traits. Chez les populations ayant une stratégie démographique de type *lente*, la survie des adultes est considérée comme étant un paramètre démographique déterminant pour la dynamique des populations. En effet, il s'avère que le taux de croissance de ces populations est extrêmement sensible aux variations de ce paramètre (Stearns &

Kawecki 1994 ; Sæther & Bakke 2000 ; Caswell 2001). A l'inverse, la fécondité est le paramètre qui influencerait le plus fortement la fitness des populations à stratégie *rapide*.

Un assemblage donné de traits d'histoire de vie, à travers la gestion du compromis entre les différents traits d'histoire de vie, va donc contraindre la manière dont les individus d'une population vont faire face à la variabilité des conditions de ressources. Les fluctuations des conditions environnementales sont une des principales sources de variation de ces ressources. Il semble donc important de définir quelles sont les contraintes liées à la variabilité environnementale pour, a terme, comprendre la réponse des populations aux changements de leurs conditions de vie.

Variabilité environnementale

Définition

La variabilité environnementale peut être définie comme étant l'ensemble des variations affectant l'environnement d'une population dans le temps et dans l'espace, et par conséquent les ressources dont elle dépend (abondance de proies, disponibilité de sites de reproduction…). Cette variabilité peut se caractériser par son intensité, sa fréquence ou sa prédictibilité. Elle s'oppose par définition à un environnement stable dans lequel les ressources seraient constantes. Une telle stabilité relève plus d'une simplification théorique que d'une représentation réaliste des conditions naturelles. Toutefois, les régions équatoriales où la saisonnalité est très faiblement marquée se rapprochent de ces environnements stables.

Stochasticité

Un environnement variable mais non prédictible, c'est à dire stochastique, apparaît particulièrement contraignant pour les populations. L'apparition de conditions défavorables est imprévisible et ne permet pas aux organismes d'adapter leur investissement reproducteur aux conditions de ressources à venir (Roff 2002). Certaines études théoriques prédisent que la stratégie optimale serait de diminuer l'effort reproducteur alloué à chaque reproduction et d'augmenter le nombre d'occasion de reproduction, basé sur un compromis entre le succès de la reproduction présente et le succès des reproductions futures. C'est à dire privilégier une stratégie sémelpare plutôt qu'une stratégie itéropare, plus adaptée à un environnement constant (Lack 1968 ; Murphy 1968 ; Benton & Grant 1996 ; Wilbur & Rudolf 2006).

Lorsque les conditions sont favorables, la fitness sera un peu plus faible que pour un individu ayant massivement investi dans la reproduction (Figure 2a), cependant, dans le cas d'un événement défavorable la fitness sera bien supérieure (Figure 2b). Il s'agit de répartir entre un plus grand nombre d'occasions de reproduction le risque d'une fitness nulle liée à de mauvaises conditions environnementales, appelé « bet-hedging strategy » (Stearns 1976 ; Gillespie 1977). Reznick a réussi à mettre en évidence des changements de traits d'histoire de vie chez des populations de guppies en réponse à des environnements contrastés en terme de ressources (Reznick 1990) et de prédation (Reznick *et al.* 2001).

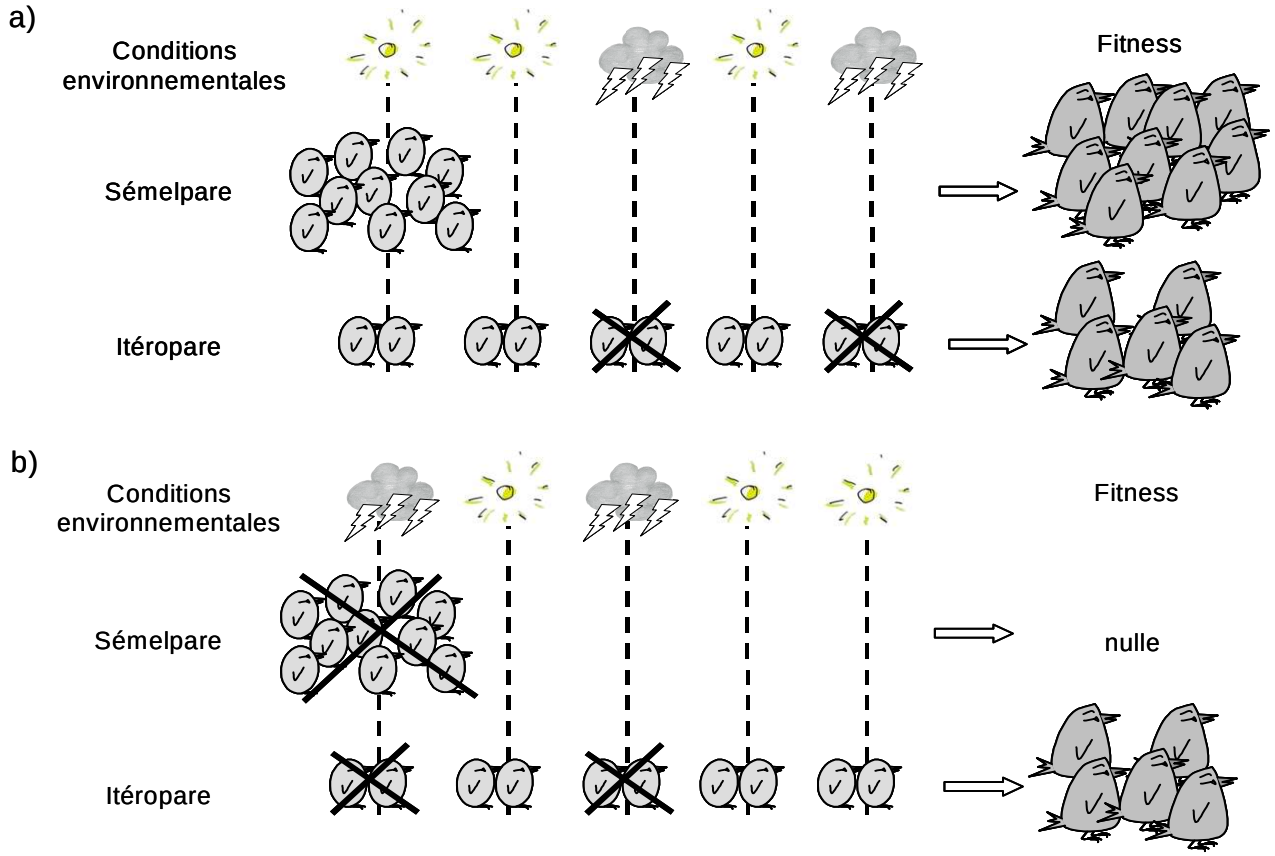


Figure 2. Stochasticité environnementale et effort reproducteur : effet de la stratégie sur la fitness, en fonction des conditions environnementales rencontrées. Comparaison des stratégies sémelpares et itéropares dans le cas de bonnes (a) ou de mauvaises (b) conditions au cours du premier événement reproducteur. Des conditions bonnes et mauvaises sont respectivement représentées par un soleil et un orage.

Saisonnalité

Un environnement saisonnier est un environnement variable mais prédictible d'une année à l'autre. Cette situation intermédiaire représente le type d'environnement le plus répandu en milieu naturel dans lequel les organismes peuvent trouver des indices des conditions à venir.

Généralement, un environnement saisonnier se compose d'une période plus ou moins longue propice à la reproduction et à la croissance des organismes, et d'une période pendant laquelle la reproduction et la croissance ne sont pas possibles (conditions climatiques sévères, manque de nourriture…, Fretwell 1972). Pour se soustraire aux conditions contraignantes de la saison de non-reproduction, de nombreuses espèces vont migrer vers des régions plus clémentes, d'autres vont réduire leur activité et rentrer en hibernation, en diapause, ou bien s'enkyster sous des formes plus résistantes. Malgré cela, les conditions environnementales pendant la saison de reproduction auront des répercussions sur les populations pendant la saison de non-reproduction et réciproquement (Fretwell 1972). Ainsi, des différences dans la dynamique de populations d'oiseaux se reproduisant sur le même site en été ont pu être reliées à des conditions environnementales différentes pendant l'hiver, entre les espèces migratrices et les espèces sédentaires (Newton 2004).

Cette organisation saisonnière va imposer de fortes contraintes sur la phénologie des organismes. Par exemple, la date du début de la reproduction est une décision importante puisque le succès reproducteur ne sera maximisé que lorsque les variations de la demande énergétique des jeunes au cours de la saison seront parfaitement synchronisées sur la disponibilité des proies (Figure 3a, Lack 1968 ; Visser & Holleman 2001 ; Roff 2002 ; Visser *et al.* 2006 ; Durant *et al.* 2007).

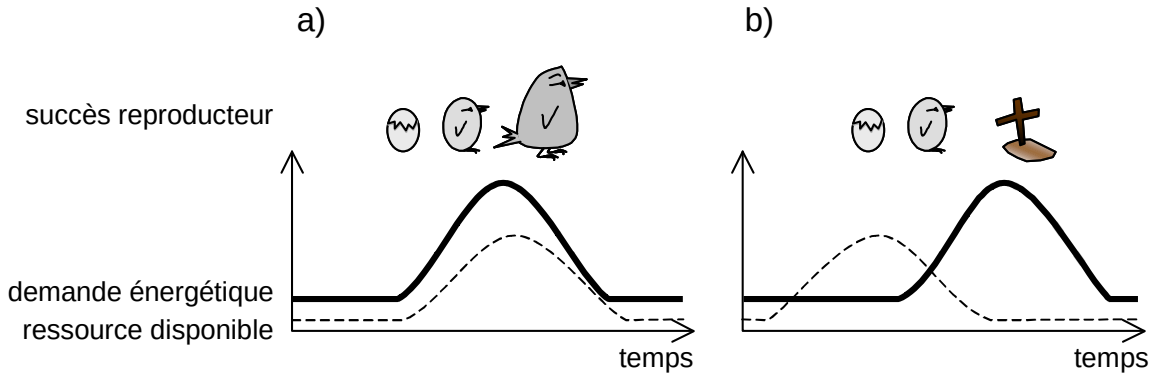


Figure 3. Couplage (a) et découplage (b) entre demande et disponibilité de la ressource au cours de la saison de reproduction, impact sur le succès reproducteur.

Cependant, comme le début de la reproduction a lieu bien avant le moment où la demande énergétique est la plus forte, les individus devront se baser sur un certain nombre d'indices (température, photopériode…) pour initier la reproduction au bon moment. Commencer à se reproduire un peu trop tôt ou un peu trop tard aura un coût énergétique pour compenser une

plus faible disponibilité alimentaire, et un coût en terme de fitness puisque la survie des jeunes risque d'être également plus faible (Figure 3b, Thomas *et al.* 2001).

Changements climatiques

Les changements climatiques représentent une source de variabilité environnementale importante. La réalité d'un réchauffement majeur des conditions climatiques actuelles est maintenant non équivoque et des changements marqués relatifs au réchauffement de la température de l'air, à l'augmentation du niveau de la mer et à la diminution de la couverture neigeuse sont déjà évidents (IPCC 2007b). Mille trois cent ans de données paléoclimatiques révèlent que le réchauffement récent observé n'est pas habituel. Il est maintenant évident que la cause majeure à l'origine de ce changement des conditions climatiques est la quantité croissante de gaz à effet de serre (dioxyde de carbone, méthane, protoxyde d'azote…) émis dans l'atmosphère, associée au développement des activités industrielles depuis les années 1750.

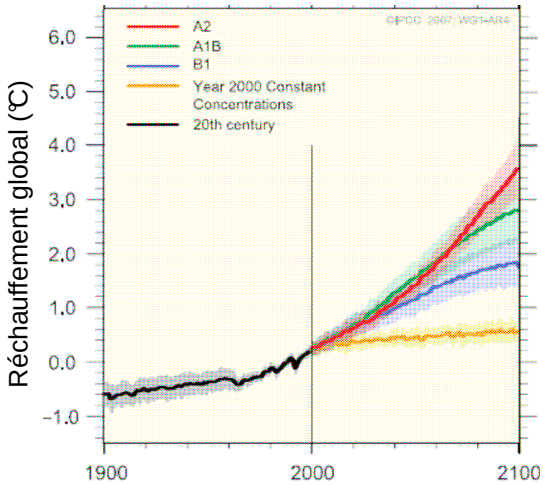


Figure 4. Valeurs moyennes de réchauffement climatique, estimées à partir de différents scénarios de concentration de gaz à effet de serre pour le XXIe siècle. Le réchauffement est quantifié par rapport à la période 1980-1999 ; d'après IPCC (2007b).

Quel que soit le scénario d'émission de gaz à effet de serre retenu pour le XXIe siècle, tous les modèles climatiques prédisent l'augmentation de la température moyenne de la surface de la Terre (Figure 4), avec des disparités régionales importantes (réchauffement très prononcé en Arctique par exemple, Hansen *et al.* 2006), un changement du régime des vents et des précipitations, une forte réduction de la banquise en Arctique et des événements extrêmes plus

intenses et plus fréquents (vagues de chaleur, inondations). Au cours des 20 prochaines années, la température devrait augmenter de 0.2°C par décennie au minimum (IPCC 2007b). Cependant, même si les concentrations de gaz à effet de serre étaient stabilisées aujourd'hui, les échelles de temps auxquelles se déroulent les processus climatiques sont tellement grandes que le climat continuerait à se réchauffer pendant encore longtemps.

Impact sur les populations

Des perturbations liées aux changements climatiques récents ont été observées dans un grand nombre de systèmes physiques et biologiques différents (IPCC 2007a). Au niveau des populations naturelles, cet impact du réchauffement général des conditions environnementales s'exprime principalement sur la physiologie, la phénologie, la distribution et la sélection exercée sur les animaux aussi bien que sur les végétaux.

Physiologie

Les changements de température, de précipitation ou de concentration atmosphérique de dioxyde de carbone ont des effets directs sur la physiologie et les taux métaboliques (Hughes 2000). Chez les végétaux, la respiration et la photosynthèse ont augmenté et un allongement de la période de croissance annuel est visible, surtout dans les régions arctiques (Parmesan 2006).

Phénologie

La phénologie – étude de l'apparition saisonnière des principales étapes du cycle de vie d'une population – est un des premiers paramètres sur lequel l'influence du réchauffement climatique a été décrite. En réponse à des températures printanières plus chaudes et des hivers moins rigoureux, de nombreuses études ont mis en évidence une avancée progressive des activités printanières depuis les années 1960 : arrivée des oiseaux migrateurs, pousse des feuilles des arbres, reproduction des oiseaux et des amphibiens, apparition des papillons…(McCarty 2001 ; Walther *et al.* 2002). Cette mise en route plus précoce de la reproduction devrait bénéficier à un grand nombre d'espèces à travers un allongement de la saison de reproduction. Cependant, il est très probable que toutes les espèces d'un écosystème donné ne soient pas sensibles de la même manière au changement des conditions climatiques et qu'elles modifient différemment leur phénologie. Par conséquent, les relations

interspécifiques, entre prédateurs et proies par exemple, risquent fortement d'être découplées, conduisant à un décalage temporel entre la demande et la disponibilité de la ressource (Figure 3b, Lack 1968 ; Durant *et al.* 2007). Par exemple, des printemps plus chauds ont bouleversé les synchronisations entre l'éclosion des bourgeons du chêne (*Quercus robur*) et l'éclosion des œufs de la phalène hiémale (*Operophtera brumata*, Visser & Holleman 2001), et entre le pic de biomasse de chenilles de phalène hiémale et la croissance des jeunes de la mésange charbonnière (*Parus major*, Visser *et al.* 2006).

Distribution et abondance

La répartition des espèces dans l'espace et leur abondance répond à des seuils physiologiques, définissant une gamme de conditions environnementales (température, précipitations…) dans laquelle la croissance et la reproduction des organismes sont possibles. Un changement des conditions climatiques locales risque donc d'avoir pour effet de soumettre les organismes à des conditions contraignantes pour leur développement (Walther *et al.* 2002). Cette difficulté sera d'autant plus forte que la tolérance vis à vis du paramètre limitant sera réduite. Dans le cas d'une hausse des températures de 3°C, il est prédit que les individus devront faire 300 km vers les pôles ou monter de 500 m en altitude pour retrouver les conditions thermiques initiales (Hughes 2000). En effet, un déplacement de l'aire de répartition a été observé chez un grand nombre d'espèces, dans une direction prédite par l'augmentation de la température (McCarty 2001 ; Root *et al.* 2003). Ce changement de la distribution d'une population ne sera possible que si la croissance et la reproduction des individus ne sont pas limitées par d'autres facteurs tels que la lumière, la disponibilité de nourriture, la présence de sites de reproduction… et dans la mesure où une région plus près du pôle ou plus élevée existe (Parmesan 2006). Ainsi, la réponse en terme de distribution sera différente selon les populations en fonction de leurs capacités de dispersions et de leur sensibilité aux changements climatiques. Cela entraîne des perturbations dans les relations entre des populations originaires d'un même écosystème (Root *et al.* 2003) et conduit à des rapports souvent déséquilibrés avec les populations provenant de systèmes adjacents (invasions ou déclins, Walther *et al.* 2002).

Sélection et micro-évolution

Les populations qui ont un temps de génération court et un taux de croissance de population élevé (stratégie *rapide*) devraient pouvoir subir des changements micro-évolutifs leur permettant une adaptation progressive à des environnements climatiques différents (Hughes 2000). En effet, de telles évolutions ont été mises en évidence, principalement chez les insectes (Bradshaw & Holzapfel 2006). Cependant, il reste très difficile de dissocier des changements morphologiques ou comportementaux liés à la plasticité phénotypique de changements résultant d'un réel processus de sélection. De manière générale, ces processus évolutifs ne remplacent pas l'ensemble des réponses écologiques des populations aux changements climatiques (dispersion, variations phénologiques, spécialisation sur des ressources moins affectées par le climat…), ils permettent juste d'atténuer l'ampleur de la réponse écologique nécessaire pour faire face à ces changements (Parmesan 2006). Il est par ailleurs peu probable que les variations génétiques observées puissent atténuer les effets négatifs liés aux transformations du climat à l'échelle des espèces entières (Parmesan 2006).

Risque d'extinction

L'impact des changements climatiques sur les extinctions futures dépendra de la vitesse à laquelle les espèces répondront aux changements (McCarty 2001), changements qui sont actuellement particulièrement rapides par rapport aux précédents épisodes de réchauffement climatique connus (IPCC 2001). Plus qu'un effet direct des contraintes climatiques (physiologie : une augmentation de température ne tue directement qu'un petit nombre d'organismes), l'effet indirect du climat semble agir de manière extrêmement sévère sur les individus, notamment à travers un bouleversement des associations entre espèces dans le temps (phénologie) et l'espace (distribution, Harrington *et al.* 1999). Par ailleurs, on observe que les contraintes climatiques subies par les populations sont amplifiées par des pressions anthropiques importantes, principalement à travers une fragmentation de plus en plus grande des habitats (Root *et al.* 2003).

Indices climatiques

Chez les vertébrés supérieurs, les perturbations climatiques subies par les populations s'expriment principalement par une modification des ressources trophiques disponibles (quantité et qualité). Mais cette ressource est souvent extrêmement difficile à quantifier. Par

contre, les variations fines d'un certain nombre de paramètres climatiques (température, précipitation, production primaire…) sont mesurables à partir des données satellites et librement accessibles sur internet. Ces données physiques sont donc largement utilisées comme des indices de la variabilité des conditions climatiques affectant un écosystème donné (Figure 5, encadré). Les variations des conditions environnementales vont affecter directement la production des niveaux trophiques inférieurs et vont ensuite se propager dans tout le réseau trophique jusqu'aux prédateurs supérieurs, à travers une modification des ressources disponibles pour les consommateurs successifs (Chen & Wise 1999 et Figure 5, partie grisée).

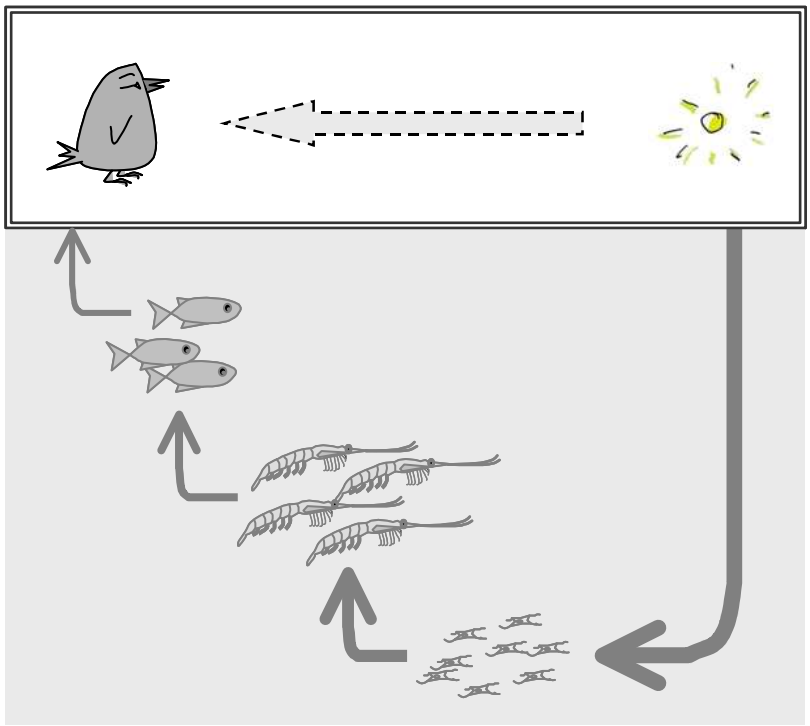


Figure 5. Utilisation des paramètres climatiques comme des indices de la variabilité des conditions climatiques affectant une population au sein d'un réseau trophique.

On distingue deux types d'indices : les indices locaux et les indices globaux. Les indices locaux, tels que la température, les précipitations ou la force du vent donnent une indication précise des conditions météorologiques affectant un système localisé à un instant donné. Ces indices peuvent être utilisés pour caractériser des zones restreintes où l'environnement est contrôlé par un nombre limité de paramètres climatiques. Par exemple, les précipitations sont un bon indicateur de la dynamique des zones humides et la température de la surface de la mer permet de décrire les remontées d'eaux froides riches en nutriment, favorables pour la

production primaire dans les écosystèmes marins côtiers. Les indices locaux sont également utiles dans des régions où les indices globaux sont peu ou pas corrélés au climat local.

Les indices globaux comme l'oscillation Nord Atlantique (NAO), l'oscillation Australe (en lien avec le phénomène El Niño, SOI) ou l'indice de pluie au Sahel (SRI) rendent compte de tendances climatiques à larges échelles, entre des régions connectées par la circulation atmosphérique ou les courants marins. L'importance de cette régulation à large échelle des conditions climatiques sur les populations peut être illustrée par une certaine synchronisation de la dynamique des populations de grands cormorans (*Phalacrorax carbo sinensis*) à travers l'Europe, reliée aux variations du NAO (Engen *et al.* 2005). Les changements de phase du NAO ont une influence très prononcée sur les écosystèmes marins, qui s'exprime à travers un impact significatif sur les communautés de phytoplanctons, de zooplanctons, de poissons et d'oiseaux marins (Stenseth *et al.* 2004 ; Grosbois & Thompson 2005 ; Crespin *et al.* 2006). Dans les écosystèmes terrestres, il a également été montré que les conditions hivernales décrites par le NAO contraignent les populations, des plantes herbacées aux ongulés (Post & Stenseth 1999 ; Coulson *et al.* 2001 ; Forchhammer *et al.* 2001 ; Mysterud *et al.* 2003). Les indices globaux ont aussi la particularité d'être des composants majeurs des changements climatiques en cours (Hurrel *et al.* 2003), ils offrent donc la possibilité de prédire les conséquences que ces changements auront sur les espèces, à une large échelle spatiale (Stenseth *et al.* 2003).

Avantages

La ressource trophique n'est pas – ou peu – quantifiable dans un grand nombre de milieu, pour des raisons méthodologiques et logistiques principalement. Les indices climatiques représentent donc un moyen indirect de caractériser les fluctuations des ressources au cours du temps, même si les mécanismes intermédiaires entre le climat et la dynamique des populations ne sont pas tous connus. Par ailleurs, lorsqu'un indice climatique décrit précisément la variabilité d'un écosystème et qu'il explique une part significative de la dynamique d'une population on peut se situer dans une approche « pseudo expérimentale » où l'indice climatique donné permettrait un contrôle *a posteriori* des conditions climatiques subies par la population. Dans ces conditions, un suivi à long-terme devrait permettre de tester des questions relatives à l'influence de la variabilité environnementale sur des populations en milieu naturel.

Limites

Les paramètres climatiques utilisés ne sont souvent que des indices indirects des contraintes qui affectent les populations : *les animaux ne mangent pas de la température…* Les processus écologiques intermédiaires en eux-même ainsi que les échelles de temps et d'espace auxquelles ils agissent sur les populations sont rarement identifiables. Ainsi, des relations similaires en apparence pourraient être la conséquence de causes différentes. Considérons par exemple une relation positive entre la taille d'une population et le NAO. En Europe du Nord cette relation se traduirait par un effet défavorable d'hivers doux et humide sur cette population, alors que sur côte Est du Canada cette même relation correspondrait à un effet défavorable de conditions hivernales froides et sèches. Il faut également pouvoir prendre en compte des « lags » ou retards, souvent difficiles à apprécier, entre le déroulement d'un événement climatique donné et son impact sur la population étudiée. Il faut considérer à la fois des retards de quelques mois à plusieurs années lié au temps d'intégration d'un signal climatique donné au sein du réseau trophique, et des retards éventuels dépendant des traits d'histoire de vie des populations (Stenseth *et al.* 2004). Chez les oiseaux marins qui passent plusieurs années en mer avant de venir se reproduire, un effet du climat sur les individus immatures ne sera décelable qu'à partir du moment ou ces cohortes d'individus immatures auront recrutées dans la population adulte, avec plusieurs années de retard (Thompson & Ollason 2001).

Problématique

En lien avec le contexte actuel d'un réchauffement climatique prononcé à l'échelle de la planète, prédire l'impact des changements climatiques sur la dynamique des populations est devenu une préoccupation majeure, pour la conservation des espèces vulnérables aussi bien que pour l'exploitation des ressources naturelles (IPCC 2007a). Pour parvenir à prédire le devenir des espèces à court terme, il est nécessaire de comprendre au préalable comment les facteurs extrinsèques (variabilité environnementale) et intrinsèques (sexe, âge…) influencent la dynamique des populations. On sait globalement que des variations du climat vont modifier la distribution et la phénologie des populations, que des processus micro-évolutifs pourrons dans une certaine mesure faciliter l'adaptation des individus et que les interactions inter-spécifiques risquent d'être très fortement modifiées (Harrington *et al.* 1999 ; Parmesan 2006 ;

Walther *et al.* 2002). A un niveau intra-populationnel, on observe des effets contrastés de la variabilité environnementale sur les différents paramètres démographiques, avec une canalisation marquée des traits les plus fortement reliés à la fitness, en lien avec les stratégies d'histoire de vie des populations (Stearns & Kawecki 1994 ; Gaillard *et al.* 2000 ; Gaillard & Yoccoz 2003 ; Pfister 1998 ; Sæther & Bakke 2000). Cependant peu de choses sont connues sur l'importance des différences intra- et inter-populationnelles dans la réponse des espèces à la variabilité environnementale. En effet, si les populations sont généralement considérées d'une manière globale et homogène pour des raisons de simplicité ou par manque d'informations plus précises, les sources d'hétérogénéité sont multiples et susceptibles d'avoir un effet marqué sur les populations (Benton & Grant 1996). Dans un environnement saisonnier où les conditions climatiques sont variables d'une période de l'année à l'autre, il est peu probable que l'environnement ait le même effet tout au long de l'année. Les conditions définissant la période de non-reproduction sont généralement considérées comme étant particulièrement contraignantes pour les organismes (températures basses, faible quantité de ressources disponibles…) et sont à l'origine de la majorité de la mortalité annuelle chez beaucoup de populations (Newton 1998, 2004). On peut également s'attendre à ce que l'impact de la variabilité environnementale puisse être contrasté entre les individus d'une même population selon leur âge, leur sexe, leur statut reproducteur, leur charge parasitaire… Les jeunes individus sont généralement moins performants (survie, succès reproducteur) que les individus plus âgés ou plus expérimentés (Curio 1983 ; Forslund & Pärt 1995 ; Cam & Monnat 2000), et il est également probable que ces jeunes individus soient plus sensibles à une perturbation des conditions environnementales (Ratcliffe *et al.* 1998 ; Laaksonen *et al.* 2002 ; Barbraud & Weimerskirch 2005 ; Bunce *et al.* 2005).

Cependant, pour comprendre les mécanismes impliqués dans la réponse des populations aux variations de leur environnement, il n'est pas possible d'étudier la réponse spécifique de chacune des populations unes à unes. Nous avons retenu un nombre réduit de populations vivant dans des environnements différents, afin de dégager des patrons généraux pouvant expliquer la réponse démographique de ces populations aux fluctuations de l'environnement. Une part importante de ce travail vise à comprendre comment cette réponse des populations peut être affectée par les contraintes saisonnières ainsi que l'hétérogénéité entre les individus (liée à l'âge et à l'expérience de reproduction), et quelles en sont les conséquences sur la dynamique des populations.

→ L'objectif de cette thèse est donc d'estimer le rôle de la variabilité spatio-temporelle et de l'hétérogénéité individuelle dans la réponse de populations longévives aux variations de leur environnement.

Si *la* variabilité environnementale est difficilement quantifiable dans les systèmes naturels, on suppose que les fluctuations des indices climatiques rendent compte d'une partie de cette variabilité subie par les populations. Puisque la variabilité des paramètres démographiques semble être fortement reliée à la stratégie d'histoire de vie des populations (Stearns & Kawecki 1994 ; Gaillard *et al.* 1998, 2000 ; Pfister 1998), nous avons retenu des populations ayant des stratégies démographiques proches. En considérant des espèces migratrices, qui fréquentent des environnements distincts pendant les saisons de reproduction et de non-reproduction, on devrait pouvoir dissocier les effets saisonniers de l'environnement afin de prendre en compte des contraintes spatio-temporelles différentes au cours de l'année dans la réponse des populations. Par ailleurs, chez les espèces longévives, les populations sont fortement structurées en fonction de l'âge. Il devrait donc être possible d'étudier à un niveau intra-populationnel l'impact de l'environnement sur différents groupes d'individus, en fonction de leur âge, de leur expérience de reproduction ou de leur statut reproducteur. Enfin, à un niveau inter-populationnel, la comparaison de deux populations d'une même espèce devrait permettre d'étudier la réponse démographique d'une espèce à des environnements différemment variables.

Cette étude s'articule autour de l'analyse démographique, en lien avec la variabilité des indices climatiques, de trois populations longévives migratrices : une population de Cigognes blanches (*Ciconia ciconia*) et deux populations d'Albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophris*), à travers les points suivants :

- Estimation et covariation des paramètres démographiques,
- Relations entre indices climatiques et paramètres démographiques,
- Importance de la variabilité spatio-temporelle,
- Importance de l'hétérogénéité individuelle,
- Variabilité environnementale et stratégie démographique,
- Variabilité environnementale et dynamique des populations.

Matériels et méthodes

Description des espèces et des sites d'étude

La Cigogne blanche

La Cigogne blanche (*Ciconia ciconia* Linnaeus, 1758) est un Ciconiiforme largement présent dans toute l'Europe où elle se reproduit pendant l'été. Elle se caractérise par un poids de 3 à 3.5 kg pour une envergure de 195 à 215 cm, et pond en moyenne 3 à 5 œufs. Le nombre de jeunes à l'envol est très variable selon les populations. La cigogne migre en hiver vers l'Afrique *via* deux principales voies de migration. Les populations d'Europe du Sud-Ouest (Allemagne, France, Espagne, Portugal) passent par le détroit de Gibraltar pour gagner des zones d'hivernage au Sahel occidental, alors que les populations d'Europe de l'Est (Allemagne, Hongrie, Pologne…) contournent la Méditerranée par l'Israël pour aller rejoindre des zones d'hivernage en Afrique de l'Est, et parfois même jusqu'en Afrique du Sud (Géroudet 1994 ; Berthold *et al.* 2001 ; Schaub *et al.* 2005). Des études ont par ailleurs démontrées que cette espèce est particulièrement sensible aux variations du climat sur les zones d'hivernage (Kanyamibwa *et al.* 1990, 1993 ; Barbraud *et al.* 1999 ; Schaub *et al.* 2005 ; Sæther *et al.* 2006). Après une phase de déclin important dans les années 1970-80, la population européenne de Cigogne blanche augmente à nouveau, notamment grâce à la population d'Europe de l'Ouest qui croît rapidement depuis une dizaine d'années. La population européenne est actuellement estimée à près de 500 000 individus (Wetland International 2006). La Cigogne blanche se rencontre principalement sur les zones humides où elle se nourrit d'insectes aquatiques, d'amphibiens, de petits crustacés ou de micro-mammifères (Géroudet 1994 ; Barbraud & Barbraud 1997 ; Barbraud *et al.* 2002). C'est aussi un oiseau opportuniste qui s'installe en zones urbanisées (Géroudet 1994), profitant notamment des décharges pour s'alimenter (Tortosa *et al.* 2002 ; Archaux *et al.* 2004).

En France, sur la façade Atlantique, les premiers couples d'une nouvelle population se sont installés au début des années 1980 dans le marais de Brouage (1.03°W – 45.85°N, Figure 6). La mise en place de nids artificiels sur des plates-formes à permis de fidéliser un nombre de couple croissant sur la zone (Barbraud *et al.* 1999). Le suivi de cette population, qui atteint maintenant 200 couples environ, a débuté avec l'arrivée des premiers individus sur le site. Chaque année, les oiseaux sont identifiés individuellement, leur succès reproducteur est quantifié et tous les poussins des couples suivis sont bagués. Cette population est caractérisée

par une survie adulte estimée à 0.78 ± 0.04 (Barbraud *et al.* 1999) et un succès reproducteur moyen de 3.2 ± 1.1 jeunes par année (Barbraud *et al.* 1999). Pendant l'hiver, cette population de Cigogne blanche migre en Afrique *via* le détroit de Gibraltar pour hiverner au Sahel occidental (Figure 6, Barbraud, données non publiées).

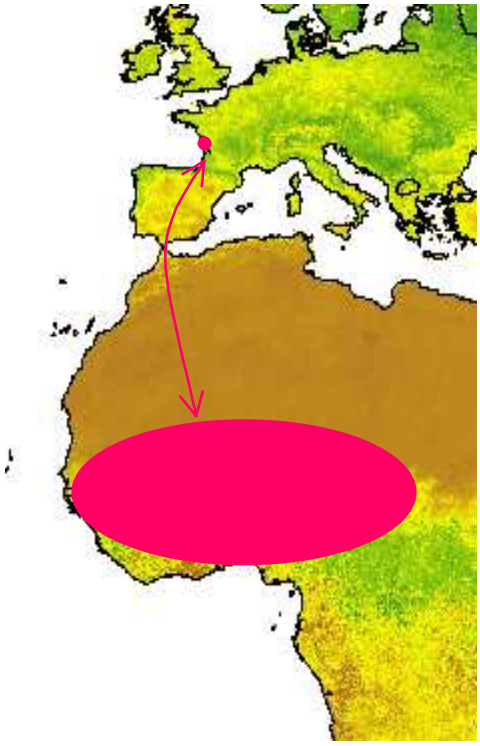


Figure 6. Carte de la distribution saisonnière de la population de Cigogne blanche de Brouage. Pendant l'été cette population de cigogne se reproduit dans les marais de Brouage, en Charente-Maritime, et migre en hiver au Sahel occidental. Fond de carte : données de NDVI, d'après Global Inventory Modelling and Mapping Studies (http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.UMD/.GLCF/.GIMMS/.NDVIg/.global/.ndvi/).

L'Albatros à sourcils noirs

L'Albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophris* Temminck, 1828) est un grand Procellariiforme de l'Océan Austral. Chaque année pendant l'été, l'Albatros à sourcils noirs se reproduit en colonies sur une dizaine d'îles sub-Antarctiques et en particulier aux Malouines, au Sud-Ouest de l'Océan Atlantique où 70 à 80% de la population mondiale se reproduit (Tickell 1976). Ce petit albatros noir et blanc peut atteindre 3 à 5 kg pour une envergure de 210 à 250 cm (Marchant & Higgins 1990). Il est classé « en danger » sur la liste rouge des espèces menacées, à cause d'un déclin préoccupant des populations, majoritairement attribué aux captures accidentelles d'albatros sur les palangres des pêcheries australes (IUCN 2006). Il élève au mieux un jeune par an qui passera ensuite une dizaine d'année en mer avant de revenir se reproduire pour la première fois sur la colonie où il est né

(Weimerskirch *et al.* 1987 ; Prince *et al.* 1994). Cet albatros s'alimente principalement en zones côtières où il se nourrit de crustacés (krill), de calmars et de déchets de poissons provenant des bateaux de pêche (Prince 1980 ; Cherel & Weimerskirch 1995 ; Veit & Prince 1997 ; Cherel & Weimerskirch 2000 ; Xavier *et al.* 2003), il est parfois décrit comme un charognard enthousiaste (Marchant & Higgins 1990). Les reprises de bagues, des analyses isotopiques et de récentes données de suivi satellite ont permis de mettre en évidence que les Albatros à sourcils noirs migrent vers trois principaux sites d'hivernage : le plateau continental patagon et les îles Malouines, l'upwelling du Benguela au large de la Namibie et le sud de l'Australie (Tickell 1967 ; Weimerskirch *et al.* 1985 ; Cherel *et al.* 2000 ; Birdlife International 2004 ; Phillips *et al.* 2005). Il a été montré que les conditions de température pendant l'été (Pinaud & Weimerskirch 2002 ; Inchausti *et al.* 2003) ou que la disponibilité en krill semblent influencer le succès reproducteur (Grünbaum & Veit 2003 ; Xavier *et al.* 2003).

Sur l'archipel de Kerguelen, une colonie d'Albatros à sourcils noirs est suivie depuis la fin des années 1970 sur le site du Cañon des Sourcils Noirs (70.25°E – 49.69°S). Au sein d'une colonie comptant environ 1 000 couples, 200 à 300 nids sont suivis chaque année : trois passages au cours de la saison de reproduction permettent de relever l'identité des oiseaux présents ainsi que leur succès reproducteur, les poussins sont bagués avant leur envol. Les individus de cette colonie vont s'alimenter sur le plateau continental de Kerguelen, au Nord-Est et au Sud-Est de l'archipel pendant l'été (Weimerskirch *et al.* 1997 ; Pinaud & Weimerskirch 2002) et migrent au sud de l'Australie pendant l'hiver (Figure 7 ; Weimerskirch *et al.* 1985 ; Cherel *et al.* 2000). La survie adulte de cette population est estimée à 0.91 ± 0.12 (Weimerskirch & Jouventin 1997) pour un succès reproducteur de 0.63 ± 0.03 poussins produit par année (Weimerskirch & Jouventin 1997).

Nous avons aussi utilisé les données d'une population d'Albatros à sourcils noirs de Géorgie du Sud, au Sud-Ouest de l'Océan Atlantique. Sur Bird Island (38.03°W – 54.00°S), une colonie est suivie depuis la fin des années 1970 par le British Antarctic Survey (Royaume-Uni), avec un protocole très proche de celui mis en place à Kerguelen. A ce jour, la comparaison fine des protocoles de suivit de l'Albatros à sourcils noirs à Kerguelen et à Bird Island ne permet pas de distinguer de différences qui puissent avoir un effet sur l'estimation des paramètres démographiques (Croxall, Forcada & Weimerskirch, communications personnelles). Pendant l'été, cette population s'alimente au large de la Géorgie du Sud, autour des îles Orcades du Sud (Figure 7), voir même jusqu'en péninsule Antarctique (Phillips *et al.*

2004). Cette population se caractérise par une grande dépendance alimentaire vis à vis du krill antarctique (*Euphausia superba*, Prince 1980 ; Veit & Prince 1997 ; Xavier *et al.* 2003). Le cycle de vie complexe de ce petit crustacé, associé à une variabilité importante des conditions environnementales (Trathan & Murphy 2003) entraînent de fortes fluctuations interannuelles de l'abondance et de la qualité du krill disponible pour les oiseaux et les mammifères marins (Reid & Croxall 2001 ; Quetin *et al.* 2007), qui se répercutent notamment sur le succès reproducteur des Albatros à sourcils noirs de Bird Island (Grünbaum & Veit 2003 ; Xavier *et al.* 2003). En hiver, ces oiseaux migrent principalement vers l'upwelling du Benguela, au large de la Namibie (Figure 7 ; Phillips *et al.* 2005). Cette population de Géorgie du Sud semble se caractériser par une survie adulte plus importante (0.93 ± 0.06, Prince *et al.* 1994) mais un succès reproducteur beaucoup plus faible et plus variable qu'à Kerguelen (0.29 ± 0.05, Prince *et al.* 1994).

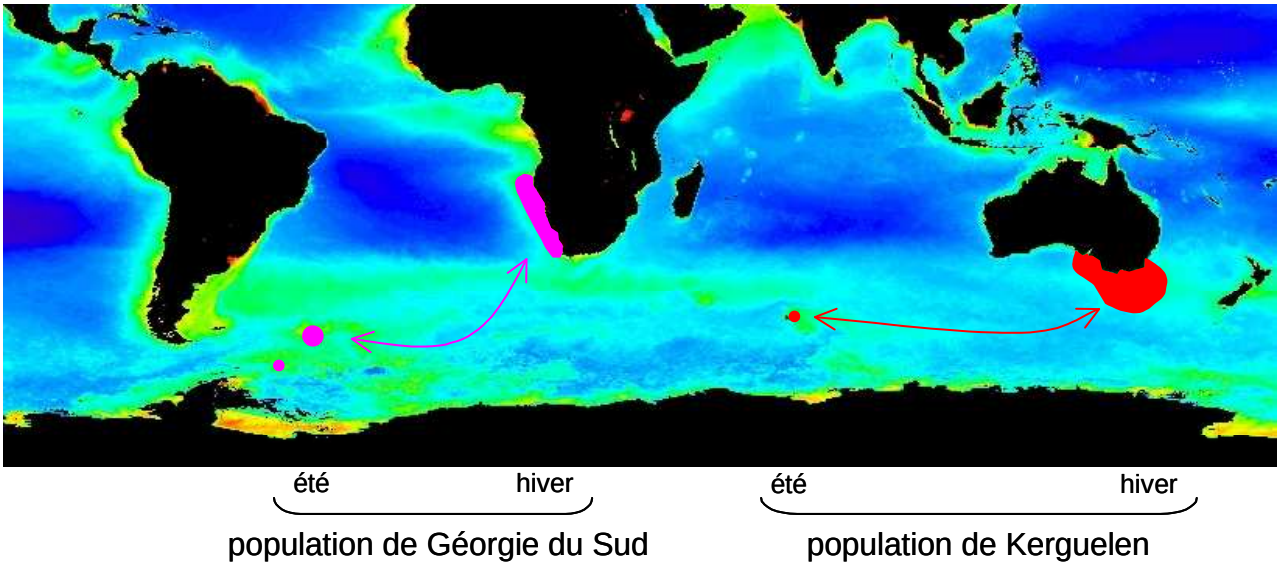


Figure 7. Carte de la distribution saisonnière des populations d'Albatros à sourcils noirs de Géorgie du Sud (rose) et de Kerguelen (rouge). Pendant l'été, la population de Géorgie du Sud est principalement distribuée autour de la Géorgie du Sud et les îles Orcades du Sud, pendant l'hiver cette population migre vers l'upwelling du Benguela. La population de Kerguelen passe l'été au niveau du plateau continental de Kerguelen et migre en hiver au large de l'Australie du Sud-Est et de la Tasmanie. Fond de carte : données de chlorophylle a, d'après SeaWIFS (http://oceancolor. gsfc.nasa.gov/SeaWiFS/).

Choix des indices climatiques

Afin de pouvoir proposer une interprétation cohérente à chaque relation et pour limiter la probabilité d'obtenir une relation par « chance » avec le climat, il apparaît essentiel de limiter le nombre de paramètres à tester dans une analyse à une sélection restreinte d'indices biologiquement pertinents (Stenseth *et al.* 2003). Les indices climatiques locaux, tels que la

température, les précipitations, le vent ou la couverture neigeuse, ont été largement utilisés pour décrire l'influence des fluctuations de l'environnement sur les populations (Trathan *et al.* 1996 ; Loison & Langvatn 1998 ; Barbraud & Weimerskirch 2001a). Plus récemment, il a été démontré que des indices globaux comme l'oscillation Nord Atlantique (NAO) expliquaient souvent mieux les variations écologiques qu'une seule composante climatique (Forchhammer & Post 2004 ; Hallett *et al.* 2004 ; Stenseth & Mysterud 2005). En effet, les organismes répondent rarement à un seul et unique paramètre climatique. Les indices globaux ont l'avantage d'intégrer les variations d'un grand nombre de paramètres sur une large échelle spatio-temporelle au sein d'une seule mesure, réduisant ainsi la complexité liée à la description de la variabilité environnementale (Stenseth *et al.* 2003 ; Hallett *et al.* 2004). Cette approche semble particulièrement pertinente lorsque l'on considère des populations réparties sur de grandes aires géographiques puisqu'elle permet de résumer l'hétérogénéité des conditions locales auxquelles les organismes sont soumis (Forchhammer & Post 2004). Cependant, le lien entre climat local et climat global n'est pas toujours facile à faire puisque l'on rajoute un niveau fonctionnel supplémentaire entre les organismes et le signal environnemental auquel ils répondent (Stenseth *et al.* 2003). Même si un indice climatique global donné semble avoir les mêmes conséquences sur deux espèces différentes, la cause peut être très différente (Forchhammer & Post 2004).

Au cours de cette thèse, je me suis intéressée à l'effet de l'environnement sur des populations migratrices. Pour chacune, les principales aires d'alimentation utilisées pendant la période de reproduction sont réduites et connues avec précision. J'ai choisi d'utiliser principalement des indices climatiques locaux pour caractériser ces secteurs, en fonction de la précision spatiale des indices disponibles (Table 1). Cependant, l'oscillation Nord Atlantique a été testée sur la cigogne puisque cet indice semble synchroniser les fluctuations du nombre de couples entre différentes populations européennes (Sæther *et al.* 2006). De la même manière, l'oscillation australe est connue pour fortement influencer la ressource en krill disponible pour les prédateurs marins pendant l'été en Géorgie du Sud (Reid & Croxall 2001 ; Xavier *et al.* 2003 ; Quetin *et al.* 2007).

Table 1. Indices utilisés pour décrire les conditions climatiques auxquelles sont soumises les différentes populations étudiées pendant la saison de reproduction (été).

Population	Secteur	Description	Indices utilisés	Notation	Référence
Cigogne blanche	45.0 - 47.0°N, 2.0 – 0.0°W	centre de la façade Atlantique	précipitation	Pp	Annexe 1 Annexe 2
	indice global	Atlantique Nord	oscillation Nord Atlantique	NAO	Annexe 1 Annexe 2
Albatros à sourcils noirs (Kerguelen)	46.5 – 47.5°S, 68.5 – 71.5°E 47.5 – 49.5°S, 69.5 – 72.5°E 49.5 – 50.5°S, 68.5 – 70.5°E Pinaud & Weimerskirch 2002	Ouest du plateau continental de Kerguelen	anomalies de température de surface de la mer	SSTA	Annexe 3 Annexe 4
			température de surface de la mer	SST	Annexe 5
Albatros à sourcils noirs (Géorgie du Sud)	54.0 – 55.0°S, 34.0 – 35.0°W (Forcada *et al.* 2005)	Sud-Est de la Géorgie du Sud	température de surface de la mer	SST	Annexe 5
	60.0 – 61.0°S, 46.0 – 67.0°W	Orcades du Sud	température de surface de la mer	SST	Annexe 5
	indice global	Océan Pacifique	oscillation australe	SOI	Annexe 5

Pendant l'hiver, la distribution des oiseaux est connue avec une bien moins bonne précision. Dans ce cas, il ne semble pas très judicieux d'utiliser des indices locaux qui seraient ensuite moyennés sur de larges secteurs où la présence des oiseaux est suspectée. J'ai donc principalement retenu des indices globaux pour décrire les conditions environnementales subies par les différentes populations sur leurs zones d'hivernage (Table 2). Quelques exceptions cependant : l'indice de végétation (NDVI) à été utilisé pour décrire les conditions rencontrées par les cigognes blanches au Sahel comme démontré par (Schaub *et al.* 2005) ; les données de température au large de l'Australie semblent avoir un impact sur les Albatros à sourcils noirs (Rolland *et al.* sous presse) ; enfin, les Albatros à sourcils noirs de Géorgie du sud hivernant majoritairement sur la zone de l'upwelling du Benguela (Phillips *et al.* 2005), les températures de surface de la mer ont été choisies pour caractériser cet écosystème restreint. Ces indices climatiques ont tous étés standardisés afin que leurs effets soient comparables entre les différentes populations.

Table 2. Indices utilisés pour décrire les conditions climatiques auxquelles sont soumises les différentes populations étudiées pendant la saison de non-reproduction (hiver).

Population	Secteur	Description	Indices utilisés	Notation	Référence
Cigogne blanche	10.0 – 20.0°N, -20.0 – 10.0°E	Sahel	indice de végétation	NDVI	Annexe 1 Annexe 2
	indice global	Sahel	indice de pluie au Sahel	SRI	Annexe 1 Annexe 2
Albatros à sourcils noirs (Kerguelen)	34.5 - 43.5°S, 114.5 - 151.5°E	Sud de l'Australie	température de surface de la mer	SST	Annexe 5
	indice global	Océan Pacifique	oscillation Australe	SOI	Annexe 3 Annexe 4 Annexe 5
Albatros à sourcils noirs (Géorgie du Sud)	25.5 – 31.5°S, 13.5 – 17.5°E	upwelling du Benguela	température de surface de la mer	SST	Annexe 5
	indice global	Océan Pacifique	oscillation Australe	SOI	Annexe 5

Estimation des paramètres démographiques

Le succès reproducteur

Le succès reproducteur est défini comme le pourcentage d'œufs donnant un poussin à l'envol, pour une saison de reproduction donnée. Les indices climatiques définis ci-dessus ont été utilisés dans des modèles linéaires (logiciel R, R Development Core Team 2004) pour tester la part de variabilité du succès reproducteur expliquée par l'environnement. Cependant, pour que les valeurs de pentes de ces relations entre succès reproducteur et environnement soit comparables aux relations entre survie et environnement, les résultats présentés ci-après pour le succès reproducteur (Table 5) ont été recalculés à partir de modèles linéaires avec un lien logit.

Les autres paramètres démographiques

Modèles de capture-marquage-recapture (CMR)

Les probabilités de survie et de transitions entre différents états reproducteurs sont estimées à l'aide de modèles de capture-marquage-recapture (CMR, Table 3 ; Lebreton *et al.* 1992).

Table 3. Estimations des principaux paramètres démographiques par des modèles de capture-marquage-recapture pour les différentes populations étudiées.

Paramètre	Population	Référence
survie juvénile	Cigogne blanche	Annexe 2
	Albatros à sourcils noirs (Kerguelen)	Annexe 4
recrutement	Cigogne blanche	Annexe 1
	Albatros à sourcils noirs (Kerguelen)	Annexe 4
survie adulte	Cigogne blanche	Annexe 1
	Albatros à sourcils noirs (Kerguelen)	Annexe 3 Annexe 5
	Albatros à sourcils noirs (Géorgie du Sud)	Annexe 5
transitions entre états reproducteurs	Albatros à sourcils noirs (Kerguelen)	Annexe 5
	Albatros à sourcils noirs (Géorgie du Sud)	Annexe 5

A partir d'un événement initial où un certain nombre d'individus d'une population est capturé et marqué par un code unique (marquage individuel). Ensuite, au cours de plusieurs occasions de recaptures, la présence (noté « 1 ») ou l'absence (noté « 0 ») des individus marqués est à chaque fois renseignée. On obtient ainsi des histoires de captures du type [10010110] où un individu à été capturé et marqué à t_0, n'a pas été vu à t_1 ni à t_2, à été revu à t_3, n'a pas été vu à t_4, à été vu à t_5 et t_6 mais pas à t_7. Un individu absent peut être i) mort, ii) vivant et absent de la zone de recapture, iii) présent dans zone de recapture mais pas observé. Cependant, il n'est pas possible de distinguer les individus morts des individus vivants qui ont émigrés de façon permanente de la zone de recapture (sauf dans le cas de populations strictement fermées), on parle ainsi de mortalité apparente. Si p est le taux de capture et Φ le taux de survie entre deux occasions, la probabilité de rencontrer un individu avec l'histoire de capture [10010110] s'écrit :

$$\Phi_1.(1-p_1).\Phi_2.(1-p_2).\Phi_3.p_3.\Phi_4.(1-p_4).\Phi_5.p_5.\Phi_6.p_6.[\Phi_7.(1-p_7)+(1-\Phi_7)]$$

Dans les populations naturelles, il est très rare de pouvoir recapturer tous les individus marqués à chaque occasion (probabilité de capture $p < 1$). Le fait de modéliser cette probabilité de capture dans les modèles permet en quelque sorte d'estimer le nombre d'individus qui *auraient du* être observés. Les paramètres (p et Φ) sont estimés par la méthode du maximum de vraisemblance. La valeur de paramètre qui maximise les chances d'obtenir les histoires de captures observées dans le jeu de donnée est la valeur la plus probable du paramètre. On obtient ainsi une estimation de la probabilité que les individus de la population ou d'une partie de la population aient survécus entre 2 occasions de capture données. L'utilisation de ces modèles repose cependant sur un certain nombre d'hypothèses : i) tous les

individus présents dans la population à t ont la même probabilité d'être capturés, ii) tous les individus marqués dans la population à t ont la même probabilité de survivre entre t et t_{+1}, iii) les marques ne sont pas perdues ni manquées, iv) toutes les occasions de capture sont instantanées, par rapport au temps qui sépare les occasions t et t_{+1}. Le test d'ajustement (Goodness Of Fit, GOF), à partir d'un test sur les contraintes relatives à la trap-dépendance (hypothèse i) et à la transience (hypothèse ii), permet de vérifier si un modèle où tous les paramètres varient dans le temps décrit de façon convenable le processus ayant généré les données. Le choix d'un « meilleur modèle » se fait par une procédure de sélection visant à simplifier le modèle initial (donc réduire le nombre de paramètres, *np*) tout en maximisant la quantité de variation expliquée par le modèle (réduire la déviance, Anderson *et al.* 1995, 2000 ; Burnham & Anderson 1998). On utilise le critère d'information d'Akaïke (AIC) pour discriminer les modèles entre eux selon ce principe de parcimonie avec :

$$\text{AIC} = \text{Déviance} + 2 * np$$

Lorsque la différence entre les valeurs d'AIC de deux modèles est inférieure à 2 (ΔAIC < 2) on estime que les deux modèles décrivent approximativement aussi bien les données.

Si des modèles faisant varier les paramètres en fonction du temps permettent de décrire la variabilité interannuelle contenue dans les données, ils ne parviennent pas toujours à décrire l'hétérogénéité des populations. En effet, tous les individus d'une population ne sont pas identiques et il est pertinent d'imaginer des différences de survies entre différentes catégories d'individus. Lorsque l'année de naissance est connue, des effets liés à l'âge ou à la cohorte permettent de modéliser une partie de cette hétérogénéité. Les groupes et les états offrent d'autres possibilités. Les groupes sont définis à partir d'une caractéristique constante tout au long de la vie d'un individu, permettent par exemple de coder un effet du sexe (2 groupes : mâle ou femelle). Les états rendent compte de caractéristiques qui peuvent varier d'une occasion à l'autre au cours de la vie des individus, tel que la colonie de reproduction au sein d'une métapopulation (colonie A ou colonie B), ou le succès reproducteur (échec ou succès, Lebreton & Pradel 2002). Le recrutement est ainsi modélisé à partir d'états, comme étant la probabilité de passer d'un état immature à un état reproducteur (Lebreton *et al.* 2003).

Modélisation de l'effet des indices climatiques sur les paramètres démographiques

Pour tester l'effet du climat sur les probabilités de survie et de recrutement, les indices climatiques (standardisés) sont intégrés en tant que covariables externes (*cov*) dans le meilleur modèle précédemment sélectionné. Le paramètre (θ) est donc contraint par les variations

interannuelles d'une covariable donnée, selon une relation linéaire (sur une échelle logit) de la forme :

$$\text{logit}(\theta) = \alpha + \beta * cov$$

où α représente l'ordonnée à l'origine et β la pente. L'effet de la covariable est testé à partir d'une analyse de déviance (Anodev ; Skalski *et al.* 1993) entre le modèle avec covariable (M_{cov}), le modèle temps-dépendant (M_t) et le modèle constant correspondant (M_{cst}). Il permet de tester si la part de variabilité sur θ expliquée par la covariable est significativement différente de la part de variabilité sur θ expliquée par le modèle temps dépendant, tel que, pour un modèle avec une seule covariable :

$$F = \frac{\text{Déviance}(M_{cst}) - \text{Déviance}(M_{cov})}{(\text{Déviance}(M_{cov}) - \text{Déviance}(M_t))/(n-1)}$$

avec n le nombre d'occasions où l'effet de la covariable est testé, pour une distribution Fisher-Snedecor avec 1 et n-1 degrés de liberté. La variabilité expliquée par la covariable est estimée par :

$$r^2 = \frac{\text{Déviance}(M_{cst}) - \text{Déviance}(M_{cov})}{\text{Déviance}(M_{cst}) - \text{Déviance}(M_t)}$$

L'intensité de l'impact de l'environnement sur un paramètre démographique donné peut être rapportée à la valeur absolue de la pente de la relation entre ce paramètre et l'indice climatique (standardisé) qui explique le mieux les variations du paramètre considéré.

Limites liées à la biologie des modèles d'étude

Les populations étudiées ont une stratégie d'histoire de vie de type *lent*, avec une longue durée de vie et un âge de première reproduction supérieur à un an. Dans le cas de populations où les individus ne sont recapturés que sur le site de reproduction (espèces migratrices en général, oiseaux et mammifères marins en particulier), les jeunes individus ne sont souvent pas revus avant de venir se reproduire pour la première fois, au bout d'une période d'immaturité qui peut durer plus d'une dizaine d'année chez les albatros (Weimerskirch *et al.* 1987). Cette période d'immaturité, décrite comme une phase d'émigration temporaire systématique d'une partie de la population, est une contrainte biologique particulièrement importante à prendre en compte dans les modèles puisqu'elle risque d'induire des biais dans l'estimation de la survie. En effet, la probabilité de capturer des individus qui ont émigré est égale à zéro par définition, alors qu'elle est différente de zéro pour les adultes reproducteurs.

Utiliser un modèle de CMR standard qui se base sur une probabilité de capture identique entre tous les individus reviendrait à sur- et sous- estimer la probabilité de capturer les immatures et les adultes respectivement, avec par conséquent des biais dans l'estimation de la survie (Fujiwara & Caswell 2002). Il convient donc d'utiliser un état non-observable dont la probabilité de capture est fixée à zéro (Fujiwara & Caswell 2002 ; Kendall & Nichols 2002). Lorsque l'état non-observable décrit de l'émigration temporaire liée à une période d'immaturité prolongée, la transition de l'état observable à l'état non-observable est fixée à zéro car, d'un point de vue biologique, des adultes ne peuvent pas redevenir immatures (Figure 8).

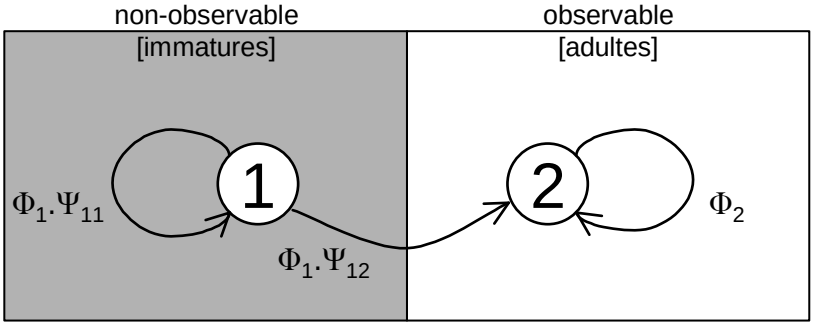


Figure 8. Utilisation d'un état non-observable pour modéliser l'émigration temporaire, cas de la période d'immaturité chez les espèces à maturité tardive. La probabilité d'être dans un état donné est définie en fonction des probabilités de survie (Φ) et de transitions (Ψ) d'un état à un autre.

Puisque les individus demeurent non-observables pendant plusieurs occasions de captures successives, les histoires de captures ne contiennent en général pas assez d'information pour estimer tous les paramètres séparément, et un certain nombre de contraintes doivent être appliquées sur les paramètres (Kendall & Nichols 2002). Ainsi, il ne sera pas possible d'obtenir la survie annuelle des immatures (Φ_1) et l'estimation de survie pour l'état non-observable représente une survie globale (S_1) sur toute la durée de la période d'immaturité (Δt). Si on fait l'hypothèse d'une survie constante au cours de cette période d'immaturité, la survie annuelle moyenne des individus immatures peut être déduite selon :

$$\Phi_1 = \sqrt[\Delta t]{S_1}$$

A partir de l'observation que la mortalité juvénile a lieu principalement pendant les premiers mois qui suivent l'envol des poussins (Naef-Daenzer *et al.* 2001 ; Barbraud *et al.* 2003 ; Daunt *et al.* 2007), j'ai fait l'hypothèse que la mortalité des immatures a principalement lieu

la première année (survie juvénile, Φ_{juv}), et que la survie au-delà de cette première année est égale à la survie adulte (Φ_2) [1], tel que :

$$\Phi_{juv} = \frac{S_1}{\Phi_2^{\Delta t - 1}}$$

Cependant, l'ajout d'un état non-observable ne résout pas toutes les difficultés liées à l'estimation des paramètres de survie juvénile et de recrutement chez des espèces à longue durée de vie présentant une maturité très retardée. Chez l'Albatros à sourcils noirs, dont l'âge de première reproduction peut atteindre 15 ans (ce qui représente une situation extrême par rapport à la majorité des espèces utilisées dans des études de survie juvénile et de recrutement), la survie juvénile chute dramatiquement au cours des 15 dernières années en même temps que le recrutement augmente, alors que la survie adulte reste stable (Figure 9). Au cours de la dernière décennie, aucune cause biologique connue ne semble pouvoir expliquer *a priori* ces patrons de variations de la survie et du recrutement.

[1] Afin de faciliter les comparaisons entre les populations de Cigogne blanche et d'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen, les résultats présentés par la suite sont basés sur les contraintes décrites ci-dessus, pour les deux populations. Les modèles de survie immature et de recrutement de l'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen présentés dans l'Annexe 4 sont basés sur des contraintes un peu différentes, pour répondre aux corrections récentes proposées par les relecteurs de la revue *Ecology*. Les résultats sont identiques entre les deux approches.

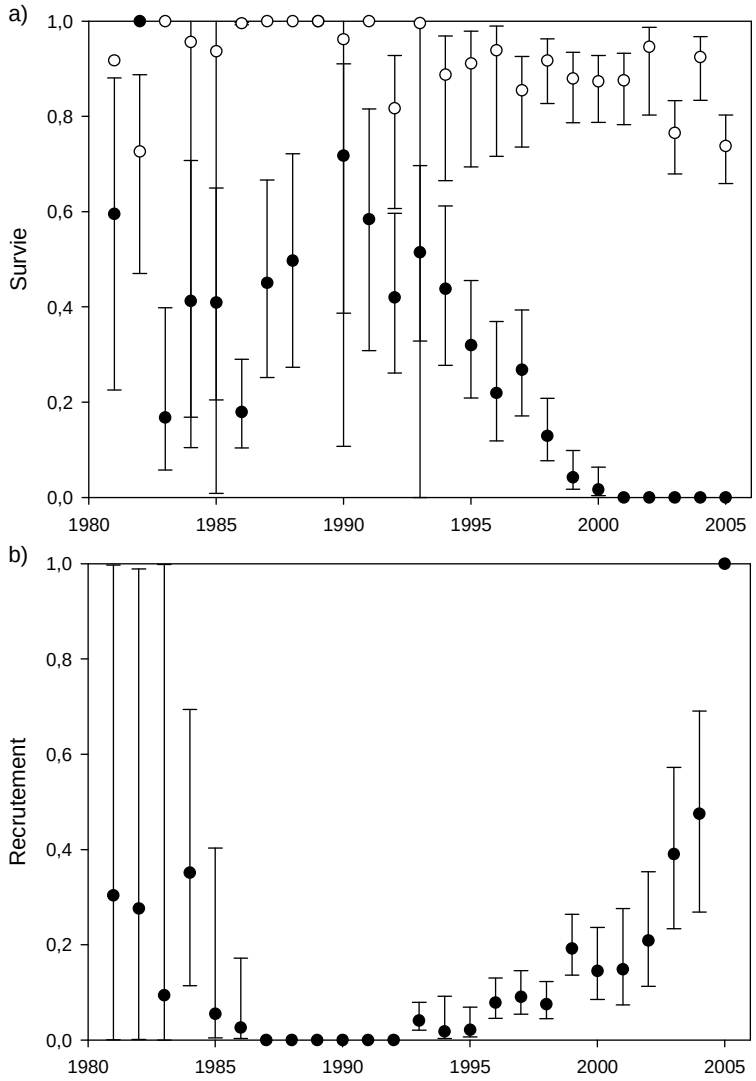


Figure 9. Estimation de la survie juvénile (a, ●), de la survie adulte (a, ○) et du recrutement (b) chez l'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen pour les cohortes nées entre 1980 et 2005.

Pour tester si ces patrons peuvent être produits par le modèle, en réponse à la structure des données (individus non-observables pendant une longue période), ou bien s'ils résultent d'une variabilité intrinsèque à la population, j'ai simulé un jeu de données reprenant la structure d'âge de la population d'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen avec des paramètres de survie et de recrutement constants au cours du temps (n = 50000 histoires de capture simulées, S_1 = 0.30, Φ_2 = 0.94, recrutement entre 5 et 15 ans, variable selon l'âge (voir Table 4)). On observe une sous-estimation de la survie juvénile sur les 15 dernières occasions et une surestimation du recrutement sur les 10 dernières occasions de capture simulées (Figure 10), confirmant la présence d'un biais méthodologique. Par ailleurs, la survie adulte comme le recrutement ne sont pas estimable avant la sixième année, en accord avec la simulation d'individus observables à partir de la cinquième occasion de capture. Pour une cohorte donnée, la survie

juvénile (ou la survie immature) ne serait estimable sans biais qu'à partir du moment où tous les individus en vie ont recruté au sein de la colonie (Figure 10).

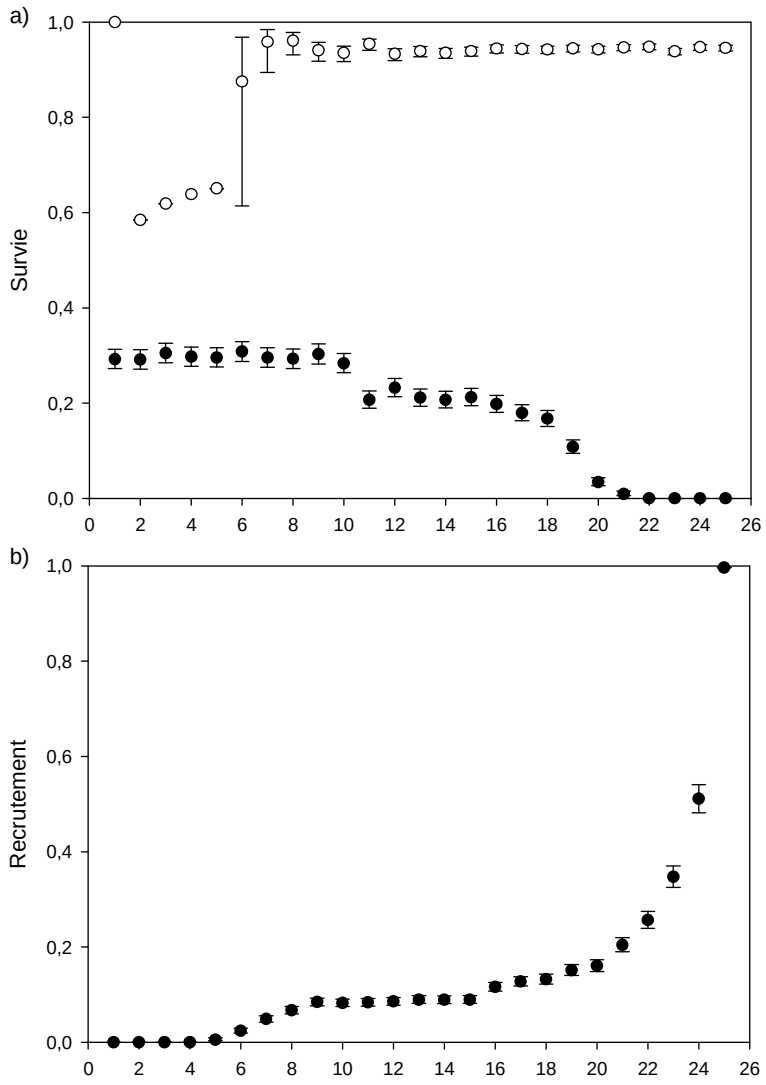


Figure 10. Estimation de (a) la survie immature (●), de la survie adulte (○) et du recrutement (b) sur un jeu de données simulant 26 cohortes ayant une structure de recrutement en fonction de l'âge calquée sur celle de l'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen.

Parmi les individus marqués mais jamais revus au cours de la période d'étude (avec par exemple une histoire de capture [100000000]), le modèle ne semble pas pouvoir distinguer les individus qui sont vivants dans l'état non-observable de ceux qui sont morts. Il apparaît en effet que tous les immatures vivants mais n'ayant pas eu le temps de recruter au sein de la population à la fin de la période d'étude soient considérés comme mort, ayant pour conséquence de sous-estimer la survie des cohortes concernées. En parallèle, le taux de recrutement est surestimé puisque la probabilité qu'un individu ait recruté est estimée par

rapport à un nombre sous-évalué d'individus vivant. Cependant, à ma connaissance très peu d'études font état de ce biais potentiel (Crespin *et al.* 2006), notamment car la plus part des études de recrutement s'intéressent à des espèces à durée de vie plus courte. Une manière de contourner ce biais consiste à ne considérer dans l'analyse que les cohortes ayant entièrement recrutées à la fin de la période d'étude. Chez l'Albatros à sourcils noirs, où 99% du recrutement observé à lieu entre 5 et 15 ans (Figure 1 de l'Annexe 4), cela revient à ne retenir que 11 cohortes sur les 25 suivies dans cette étude.

Modélisation de la dynamique des populations

Modèles matriciels (matrices de Leslie)

Au sein d'une population, tous les individus ne sont pas identiques. Les modèles matriciels de dynamique de population permettent de reconstruire la dynamique d'une population au cours du temps en prenant en compte un certain degré d'hétérogénéité entre les individus qui composent la population. Les individus naissent, grandissent, recrutent, se reproduisent, survivent… selon des paramètres démographiques propres à chaque classe d'âge et à chaque état. Ces informations sont consignées au sein d'un cycle de vie qui permet de relier les individus à la population (Caswell 2001). Le cycle de vie est traduit sous la forme d'une matrice de transition (A) où les probabilités de passer d'un état à un autre du cycle de vie sont décrites en fonction des taux vitaux propres à chaque état, tel que par exemple :

$$\begin{array}{cc} \textit{états} & \begin{array}{ccc} 1 & 2 & 3 \end{array} \\ \mathrm{A} = & \begin{pmatrix} 0.1 & 0.0 & \underline{0.5} \\ \underline{0.6} & 0.1 & 0.3 \\ 0.3 & \underline{0.9} & 0.2 \end{pmatrix} \begin{array}{c} 1 \\ 2 \\ 3 \end{array} \end{array}$$

avec par exemple la probabilité de passer de l'état 1 à l'état 2 = 0.6, de l'état 2 à l'état 3 = 0.9, de l'état 3 à l'état 1 = 0.5. De telle sorte que le nombre d'individus présents dans l'état 2 à t_{+1} correspond aux individus présents dans l'état 1 et 3 à t qui ont survécu entre t et t_{+1} et qui sont passés dans l'état 2, plus les individus présents dans l'état 2 à t qui ont survécu entre t et t_{+1} et qui sont restés dans l'état 2. On considère que les individus nés à t rentrent dans la population à t_{+1} (pre-breeding census). Pour une matrice constante où les taux vitaux sont identiques d'un pas de temps à l'autre, le nombre d'individus présents dans la population à t_{+1} est défini par :

$$\mathrm{n}(t_{+1}) = \mathrm{A.n}(t)$$

La valeur propre de la matrice (dominant eigenvalue) rend compte du taux de croissance de la population (λ). L'analyse prospective va permettre de tester comment se comporte la population si un des taux vitaux variait, alors que l'analyse rétrospective vise à retracer la réponse de la population à un changement observé des taux vitaux. Cependant, le taux de croissance en lui-même n'apporte qu'une information réduite sur la dynamique de la population. En complément, les analyses de sensibilité permettent d'estimer la sensibilité des différents taux vitaux à une perturbation donnée, de comprendre quels sont les paramètres qui contrôlent la dynamique de la population et de prédire l'impact d'un changement des taux vitaux sur cette dynamique. On distingue la sensibilité, qui est une mesure absolue de la contribution d'un paramètre, de l'élasticité qui constitue une valeur relative de la contribution entre les différents taux vitaux d'une population.

Considérer une matrice constante est une vision simpliste de la dynamique d'une population puisque les taux vitaux sont rarement constants au cours du temps et sont généralement soumis aux variations de leur environnement. Ces perturbations des taux vitaux peuvent être décrites par l'ajout d'une certaine variabilité dans les modèles : la stochasticité environnementale permet de faire varier les taux vitaux d'un pas de temps à un autre en réponse à des fluctuations de conditions environnementales par exemple, alors que la stochasticité démographique considère des différences aléatoires de taux vitaux entre les individus. L'ajout de stochasticité environnementale dans les matrices a été considéré de deux manières : (i) la valeur annuelle des taux vitaux est tirée dans une loi béta définie à partir de la valeur moyenne et de l'écart type estimés pour ces taux vitaux par les modèles de CMR ; et (ii) la valeur annuelle des taux vitaux est obtenue à partir des relations linéaires décrites précédemment entre les paramètres démographiques et les indices climatiques (voir Table 5), pour une valeur d'indice climatique tirée dans une loi normale définie à partir de la valeur moyenne et de l'écart type observé pour cet indice au cours de la période d'étude. L'effet potentiel des changements climatiques sur la dynamique des populations a pu être examiné grâce à différents scénarios prospectifs simples testant l'augmentations de la valeur moyenne ou de la variabilité des indices climatiques qui affectent les populations.

Si les matrices constantes permettent de retracer les taux de croissance observés des populations, l'ajout de stochasticité issue des modèles de CMR (relations avec les indices climatiques) conduit à des estimations du taux de croissance des populations qui ne sont biologiquement pas toujours pertinentes. Une phase de validation approfondie des modèles

devrait permettre de préciser les estimations. Mais cette première approche des matrices stochastiques pose le problème d'une description trop simpliste des relations liant les populations aux variations des indices climatiques. Il est évident que la relation non-linéaire entre la survie des cigognes et les conditions hivernales au Sahel ne peut pas être correctement décrite à partir de la relation linéaire retenue (voir Annexe 2). De la même manière, il aurait fallu pouvoir prendre en compte la cyclicité de certains phénomènes climatiques tels que le SOI qui a une périodicité marquée de 3-4 ans.

Description des cycles de vie

A partir des principaux traits d'histoire de vie des espèces et des paramètres démographiques estimés par les modèles de CMR, nous avons pu construire un cycle de vie pour les populations de Cigogne blanche (Figure 11) et d'Albatros à sourcils noirs (Figure 12). Ils contiennent tous deux une phase immature de plusieurs années au cours de laquelle les individus vont recruter vers un état premier reproducteur (1R). Au bout d'un an, ces premiers reproducteurs deviennent des reproducteurs expérimentés (Rexp) ou des non-reproducteurs (NR, chez l'albatros seulement). Pour les deux populations, l'immigration (Im) est codée comme une certaine proportion de la taille de la population de reproducteurs à *t*. L'émigration n'est pas codée de manière indépendante puisqu'elle est par définition prise en compte dans l'estimation de la survie apparente. Les matrices de Leslie pour ces deux populations (Cigogne blanche : Matrice 1 et Albatros à sourcils noirs : Matrice 2) ont été codées à partir des principaux taux vitaux obtenus par les modèles de CMR définis Table 4.

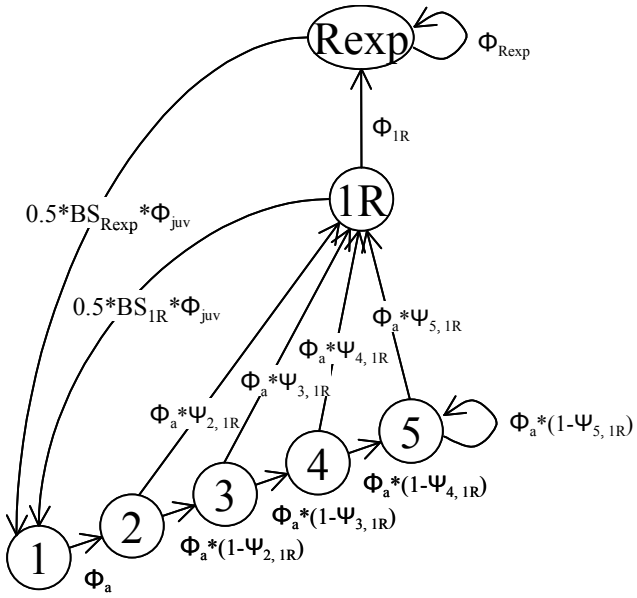


Figure 11. Cycle de vie de la Cigogne blanche.

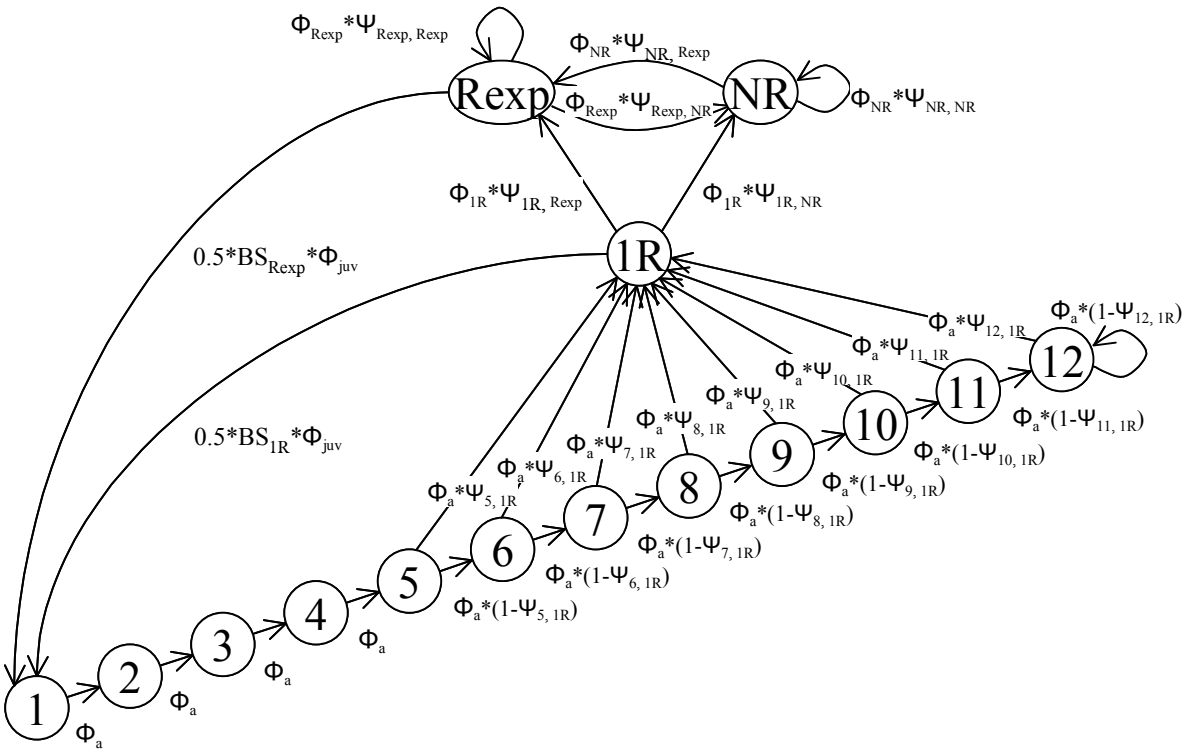


Figure 12. Cycle de vie de l'Albatros à sourcils noirs.

Matrice 1. Matrice de Leslie de la Cigogne blanche (d'après Figure 11).

$$A_{cig} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.5*BS_{1R}*\Phi_{juv} & 0.5*BS_{Rexp}*\Phi_{juv} \\ \Phi_a & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \Phi_a*(1-\Psi_{2,1R}) & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \Phi_a*(1-\Psi_{3,1R}) & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \Phi_a*(1-\Psi_{4,1R}) & \Phi_a*(1-\Psi_{5,1R}) & 0 & 0 \\ 0 & \Phi_a*\Psi_{2,1R} & \Phi_a*\Psi_{3,1R} & \Phi_a*\Psi_{4,1R} & \Phi_a*\Psi_{5,1R} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \Phi_{1R}+Im & \Phi_{Rexp}+Im \end{pmatrix}$$

Matrice 2. Matrice de Leslie de l'Albatros à sourcils noirs (d'après Figure 12).

$$A_{alba} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0.5*BS_{1R}*\Phi_{juv} & 0.5*BS_{Rexp}*\Phi_{juv} & 0 \\ \Phi_a & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \Phi_a & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \Phi_a & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \Phi_a & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \Phi_a*(1-\Psi_{4,1R}) & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & \Phi_a*(1-\Psi_{11,1R}) & \Phi_a*(1-\Psi_{12,1R}) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \Phi_a*\Psi_{4,1R} & \dots & \Phi_a*\Psi_{11,1R} & \Phi_a*\Psi_{12,1R} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & \Phi_{1R}*\Psi_{1R,Rexp}+Im & \Phi_{Rexp}*\Psi_{Rexp,Rexp}+Im & \Phi_{NR}*\Psi_{NR,Rexp} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & \Phi_{1R}*\Psi_{1R,NR} & \Phi_{Rexp}*\Psi_{Rexp,NR} & \Phi_{NR}*\Psi_{NR,NR} \end{pmatrix}$$

Table 4. Taux vitaux retenus pour modéliser la dynamique de population de la Cigogne blanche et de l'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen.

Paramètres	Description	Cigogne blanche	Albatros à sourcils noirs
Φ_{juv}	survie juvénile	0.737	0.554
Φ_{a}	survie adulte moyenne	0.784	0.891
Φ_{1R}	survie adulte - 1er reproducteur	0.705	0.774
Φ_{Rexp}	survie adulte –reproducteur expérimenté	0.809	0.943
Φ_{NR}	survie adulte – non reproducteur	-	0.838
BS_{1R}	succès reproducteur - 1er reproducteur	2.663	0.548
BS_{Rexp}	succès reproducteur – reproducteur expérimenté	2.984	0.752
$\Psi_{1,1R}$	recrutement à 1 an	0.000	0.000
$\Psi_{2,1R}$	recrutement à 2 ans	0.062	0.000
$\Psi_{3,1R}$	recrutement à 3 ans	0.188	0.000
$\Psi_{4,1R}$	recrutement à 4 ans	0.209	0.000
$\Psi_{5,1R}$	recrutement à 5 ans	0.049	0.069
$\Psi_{6,1R}$	recrutement à 6 ans	0.000	0.069
$\Psi_{7,1R}$	recrutement à 7 ans	0.000	0.069
$\Psi_{8,1R}$	recrutement à 8 ans	0.000	0.190
$\Psi_{9,1R}$	recrutement à 9 ans	0.000	0.190
$\Psi_{10,1R}$	recrutement à 10 ans	0.000	0.190
$\Psi_{11,1R}$	recrutement à 11 ans	0.000	0.190
$\Psi_{12,1R}$	recrutement à 12 ans	0.000	0.033
$\Psi_{1R,NR}$	transition 1er reproducteur - non reproducteur	-	0.181
$\Psi_{Rexp,NR}$	transition reproducteur expérimenté - non reproducteur	-	0.103
$\Psi_{NR,Rexp}$	transition non reproducteur - reproducteur expérimenté	-	0.917
Im	immigration	0.086	0.067

Discussion des résultats

Estimation et covariation des paramètres démographiques

Relation entre succès reproducteur et survie

Les valeurs des paramètres démographiques estimés pour les différentes populations sont présentées dans la Table 5. Si on représente les différentes populations étudiées en fonction de leur succès reproducteur et de leur survie (Figure 13), on retrouve comme attendu des valeurs de survie adulte élevées (> 0.70) caractéristiques des populations ayant une stratégie d'histoire de vie *lente*. Pour replacer ces différentes populations sur un gradient, l'Albatros à sourcils noirs de Géorgie du Sud présente les caractéristiques les plus longévive, suivi par l'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen et enfin la Cigogne blanche. Cependant, la population de Cigogne blanche se distingue fortement des autres populations par une fécondité beaucoup plus élevée, tout en gardant une survie adulte importante. On retrouve la distinction entre un modèle longévif à forte fécondité (cigogne) et un modèle longévif à faible fécondité (albatros) utilisée par Erikstad *et al.* (1998). Pour les modèles à forte fécondité, il est prédit qu'à partir du moment où les individus vont se reproduire, la valeur de la reproduction en terme de fitness sera importante. A l'inverse, la fitness associée à un épisode de reproduction sera faible pour les modèles à faible fécondité.

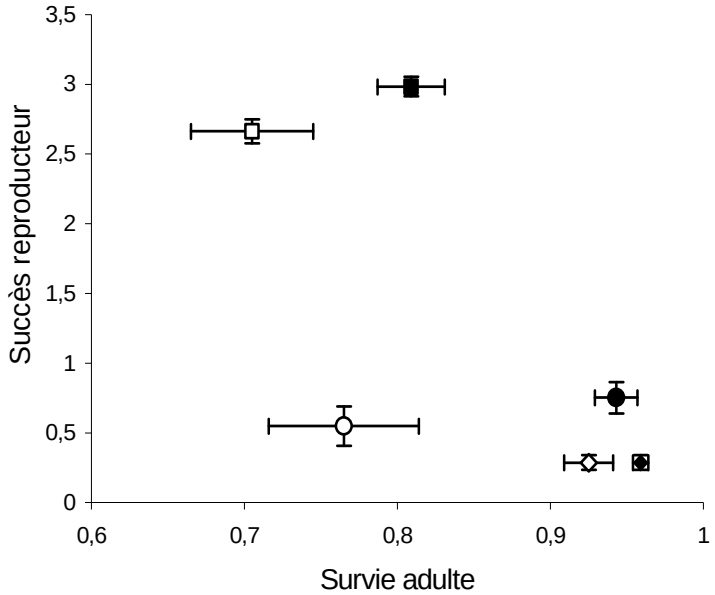


Figure 13. Représentation des populations étudiées en fonction du succès reproducteur et de la survie adulte : Cigogne blanche (□), Albatros à sourcils noirs de Kerguelen (○) et de Géorgie du Sud[1] (◇) ; symboles blancs : premiers reproducteurs, noirs : reproducteurs expérimentés. [1]Valeur de succès reproducteur d'après (Prince *et al.* 1994), arbitrairement identique pour les deux classes.

Importance de l'expérience de reproduction

La première occasion de reproduction semble être un événement important chez la Cigogne blanche et l'Albatros à sourcils noirs (Figure 13). Les individus qui se reproduisent pour la première fois ont un succès reproducteur plus faible et une probabilité de survivre jusqu'à la saison suivante qui est également plus faible que pour des individus se reproduisant pour la seconde fois au moins (reproducteurs expérimentés). Deux hypothèses principales sont généralement retenues pour expliquer cette amélioration des performances au cours de la vie reproductrice des individus. L'amélioration progressive de l'efficacité de recherche alimentaire et de la synchronisation des activités de la reproduction au sein du couple serait liée à l'apprentissage (Curio 1983 ; Greig *et al.* 1983 ; Forslund & Pärt 1995), ou à la sélection naturelle qui réduirait au cours du temps la proportion d'individus de moins bonne qualité (en terme de reproduction et de survie) au sein des cohortes (Curio 1983 ; Cam & Monnat 2000 ; Barbraud & Weimerskirch 2005).

Si les premiers reproducteurs se reproduisent en moyenne moins bien que les individus expérimentés, la variance autour du succès reproducteur n'est pas dépendante de l'expérience chez la Cigogne blanche (Annexe 1) aussi bien que chez l'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen (Annexe 3). Il est donc probable que *tous* les individus se reproduisent moins bien la première fois et qu'ils améliorent *tous* leurs performances au cours des épisodes de reproduction suivants, en accord avec l'hypothèse d'un apprentissage. Par ailleurs, la mortalité est particulièrement importante l'hiver suivant la première reproduction, bien que les individus inexpérimentés aient produit en moyenne moins de jeunes que les individus expérimentés. Le coût de la première reproduction serait donc particulièrement élevé puisque ces adultes inexpérimentés ne semblent pas capables de faire face au surcoût énergétique imposé par la reproduction sans dégrader leur condition corporelle, ce qui expliquerait la faible survie hivernale observée. Cependant, il semble que ce coût de la reproduction soit très variable d'un individu à l'autre puisque la variance autour de la survie des premiers reproducteurs est forte, chez la Cigogne blanche (Annexe 1) aussi bien que chez l'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen (Annexe 3). Il est donc très probable que les individus ayant subis les plus forts coûts de reproduction meurent l'hiver suivant. Chez l'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen, les individus qui échouent lors de la première reproduction peuvent généralement être associés à un investissement moins long dans la reproduction (car la majorité des échecs ont lieu pendant l'incubation (Weimerskirch et al., *données non publiées*) par rapport aux individus qui mènent leur première reproduction à terme. Nous avons mis en

évidence que ces premiers reproducteurs en échec ont une probabilité de survivre plus forte que les individus qui ont réussi à élever un poussin (Table 5 et Annexe 5). Par conséquent, une telle différence de survie entre la première reproduction et les occasions suivantes suggèrerait l'existence d'un processus de sélection favorisant des coûts de reproduction faibles, c'est à dire des individus capables de maximiser leur survie. Nous savons aussi que la survie adulte est un paramètre déterminant pour la dynamique des espèces à longue durée de vie (Sæther & Bakke 2000 ; Caswell 2001). Ce processus de sélection serait donc vraisemblablement contrôlé par la nécessité de restreindre l'investissement reproducteur pour maintenir un taux de mortalité faible, afin de préserver la fitness des individus. Il est intéressant de noter que l'augmentation de la survie avec l'expérience de reproduction coïncide avec une amélioration du succès reproducteur moyen, suggérant une diminution de la proportion des individus de moins bonne qualité au sein des cohortes (Curio 1983 ; Forslund & Pärt 1995 ; Cam & Monnat 2000 ; Barbraud & Weimerskirch 2005). Nos résultats suggèrent que la première reproduction pourrait constituer ce filtre sélectif car les jeunes adultes deviennent expérimentés dès la seconde occasion de reproduction.

Cependant, si l'effet de l'expérience semble très marqué pour les populations de Cigogne blanche et d'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen, cet effet ressort de façon moins prononcé dans la population d'Albatros à sourcils noirs de Géorgie du Sud, au moins sur la survie (le succès reproducteur n'a pas été estimé, Table 5 et Annexe 5). La distinction entre le premier épisode de reproduction et les épisodes de reproduction suivants y est peut être définie avec moins de précision et la présence d'oiseaux expérimentés dans le groupe des premiers reproducteurs conduirait ainsi à une atténuation de l'effet de l'expérience. Mais il est également possible que le processus de sélection au moment de la première reproduction soit moins fort qu'à Kerguelen. L'environnement très variable de la Géorgie du Sud risque d'avoir des conséquences importantes sur le coût de la reproduction puisque, pour un même investissement parental, le succès de la reproduction sera très différent d'une année à l'autre en fonction des ressources disponibles. La pression de sélection sur les premiers reproducteurs serait donc très hétérogène d'une année à l'autre et l'élément déterminant serait alors la première reproduction dans des conditions défavorables, plus que la première reproduction en tant que telle. Par ailleurs, l'âge observé de première reproduction est deux ans plus tardif en Géorgie du Sud qu'à Kerguelen (respectivement 10.81 ans, SD = 2.36 et 8.84 ans, SD = 2.44), en accord avec une survie adulte plus élevée en Géorgie du Sud. Il est probable que cette période d'immaturité plus longue soit contrainte par la nécessité

d'atteindre un seuil de condition corporelle plus élevé pour commencer à se reproduire, une hypothèse également appuyée par la taille plus importante des oiseaux de Géorgie du Sud (Waugh *et al.* 1999). Une telle tactique pourrait être considérée comme une réponse prudente à une variabilité environnementale importante, permettant aux individus de Géorgie du Sud de réduire les coûts reproductifs.

Table 5. Résumé des estimations et des relations retenues entre les indices climatiques et les paramètres démographiques pour les populations étudiées. Les indices climatiques sont standardisés et leur effet est décrit par des modèles linéaires tel que : Logit (Paramètre) = a + Pente*Indice. Avec 1R : reproducteurs non expérimentés, Rexp : reproducteurs expérimentés, NR : adultes non reproducteurs (s'étant déjà reproduit au moins une fois), pour les indices climatiques voir Table 1 et Table 2. Les estimations sont présentées ± SE.

Population	Paramètre	Estimation	Indice	Région	saison	Période	Pente	r²	Référence
Cigogne blanche	succès reproducteur 1R	2.663 (0.087)	Pp	Charente maritime	été (élevage du poussin)	1992-2003 (n = 12)	0.531 (0.151)[a]	0.401	Annexe 1
	succès reproducteur Rexp	2.984 (0.070)	Pp	Charente maritime	printemps	1992-2003 (n = 12)	0.531 (0.151)[a]	0.401	Annexe 1
	survie juvénile	0.598 (0.041)	SRI	Sahel	saison des pluies (été)	1981-2002 par fenêtres de 10 ans	maxi : 1.042 (0.226)[b]	0.710 [b]	Annexe 2
	recrutement	0.129 (0.035)	-	-	-	1984-2002 (n = 19)	-	-	Annexe 2
	survie adulte 1R	0.705 (0.040)	-	-	-	1994-2003 (n = 10)	-	-	Annexe 1
	survie adulte Rexp	0.809 (0.022)	-	-	-	1994-2003 (n = 10)	-	-	Annexe 1
	survie adulte	0.784 (0.013)	SRI	Sahel	saison des pluies (été)	1981-2002 par fenêtres de 10 ans	maxi : 1.042 (0.226)[b]	0.710 [b]	Annexe 2

[a] valeur différente de celle figurant dans l'annexe correspondante puisque les paramètres de la relation ont été recalculés pour un modèle logit afin que les pentes soient comparables entre les différents modèles.
[b] période 1984-1993.

Table 5. (Suite).

Population	Paramètre	Estimation	Indice	Région	saison	Période	Pente	r²	Référence
Albatros à sourcils noirs (Kerguelen)	succès reproducteur 1R	0.548 (0.142)	SSTA	plateau continental de Kerguelen	printemps (incubation)	1992-2003 (n = 12)	0.265 (0.125)[a]	0.724 [a]	Annexe 3
	succès reproducteur Rexp	0.752 (0.111)	SSTA	plateau continental de Kerguelen	printemps (incubation)	1992-2003 (n = 12)	0.265 (0.125)[a]	0.724[a]	Annexe 3
	survie juvénile	0.554 (0.071)[c]	succès reproducteur	-	été	1981-1991 (n = 11)	0.812 (0.180)[c]	0.520[c]	Annexe 4
	recrutement	0.115 (0.017)[c]	SOI	indice global	hiver	1985-2004 (n = 20)[d]	0.359 (0.168)[c]	0.380[c]	Annexe 4
	survie adulte 1R	0.765 (0.049)	SOI	indice global	hiver	1992-2002 (n = 12)	-1.021 (0.343)	0.626	Annexe 3
	survie adulte 1R, échec	0.781 (0.034)	SST	Sud de l'Australie	printemps (incubation)	1990-2004 (n = 15)	-0.572 (0.235)	0.360	Annexe 5
	survie adulte 1R, succès	0.758 (0.033)	SOI	indice global	été (élevage du poussin)	1990-2004 (n = 15)	-0.372 (0.208)	0.250	Annexe 5
	survie adulte Rexp	0.943 (0.014)	-	-	-	1992-2002 (n = 12)	-	-	Annexe 3
	survie adulte Rexp, échec	0.894 (0.009)	-	-	-	1980-2004 (n = 25)	-	-	Annexe 5
	survie adulte Rexp, succès	0.925 (0.004)	-	-	-	1980-2004 (n = 25)	-	-	Annexe 5
	survie adulte NR	0.838 (0.020)	-	-	-	1980-2004 (n = 25)	-	-	Annexe 5
Albatros à sourcils noirs (Géorgie du Sud)	survie adulte 1R	0.925 (0.016)	SST	upwelling du Benguela	hiver	1990-2004 (n = 15)	-0.866 (0.308)	0.320	Annexe 5
	survie adulte Rexp	0.959 (0.003)	-	-	-	1980-2004 (n = 25)	-	-	Annexe 5
	survie adulte NR	0.898 (0.005)	SST	Iles Orcades du Sud	été - automne	1980-2004 (n = 25)	-1.593 (0.171)	0.250	Annexe 5

[a] valeur différente de celle figurant dans l'annexe correspondante puisque les paramètres de la relation ont été recalculés pour un modèle logit afin que les pentes soient comparables entre les différents modèles.
[c] valeur différente de celle figurant dans l'annexe correspondante puisque les estimations ont été obtenues par des modèles ayant des contraintes initiales différentes (voir note en bas de la page 31).
[d] pour 11 cohortes seulement.

Relations entre indices climatiques et paramètres démographiques

L'environnement semble principalement agir de manière indirecte sur les espèces à longue durée de vie (stratégie *lente*), telles que les grands herbivores et les oiseaux marins notamment, à travers une modification de l'abondance et de la qualité des ressources disponibles pour ces espèces. Dans l'Océan Atlantique, il a été démontré que la variabilité climatique résultant du NAO avait une influence sur le développement phytoplanctonique, sur la distribution et l'abondance des populations de zooplancton aussi bien que sur les stocks de

poissons (croissance, mortalité), avec à terme des répercussions sur les prédateurs supérieurs qui s'en nourrissent tels que les oiseaux marins (Aebischer *et al.* 1990 ; Stenseth *et al.* 2004 ; Frederiksen *et al.* 2006). Cependant, les ressources dont dépendent ces espèces sont souvent difficiles à quantifier, principalement dans les écosystèmes marins. Les données climatiques constituent donc un indice de la variabilité environnementale à laquelle sont soumises les populations (Stenseth *et al.* 2003 ; Forchhammer & Post 2004). Entre un épisode climatique donné et son impact sur une population, un décalage (ou « lag ») de quelques semaines à quelques mois est généralement observé (selon l'écosystème et le niveau trophique auquel se nourrissent les individus), le temps de l'intégration du signal climatique au sein du réseau trophique (Chen & Wise 1999). Une première étape consiste donc à étudier les liens entre des contraintes météorologiques et la ressource disponible pour les individus, pour un écosystème donné.

La population de Cigogne blanche

Sur son aire de reproduction, la population de Cigognes blanches du marais de Brouage semble bénéficier de la présence de pluie au printemps (Table 5). Les précipitations semblent en effet être un paramètre prépondérant pour la productivité des zones humides, qui influence la quantité aussi bien que l'accessibilité des insectes, des amphibiens et des écrevisses dont se nourrissent les cigognes (Géroudet 1994 ; Barbraud & Barbraud 1997 ; Barbraud *et al.* 2002). Sur les zones d'hivernage au Sahel, les précipitations (Figure 14) vont intégralement déterminer le développement de la végétation et l'abondance des espèces qui s'en nourrissent. La production agricole est également très reliée à la saison des pluies (Stige *et al.* 2006).

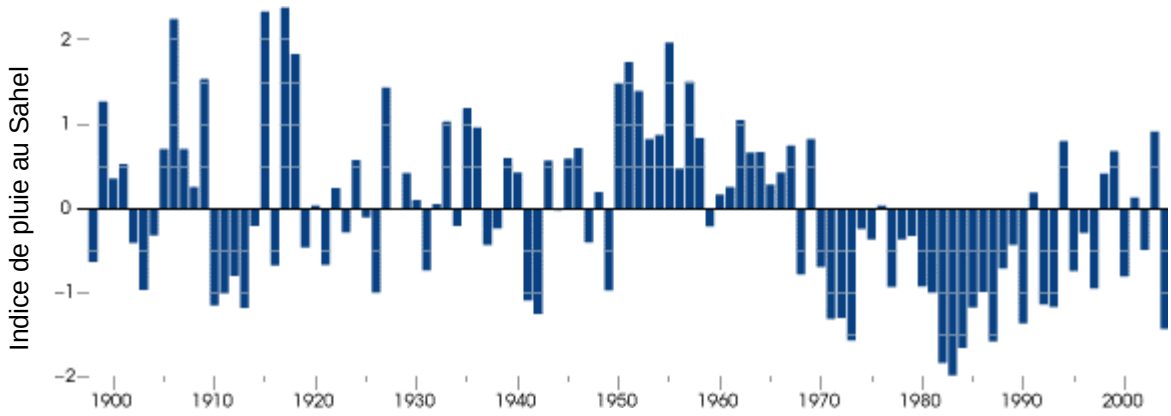


Figure 14. Variations de l'indice de pluie au Sahel (SRI) au cours du dernier siècle. D'après earth observatory, NASA (http://earthobservatory.nasa.gov/Study/Desertification/desertification2.html).

Dans cette région semi-désertique, la pluie a longtemps été un élément limitant pour les cigognes (Kanyamibwa *et al.* 1990, 1993 ; Barbraud *et al.* 1999 ; Schaub *et al.* 2005), ainsi que pour plusieurs autres populations d'oiseaux migrateurs du paléactique (Peach *et al.* 1991 ; Newton 2004, 2007 ; Cowley & Siriwardena 2005 ; Grosbois *et al.* 2006). Cet impact très marqué coïncide avec un épisode de sécheresse important qui a eu lieu depuis le milieu des années 1970 jusqu'à la fin des années 1990 (L'Hote *et al.* 2002 et Figure 14). Les conditions récentes plus humides (Ozer *et al.* 2003) semblent êtres devenues moins contraignantes pour la population de cigognes que nous avons étudié (Figure 15 et Annexe 2). On observe une diminution progressive de l'impact des conditions au Sahel sur la survie des cigognes en même temps qu'une augmentation progressive des précipitations sur la zone (Figure 15), résultant de processus non-linéaires entre les populations et leur environnement (Annexe 2).

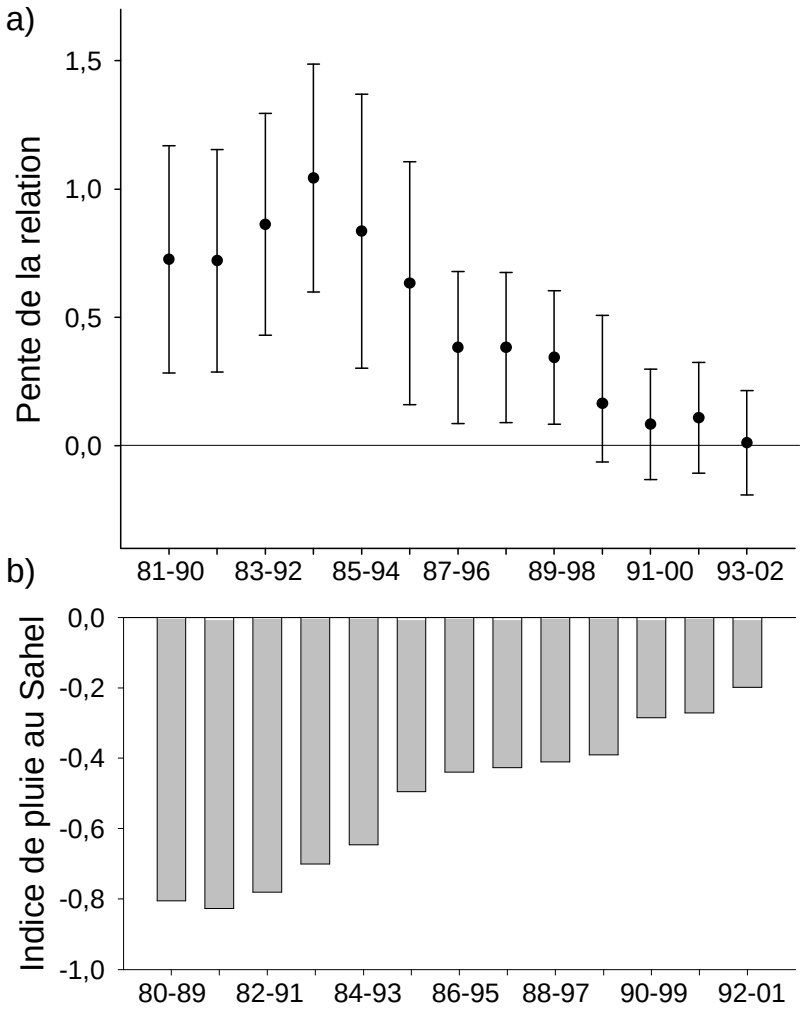


Figure 15. Corrélations entre la survie des cigognes et l'indice de pluie au Sahel (SRI) sur des fenêtres mobiles successives de 10 ans. a) Valeur de la pente de la relation entre survie et SRI pour chacune des fenêtres de 10 ans considérées. b) SRI de juillet à septembre moyenné sur les 10 ans des fenêtres considérées. Voir l'Annexe 2 pour plus de détails sur la méthode.

Si la plasticité phénotypique permet en général aux individus de faire face à une certaine variabilité environnementale sans être affecté, au-delà d'un certain seuil, le coût nécessaire pour compenser un environnement défavorable ne peut plus être équilibré par des ressources devenues insuffisantes. Par exemple, prenons arbitrairement un individu qui passe sept heures par jour à s'alimenter dans des conditions normales de ressource (pour un coût de recherche alimentaire mesuré uniquement en heures). Admettons que les conditions se dégradent un peu et qu'il lui faille maintenant une demi-heure de plus pour acquérir la même quantité de ressources. Il est probable que cet individu décide de prendre cette demi-heure de plus par jour à s'alimenter pour maintenir un apport énergétique optimal. Par contre, si les conditions se dégradent encore, jusqu'à nécessiter douze heures de recherche alimentaire quotidiennes, il n'est pas certain que l'individu considéré soit en mesure d'acquérir les ressources nécessaires à sa survie et / ou à sa reproduction. Pour cette population de cigognes, ce seuil a probablement du être atteint au début de la période d'étude, où un effet marqué des conditions de pluie au Sahel sur la survie refléterait une difficulté des individus à trouver les ressources nécessaires à leur survie.

Les populations d'Albatros à sourcils noirs

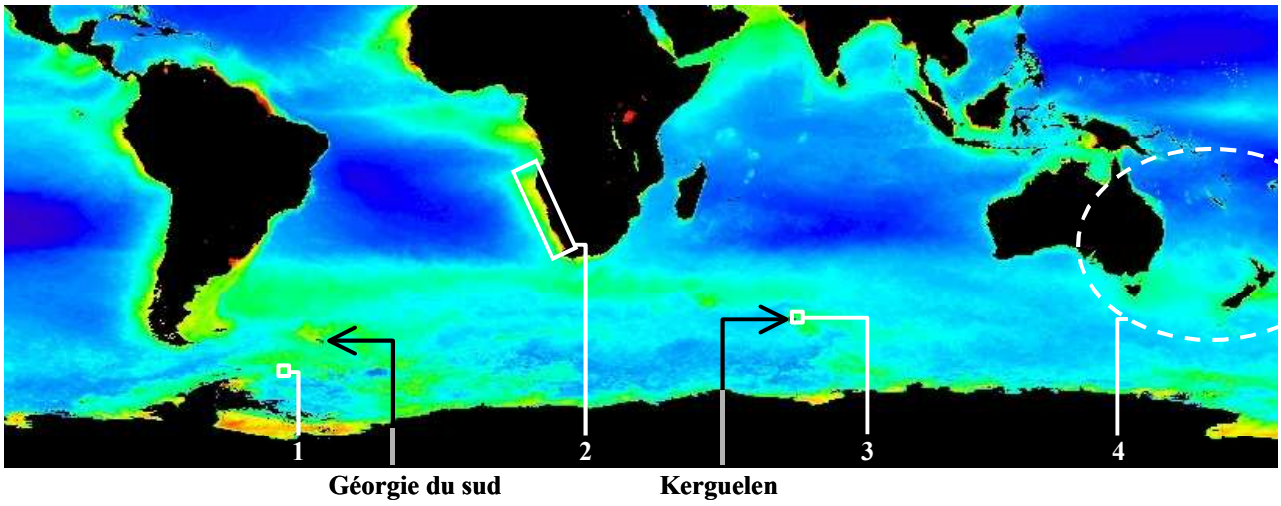


Figure 16. Localisation de Kerguelen, de la Géorgie du Sud et des principaux secteurs de l'océan retenus pour avoir une influence sur les populations d'Albatros à sourcils noirs de Géorgie du Sud (1 : Orcades du Sud, et 2 : upwelling du Benguela) **et de Kerguelen** (3 : plateau continental de Kerguelen, et 4 : extrême Ouest du bassin Pacifique Sud).

Nous avons observé que des anomalies froides de température de la surface de la mer aux Orcades du Sud (Figure 16-1) semblent avoir un effet positif pour la population d'Albatros à sourcils noirs de Géorgie du Sud (Table 5). Une anomalie thermique froide en surface

correspond à une augmentation de la profondeur de la couche de mélange, c'est à dire que des masses d'eaux profondes, plus froide et riche en nutriments, vont rejoindre la couche euphotique (où la lumière pénètre, Behrenfeld *et al.* 2006). Ces nutriments vont donc devenir disponibles pour le phytoplancton et ainsi favoriser la production primaire puis la production secondaire. Un tel effet négatif des anomalies chaudes a également été mis en évidence chez plusieurs autres populations d'oiseaux marins dans le Sud de l'Océan Indien (Guinet *et al.* 1998 ; Barbraud & Weimerskirch 2003 ; Inchausti *et al.* 2003 ; Jenouvrier *et al.* 2003) dans le Nord de l'Océan Atlantique (Kitaysky & Golubova 2000 ; Thompson & Ollason 2001 ; Durant *et al.* 2003 ; Frederiksen *et al.* 2004 ; Grosbois & Thompson 2005 ; Harris *et al.* 2005 ; Sandvik *et al.* 2005) et également chez certaines populations de l'Océan Pacifique (Veit *et al.* 1997 ; Kitaysky & Golubova 2000). De la même manière, les systèmes d'upwelings bénéficient d'une productivité exceptionnelle liée à des remontées d'eaux froides riches en nutriments. En effet, on observe une relation négative entre la température de la surface de la mer au niveau de l'upwelling du Benguela, sur la côte sud-ouest de l'Afrique (Figure 16-2), et la survie des Albatros à sourcils noirs hivernant dans cette région (Table 5). L'oscillation El Niño / La Nina est un phénomène climatique majeur qui se déroule dans l'Océan Pacifique équatorial qui a des répercussions à l'échelle de la planète entière (IPCC 2001). Un épisode El Niño (valeur de SOI < 0) caractérise une anomalie thermique chaude au niveau de la côte péruvienne alors que l'Ouest du bassin Pacifique Sud subi plutôt des conditions froides (Kwok & Comiso 2002). La population d'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen, connue pour hiverner au Sud de l'Australie (Weimerskirch *et al.* 1985 ; Cherel *et al.* 2000), doit donc bénéficier de ces conditions froides au Sud de l'Australie lors des épisodes El Niño.

Par contre, on détecte une relation différente (positive) entre le succès reproducteur de l'Albatros à sourcils noirs et les anomalies de température au niveau du plateau continental de l'île de Kerguelen (Pinaud & Weimerskirch 2002, Table 5, Figure 16-5). Contrairement à de nombreuses autres espèces de Procellariiformes, les Albatros à sourcils noirs de Kerguelen ne s'alimentent pendant l'été que sur le secteur du plateau continental (Pinaud & Weimerskirch 2002). Au milieu de l'océan, l'île de Kerguelen présente une configuration océanographique particulière : le contournement de cette masse insulaire par les courants marins va engendrer des turbulences propices à une production primaire plus importante que dans le reste de l'océan alentour (Blain *et al.* 2001, Figure 16). Dans cette région qui bénéficie également d'un apport nutritif assuré par le ruissellement des eaux de pluie sur l'île de Kerguelen, les nutriments ne semblent pas être limitant, et on peut émettre l'hypothèse qu'une température

plus chaude pourrait accroître le métabolisme phytoplanctonique et ainsi favoriser le développement de la production océanique. Cependant, certains mécanismes océanographiques restent mal connus et la proximité autant que la variabilité du front polaire (Park *et al.* 1998) pourrait également jouer un rôle important.

Importance de la variabilité spatio-temporelle

Les populations migratrices ont la particularité de se reproduire en été sur un site donné et de migrer ensuite vers un site d'hivernage où elles vont généralement passer l'hiver. Ces populations fréquentent donc annuellement deux environnements distincts et déconnectés l'un de l'autre dans l'espace et dans le temps (Newton 2004). Il devrait donc être possible de dissocier l'effet des conditions environnementales subies par les individus sur leur site de reproduction des conditions environnementales liées au site d'hivernage. Chez la Cigogne blanche et l'Albatros à sourcils noirs, nous avons obtenu exactement le même schéma entre l'environnement saisonnier et la démographie : les conditions environnementales sur les zones d'hivernage auraient un effet sur la survie alors que les conditions environnementales sur les zones de reproduction affecteraient le succès reproducteur (Figure 17 et Table 5).

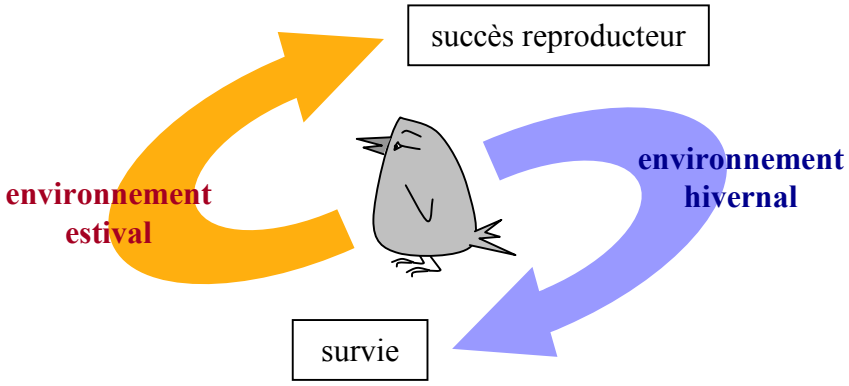


Figure 17. Effet des conditions environnementales sur les zones de reproduction et d'hivernage sur la démographie des populations étudiées.

Saison de non-reproduction

Cette relation entre le climat et la survie suggère que l'hiver est la période de l'année la plus contraignante, pendant laquelle l'essentiel de la mortalité à lieu chez ces trois populations. En effet, la période hivernale (ou la période de non-reproduction) qui est généralement caractérisée par des conditions climatiques rigoureuses et des ressources alimentaires moins abondantes (Newton 2004), a été décrite pour affecter la survie d'un grand nombre de

populations animales (Coulson *et al.* 2001 ; Forchhammer *et al.* 2001 ; Francis & Saurola 2004 ; Grosbois *et al.* 2006), et notamment des espèces migratrices (Kanyamibwa *et al.* 1990, 1993 ; Sillett *et al.* 2000 ; Barbraud & Weimerskirch 2003 ; Jenouvrier *et al.* 2003 ; Newton 2004, 2007 ; Cowley & Siriwardena 2005 ; Grosbois & Thompson 2005 ; Harris *et al.* 2005 ; Sandvik *et al.* 2005 ; Schaub *et al.* 2005 ; Kéry *et al.* 2006).

Saison de reproduction

A l'inverse, le succès reproducteur ne semble pas être affecté par ces conditions hivernales. Pour nos populations longévives, les individus peuvent être considérés comme des « reproducteurs sur réserves », c'est à dire qu'ils ne vont pas s'investir dans un épisode de reproduction s'ils n'ont pas atteint une certaine masse corporelle en début de saison (Weimerskirch 1992 ; Chastel *et al.* 1995a,b ; Erikstad *et al.* 1998). Ainsi, il est très probable que les individus ayant le plus souffert des conditions hivernales ou de la dépense énergétique liée à la migration ne vont pas se reproduire, atténuant donc un effet potentiel des conditions hivernales sur le succès reproducteur. Par contre, il est intéressant de noter que ce signal hivernal influencerait fortement le nombre de couples reproducteurs (ou la décision de se reproduire ; Barbraud & Weimerskirch 2001a ; Jenouvrier *et al.* 2005a ; Saba *et al.* 2007). Chez les populations qui ont une longue durée de vie, cette tactique visant à faire des réserves avant le début de la reproduction devrait permettre aux individus de faire face à une dépense énergétique accrue pendant la reproduction tout en maximisant leur survie. Ainsi, chez les oiseaux marins par exemple, il a été démontré que les parents vont ajuster leur comportement d'approvisionnement des poussins en fonction de leur masse corporelle (Duriez *et al.* 2000). Si au cours de la saison les ressources ne sont pas suffisantes pour nourrir à la fois les adultes et les poussins, en deçà d'une certaine masse corporelle, les parents vont abandonner leur nid pour privilégier leur propre survie au détriment des poussins (Chaurand & Weimerskirch 1994 ; Chastel *et al.* 1995a ; Weimerskirch *et al.* 2001). Ce mécanisme explique l'importance des conditions environnementales sur les sites de reproduction pendant l'été, qui vont conditionner la quantité de ressources que les parents pourront allouer à leur poussin, déterminant ainsi le succès reproducteur (Moss *et al.* 2001 ; Pinaud & Weimerskirch 2002 ; Durant *et al.* 2003 ; Inchausti *et al.* 2003 ; Sanz *et al.* 2003 ; Jenouvrier *et al.* 2005b). De la même manière, cette capacité des adultes à préserver leur survie pendant la saison de reproduction explique que l'on n'observe pas de lien entre la variabilité environnementale en été et la variabilité de la survie des adultes.

Ces populations migratrices sont donc dépendantes des conditions environnementales tout au long de leur cycle de vie, que ce soit sur les zones utilisées pendant la reproduction en été ou sur les zones d'hivernage en hiver. Cependant, ces populations longévives présentent un investissement limité dans la reproduction qui semble leur permettre de dissocier les effets liés à l'environnement d'un site à l'autre et de ne pas « accumuler » d'une saison à l'autre des coûts associés à de mauvaises conditions.

Variabilité environnementale

L'étude simultanée de deux populations d'une même espèce d'albatros a permit de comparer la réponse de deux populations caractérisées par des traits d'histoire de vie ayant été sélectionnés dans des environnements différemment variables (Annexe 5). La population d'Albatros à sourcils noirs de Géorgie du Sud est considérée comme étant soumise à une variabilité environnementale plus importante que la population de Kerguelen. Il est prédit que lorsque la variabilité du milieu augmente, et que par extension la probabilité de rencontrer des conditions défavorables augmente également, les populations évoluent vers des stratégies itéropares privilégiant un effort reproducteur réduit au cours d'un plus grand nombre d'occasion (bet-hedging strategy ; Murphy 1968). En effet, la population de Géorgie du Sud présente un succès reproducteur plus faible et une survie adulte un peu plus forte qu'à Kerguelen (Figure 13 et Matériel et Méthodes), en accord avec cette prédiction. Afin de voir si de telles différences dans les paramètres démographiques de ces deux populations d'Albatros à sourcils noirs peuvent être reliées à des conditions plus variables, nous avons essayé de comparer l'intensité de l'impact du climat sur ces deux populations. Sous l'hypothèse d'une réponse adaptative des traits d'histoire de vie à un environnement variable, on s'attend à ce que l'intensité de l'impact du climat soit identique entre les deux populations, sinon, l'effet du climat devrait être plus prononcé en Géorgie du Sud qu'à Kerguelen. Nous nous sommes focalisé sur la survie des adultes puisque ce paramètre semble avoir la plus forte contribution au taux de croissance de la population chez les espèces à longue durée de vie.

Les modèles de survie ont permis de dissocier différents états reproducteurs en fonction de l'expérience et du succès reproducteur (Figure 18). Pour chacun de ces états, les relations avec des indices climatiques ont été testées afin de comparer l'effet de la variabilité environnementale sur la survie des adultes de ces deux populations. L'intensité de l'impact du

climat est décrite par la valeur de la pente de la relation entre la survie et un indice climatique standardisé.

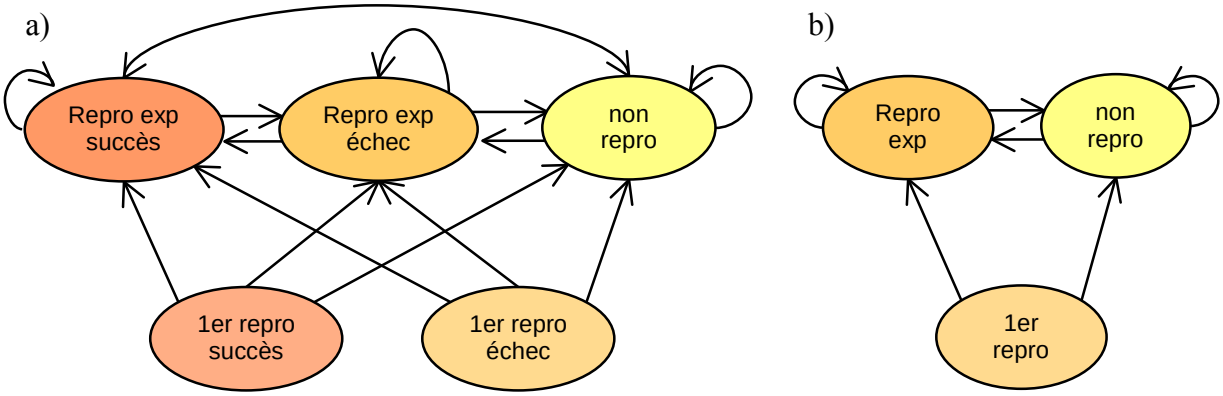


Figure 18. Les différents états reproducteurs et les transitions retenus à l'issue de la sélection de modèles pour les populations d'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen (a) et de Géorgie du Sud (b). Etats définis en fonction du statut (repro = reproducteur ou non repro = non reproducteur), de l'expérience de reproduction (1er repro = premiers reproducteurs ou Repro exp = reproducteurs expérimentés) et du succès de la reproduction (succès ou échec). Pour plus de détails sur la sélection des modèles, voir Annexe 5.

On ne détecte aucun effet des variations climatiques sur la survie des adultes expérimentés, que ce soit dans l'une ou l'autre des populations (Figure 19), suggérant une canalisation très prononcée de ce paramètre démographique chez l'Albatros à sourcils noirs. L'effet du climat explique de 25 à 35% de la variabilité de la survie des premiers reproducteurs, avec une intensité qui paraît être comparable entre les deux populations. Ce résultat semble donc supporter l'hypothèse d'une réponse adaptative où une stratégie d'histoire de vie plus longévive en Géorgie du Sud pourrait limiter l'impact des fluctuations environnementales sur les populations. Il en résulterait un degré de perturbation comparable entre les deux populations, quelque soit la variabilité environnementale.

Cependant, une différence importante entre les deux populations est l'impact très fort des conditions climatiques sur la survie des adultes non-reproducteurs en Géorgie du Sud (Figure 19), alors qu'aucun effet n'a été détecté sur cet état à Kerguelen. Il est *a priori* étonnant qu'un effet aussi fort ait pu persister au sein de cette population sur un paramètre de survie adulte. Une explication peut être avancée sur la base des transitions entre les états reproducteurs. En Géorgie du Sud, les adultes (individus qui se sont au moins reproduit une fois) qui s'abstiennent de se reproduire une année donnée (c'est à dire les non reproducteurs) ont une très forte probabilité de ne pas se reproduire l'année suivante non plus, contrairement aux non reproducteurs de Kerguelen qui vont majoritairement se reproduire à nouveau l'année

suivante (Annexe 5). Si en Géorgie du Sud les oiseaux non reproducteurs restent dans cet état plusieurs années de suite, ils ne se reproduisent donc plus, c'est à dire qu'ils ne vont plus contribuer à la dynamique de la population par la production de jeunes. Une contribution très faible de la survie des adultes non reproducteurs à la croissance de la population de Géorgie du Sud, en lien avec une qualité médiocre de ces individus, pourrait donc expliquer cette réponse si forte aux conditions de l'environnement.

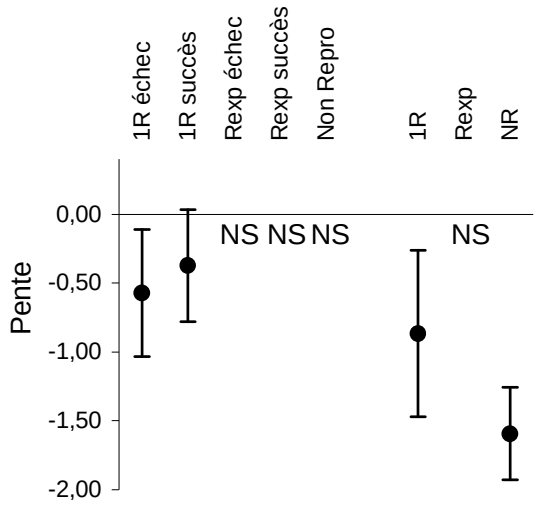


Figure 19. Impact de la variabilité environnementale sur la survie adulte des populations d'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen (●) et de Géorgie du Sud (■) pour différents états reproducteurs. L'impact du climat est décrit par la pente (± 95% CI) de la relation entre la survie et l'indice climatique qui explique le mieux la variabilité de la survie. L'annotation « NS » est utilisé lorsque aucune corrélation significative a été détectée. Les différents états reproducteurs sont définis Figure 18.

Importance de l'hétérogénéité individuelle

Effets de l'âge et de l'expérience de reproduction

Chez les espèces longévives ayant une maturité retardée, l'effectif d'une population peut être composé pour moitié d'individus non reproducteurs. Bien que rarement prit en compte dans les analyses, il apparaît important de considérer l'état immature pour une meilleure compréhension de la dynamique de ce type de populations. Les modèles estimant la survie juvénile et la survie adulte (reproducteurs expérimentés) permettent d'une part de comparer l'effet de la variabilité de l'environnement sur des individus dans leur première année et sur des individus reproducteurs qui ont au minimum 3 et 6 ans, chez la Cigogne blanche et l'Albatros à sourcils noirs respectivement. Nous allons également pouvoir considérer l'expérience de reproduction, en comparant des adultes se reproduisant pour la première fois à des adultes se reproduisant au moins pour la deuxième fois.

Chez l'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen, la survie des juvéniles et des premiers reproducteurs est variable au cours du temps et fortement reliée aux paramètres environnementaux (Table 5). Par contre, la survie des adultes expérimentés s'avère constante sur toute la période de l'étude, indiquant que ces adultes parviennent à s'affranchir des conditions climatiques auxquelles ils sont soumis (Annexe 3). Ce résultat suggérerait que l'impact de l'environnement diminue avec l'âge ou l'expérience des individus. Cependant, les SSTA autour de Kerguelen expliquent plus de 70% des variations du succès reproducteur de l'Albatros à sourcils noirs et l'effet de l'environnement s'avèrent identique entre les individus, quel que soit leur expérience de reproduction (Table 5). Pour la population de Cigogne blanche, nous obtenons un modèle additif entre la survie des juvéniles et la survie des adultes, c'est à dire que les probabilités de survivre varient de manière parallèle au cours du temps. Même si la survie des juvéniles est plus faible, il en résulte que les conditions au Sahel affectent la survie des cigognes de la même manière, quel que soit leur âge (Table 5). Il n'y a pas non plus de différences détectées dans la réponse des adultes aux indices climatiques en fonction de l'expérience de reproduction, que ce soit en terme de fluctuations de la survie ou du succès reproducteur. Il semble donc que l'âge et l'expérience de reproduction n'influencent pas la réponse des cigognes adultes aux fluctuations de leur environnement durant la première moitié de leur vie au moins, pour la gamme de variations environnementales observées. Il est par contre fort probable que les individus âgés deviennent moins performants et soient plus sensibles aux contraintes environnementales, en lien avec des processus de sénescence (Gaillard *et al.* 2000). Cependant, cet effet n'a pas pu être testé à cause d'un nombre encore trop faible d'individus très âgés.

Effet du succès reproducteur

La modélisation de la survie en fonction du succès reproducteur chez les populations d'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen et de Géorgie du Sud devrait permettre de tester si l'impact de la variabilité environnementale est relié à la performance de reproduction. Pour la population de Géorgie du Sud nous n'avons pas détecté de différence entre la survie des individus en succès et des individus en échec (Table 5). Il est difficile de savoir si les individus subissent réellement les mêmes contraintes indépendamment de leur succès reproducteur ou si les données ne permettent pas d'estimer des paramètres de survie différents. Pour la population de Kerguelen, les résultats suggèrent que parmi les adultes qui se reproduisent pour la première fois, les oiseaux en échec seraient un peu plus fortement

affectés par l'environnement que les oiseaux en succès. Cette réponse contrastée pourrait être reliée à des différences de qualité individuelle entre les deux groupes. On peut noter aussi un décalage dans le temps des indices retenus, les individus en échec étant affectés par des conditions plus précoces sur les aires d'hivernages. Il se pourrait que le temps d'intégration des variations des SST au sein du réseau trophique soit plus long que pour le SOI, mais il est plus probable que les oiseaux en échec, libérés des contraintes de la reproduction plus tôt en saison, arrivent également plus tôt sur la zone d'hivernage. Par contre, comme décrit précédemment, les reproducteurs expérimentés ne paraissent pas affectés par les conditions climatiques, qu'ils soient en échec ou en succès. Les résultats obtenus pour ces deux populations d'albatros ne permettent pas de soutenir de conclusions précises mais il se pourrait que les individus soient influencés différemment par le climat selon leurs performances de reproduction.

Variabilité environnementale et stratégie démographique

Pour que l'effet de la variabilité environnementale soit relié à la stratégie d'histoire de vie d'une population, la théorie de la canalisation environnementale prédit que les traits d'histoire de vie les plus fortement liés à la fitness seraient les moins variables, au détriment des traits moins importants qui seraient alors plus affectés par les conditions environnementales (Stearns & Kawecki 1994 ; Pfister 1998 ; Gaillard & Yoccoz 2003). C'est à dire que la variabilité, liée à l'environnement, des traits d'histoire de vie devraient diminuer lorsque la sensibilité de ces traits augmente (Figure 20).

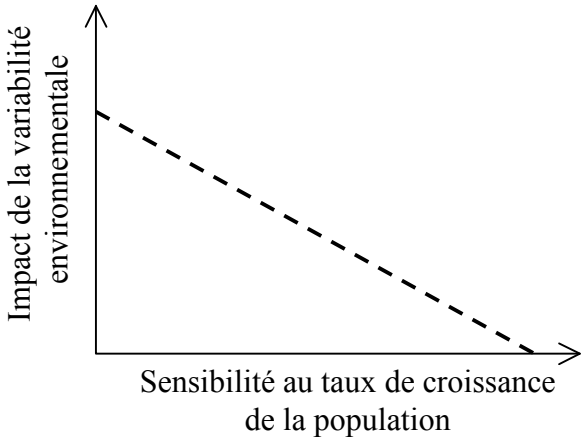


Figure 20. Relation théorique entre l'impact de la variabilité environnementale et la sensibilité des taux vitaux à la croissance de la population.

Pour les espèces à longue durée de vie, on s'attend donc à ce que la variabilité des paramètres, et par extension l'intensité de l'impact du climat sur ces paramètres, soient les plus faibles sur la survie des adultes. Cette relation négative entre variabilité et sensibilité des paramètres a déjà été mise en évidence pour une grande diversité d'espèces (Pfister 1998 ; Sæther & Bakke 2000 ; Gaillard & Yoccoz 2003). On regarde donc si cette relation peut également s'appliquer à la réponse des populations au cas particulier des fluctuations climatiques.

Relations entre survie adulte et indices climatiques dans la littérature.

Un moyen de tester si l'impact de la variabilité environnementale est relié à la sensibilité des traits d'histoire de vie serait de comparer les nombreuses études mettant en relation des indices climatiques et des paramètres démographiques. J'ai réuni un certain nombre de ces études dans lesquelles des indices climatiques expliquent *a priori* une part significative de la variabilité de la survie adulte, chez des oiseaux et des mammifères. Afin de réduire l'hétérogénéité liée à des différences méthodologiques, je n'ai retenu que des études dans lesquelles la survie adulte est estimée par des modèles de CMR sur des périodes supérieures ou égales à 10 ans (Table 6).

Table 6. Populations d'oiseaux et de mammifères présentant une corrélation entre la survie adulte et un indice climatique (survie estimée CMR sur des périodes ≥ 10 ans). Sx : sexe (m : mâle, f : femelle, - : sexes confondus) ; N : durée de l'étude (ans) ; Indice : indice climatique; Pente : pente de la relation linéaire entre indice climatique et survie ; R^2 : variance expliquée par l'indice climatique. Classement par indice.

Espèce	Site	Sx	N	Indice	Pente	R^2	Référence
Oie à bec court (*Anser brachyrhynchus*)	Spitzberg, Norvège	-	14	Σ (w)	0.07	0.23	Kéry *et al.* 2006
Mouton de Soay (*Ovis aries*)	St Kilda, Ecosse	f	15	Σ (w)	(-)		Tavecchia *et al.* 2005
Mésange bleue (*Parus caeruleus*)	Corse, France	-	16	Σ (w+sp)	0.13		Grosbois *et al.* 2006
Mésange bleue (*Parus caeruleus*)	La rouvière, France	-	10	Σ (w+sp)	-0.08		Grosbois *et al.* 2006
Effraie des clochers (*Tyto alba*)	Suisse	-	68	Neige	0.00	0.49	Altwegg *et al.* 2006
Guillemot de Troïl (Uria aalge)	Hornøya, Norvège	-	16	NAO	0.40	0.54	Sandvik *et al.* 2005
Guillemot de Brünnich (*Uria lomvia*)	Hornøya, Norvège	-	14	NAO	0.27	0.34	Sandvik *et al.* 2005
Guillemot de Troïl (Uria aalge)	Skomer, Angleterre	-	20	NAO	-1.50	0.33	Votier *et al.* 2005
Cerf élaphe (*Cervus elaphus*)	Ile de Rhum, Ecosse	f	11	NAO(t_{-1})	0.75		Post & Stenseth 1999
Cerf élaphe (*Cervus elaphus*)	Ile de Rhum, Ecosse	m	11	NAO(t_{-1})	0.79		Post & Stenseth 1999
Macareux moine (*Fratercula arctica*)	Hornøya, Norvège	-	15	NAO(t_{-2})	-0.53	0.19	Sandvik *et al.* 2005
Fulmar boréal (*Fulmarus glacialis*)	Iles Orcades, Ecosse	f	38	NAO(w)	-0.46	0.21	Grosbois & Thompson 2005
Cerf élaphe (*Cervus elaphus*)	Ile de Rhum, Ecosse	f	25	NAO(w)	0.651		Moyes *et al.* 2006
Mouton de Soay (*Ovis aries*)	St Kilda, Ecosse	f	13	NAO(w, t_0)	0.41	0.12	Forchhammer *et al.* 2001
Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*)	Allemagne	-	19	NDVI	(+)	0.37	Schaub *et al.* 2005
Starique minuscule (*Aethia pusilla*)	Iles Aléoutiennes, Alaska	-	11	NPI(a+w)	-0.54	0.46	Jones *et al.* 2002

Indices : Σ : intégration de plusieurs indices climatiques ; neige : nombre de jours avec un enneigement ≥ 5cm ; NAO : oscillation Nord Atlantique ; NDVI : indice de production primaire ; NPI : oscillation Nord Pacifique.

Table 6. (Suite).

Espèce	Site	Sx	N	Indice*	Pente	R²	Référence
Chouette tachetée (*Strix occidentalis*)	Monts Klamath, USA	-	10	Pp (sp)	-0.07		Franklin *et al.* 2000
Hirondelle de fenêtre (*Delichon urbicum*)	Riet, Allemagne	m	10	Pp(a)	-0.65	0.24	Stokke *et al.* 2005
Hirondelle de fenêtre (*Delichon urbicum*)	Riet, Allemagne	f	10	Pp(a)	-0.61	0.36	Stokke *et al.* 2005
Effraie des clochers (*Tyto alba*)	Suisse	-	12	Pp(a)	-2.90	0.36	Altwegg *et al.* 2003
Hirondelle de fenêtre (*Delichon urbicum*)	Riet, Allemagne	m	10	Pp(a)	0.90	0.99	Stokke *et al.* 2005
Hirondelle de fenêtre (*Delichon urbicum*)	Riet, Allemagne	f	10	Pp(a)	0.77	0.94	Stokke *et al.* 2005
Epervier d'Europe (*Accipiter nisus*)	Eskdale, Angleterre	f	14	Pp(a+w)	-0.03	0.14	Newton *et al.* 1992
Paruline noir et blanc (*Mniotilta varia*)	Foret Guánica, Porto Rico	-	15	Pp(sp+s)	-0.18	0.11	Dugger *et al.* 2004
Paruline flamboyante (*Setophaga ruticilla*)	Foret Guánica, Porto Rico	-	15	Pp(sp+s)	-1.41	0.40	Dugger *et al.* 2004
Paruline couronnée (*Seiurus aurocapilla*)	Foret Guánica, Porto Rico	-	15	Pp(s)	0.51	0.16	Dugger *et al.* 2004
Hirondelle de rivage (*Riparia riparia*)	Angleterre	-	26	Pp(s, t_{-1})	-0.01	0.31	Cowley & Siriwardena 2005
Manchot empereur (*Aptenodytes fosteri*)	Terre Adélie, Antarctique	m	32	SIC(a)	(+)	0.72	Jenouvrier *et al.* 2005b
Prion de Belcher (*Pachyptila belcheri*)	Kerguelen, Océan Austral	-	16	SIC(w)	-4.23	0.27	Nevoux & Barbraud 2006
Manchot empereur (*Aptenodytes fosteri*)	Terre Adélie, Antarctique	-	21	SIE	0.38	0.87	Barbraud & Weimerskirch 2001b
Pétrel des neiges (*Pagodroma nivea*)	Terre Adélie, Antarctique	-	17	SIE(w)	0.69	0.44	Barbraud *et al.* 2000
Paruline jaune (*Dendroica petechia*)	Lac Manitoba, Canada	-	10	SOI	0.05		Mazerolle *et al.* 2005
Paruline bleue (*Dendroica caerulescens*)	Jamaïque	-	13	SOI	0.18	0.78	Sillett *et al.* 2000
Manchot Adélie (*Pygoscelis adeliae*)	Terre Adélie, Antarctique	-	20	SOI	-0.49	0.92	Jenouvrier *et al.* 2006
Pétrel bleu (*Halobaena carulea*)	Kerguelen, Océan Austral	-	16	SOI(t_{-3})	0.08		Barbraud & Weimerskirch 2003
Starique de Cassin (*Ptychoramphus aleuticus*)	Fallaron Island, USA	m	17	SOI(w)	-0.03	0.53	Lee *et al.* 2007
Starique de Cassin (*Ptychoramphus aleuticus*)	Fallaron Island, USA	f	17	SOI(w)	-0.02	0.29	Lee *et al.* 2007
Hirondelle de rivage (*Riparia riparia*)	Angleterre	-	26	SRI	0.42	0.14	Cowley & Siriwardena 2005
Phragmite des joncs (*Acrocephalus schoenobaenus*)	Angleterre	-	16	SRI(s)	0.78	0.69	Peach *et al.* 1991
Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*)	Alsace, France	-	21	SRI(w)	<0.01		Kanyamibwa *et al.* 1990
Pétrel bleu (*Halobaena carulea*)	Kerguelen, Océan Austral	-	16	SSH(s)	-0.03	0.88	Barbraud & Weimerskirch 2005
Mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*)	Ile de May, Ecosse	-	17	SST(s)	(-)	0.52	Frederiksen *et al.* 2004
Macareux moine (*Fratercula arctica*)	Ile de May, Ecosse	-	19	SST(s)	-0.36	0.26	Harris *et al.* 2005
Macareux moine (*Fratercula arctica*)	Røst, Norvège	-	13	SST(sp, t_{-1})	0.46	0.40	Harris *et al.* 2005
Macareux moine (*Fratercula arctica*)	Skomer, Angleterre	-	19	SST(sp, t_{-1})	-0.37	0.45	Harris *et al.* 2005
Macareux moine (*Fratercula arctica*)	Ile de Fair, Ecosse	-	17	SST(sp, t_{-1})	-0.68	0.49	Harris *et al.* 2005
Macareux moine (*Fratercula arctica*)	Hornøya, Norvège	-	13	SST(sp, t_{-1})	-1.16	0.43	Harris *et al.* 2005
Fulmar antarctique (*Fulmarus glacialoides*)	Terre Adélie, Antarctique	-	39	SST(w)	-2.46	0.24	Jenouvrier *et al.* 2003
Cerf élaphe (*Cervus elaphus*)	Norvège	m	19	T°C	0.03		Loison & Langvatn 1998
Manchot empereur (*Aptenodytes fosteri*)	Terre Adélie, Antarctique	f	32	T°C(s)	(-)	0.21	Jenouvrier *et al.* 2005b
Manchot empereur (*Aptenodytes fosteri*)	Terre Adélie, Antarctique	m	32	T°C(s)	(-)	0.35	Jenouvrier *et al.* 2005b
Cerf élaphe (*Cervus elaphus*)	Ile de Rhum, Ecosse	f	10	T°C(sp, t_0)	0.39	0.78	Albon *et al.* 1987
Chouette hulotte (*Strix aluco*)	Finlande	-	20	T°C(w)	0.03	0.58	Francis & Saurola 2004
Fuligule milouin (*Aythya ferina*)	Lettonie	f	17	T°C(w)	0.11		Blums *et al.* 2002
Fuligule morillon (*Aythya fuligula*)	Lettonie	f	35	T°C(w)	0.04		Blums *et al.* 2002
Grive mauvis (*Turdus iliacus*)	Finlande	-	30	T°C(w)	0.14	0.29	Rivalan *et al.* 2007
Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*)	Norvège	-	24	T°C(w)	0.19	0.88	Loison *et al.* 2002
Lamantin (*Trichechus manatus latirostris*)	Golfe du Mexique	-	19	Tempêtes	(-)	0.76	Langtimm & Beck 2003

Indices : Pp : précipitation, SIC : concentration de glace de mer, SIE : étendue de glace de mer, SOI : oscillation australe, SRI : indice de précipitation au Sahel, SSH : hauteur de la surface de la mer, SST : température de la surface de la mer, T°C : température de l'air, tempêtes : nombre de tempêtes (intensité > 3). Saisons: w : hiver, sp : printemps, s : été et a : automne. Année: par défaut indice à t corrélé à la survie à t, t_{-1} : décalage de un an, t_0 : année de naissance.

Cet ensemble d'études offre une gamme de stratégies démographiques contrastées, depuis le fulmar boréal (survie adulte : 0.962, Grosbois & Thompson 2005) jusqu'à l'hirondelle de rivage (survie adulte : 0.301, Cowley & Siriwardena 2005), qui pourrait permettre de comparer l'effet de la variabilité environnementale sur la survie adulte, en fonction des stratégies démographiques. En considérant la valeur de survie adulte comme un indice de la sensibilité de la survie au sein de la population considérée (Sæther & Bakke 2000), on retrouve un patron général précédemment décrit chez les oiseaux (Sæther & Bakke 2000), les mammifères (Gaillard & Yoccoz 2003), et pour un ensemble hétérogène d'espèces animales et végétales (Pfister 1998), où la variabilité de la survie adulte est plus faible dans les populations pour lesquelles la contribution de la survie est la plus forte (Figure 21). C'est à dire que les populations les plus longévives pour lesquelles la sensibilité de la survie adulte est en principe la plus forte présentent les survies les plus fortement préservées, en accord avec la théorie de la canalisation des traits d'histoire de vie (Stearns & Kawecki 1994).

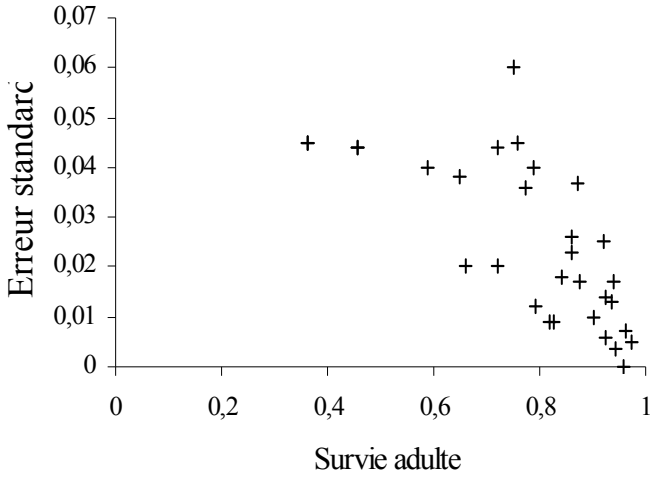


Figure 21. Relation entre la valeur de survie et son erreur standard (SE) pour différentes populations d'oiseaux et de mammifères (un point par population, valeurs tirées de la littérature : Table 6). Note : le nombre de points est inférieur au nombre de populations présentées dans la Table 6 car la valeur de l'erreur standard associée à l'estimation moyenne de survie adulte n'est pas toujours reportée.

Malheureusement, il n'est à mon sens pas possible de tester si l'impact du climat sur la survie suit le même schéma car les études sont difficilement comparables entre elles. En effet, des indices climatiques différents sont utilisés sur des périodes distinctes ayant généralement des longueurs différentes et les paramètres démographiques sont souvent estimés par des méthodes également différentes… Une valeur de pente de -0.5 entre la température et la survie n'est absolument pas comparable avec une valeur de pente de -0.5 entre les précipitations et la survie puisque les unités utilisées sont différentes, ainsi que les gammes de

variations de ces indices. Les méthodes permettant d'évaluer l'impact du climat sur les taux vitaux sont également très hétérogènes (Grosbois *et al*. en révision). Il paraît donc difficile d'aller au-delà d'une simple description des principaux indices affectant les populations et de comparer réellement les réponses démographiques aux fluctuations climatiques entre populations. Actuellement, il n'y a pas de consensus sur l'analyse de ce type de méta-données et la méthode reste donc très approximative. Idéalement, il faudrait pouvoir réunir les données brutes du suivi à long terme de 10 à 15 populations réparties le long du gradient *lent-rapide* et les analyser avec des méthodes identiques et des indices climatiques comparables... Une première étape plus réaliste serait de standardiser les indices climatiques sur les périodes utilisés, afin de rendre comparable l'intensité de l'impact du climat sur les populations entre différentes études (ce qui n'est pas le cas actuellement).

Approche inter-spécifique

Analyse de sensibilité

Les modèles de dynamique de populations mettent en évidence que la contribution des différents taux vitaux à la dynamique de la population est très variable, chez l'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen aussi bien que chez la Cigogne blanche (Figure 22). Pour l'Albatros à sourcils noirs, l'élasticité la plus forte est associée à la survie des adultes expérimentés (Figure 22a), c'est à dire qu'une petite diminution de la survie aura un impact important sur le taux de croissance de la population alors qu'une diminution identique du succès reproducteur par exemple n'aura pratiquement pas d'effet perceptible (Caswell 2001). Comme prédit dans le cadre d'espèces à stratégie *lente*, les paramètres de survie des adultes seraient donc beaucoup plus fortement reliés à la dynamique de la population (et donc à la fitness) que les paramètres de succès reproducteur (Gaillard *et al.* 2000). A noter cependant que l'élasticité relativement faible de la survie des premiers reproducteurs est probablement liée à la durée limitée de cet état (état qui ne dure qu'une seule année, voir cycle de vie Figure 12) par rapport à la durée totale de la vie d'un albatros. Pour la Cigogne blanche, on observe globalement le même schéma, la différence d'élasticité entre survie adulte et succès reproducteur étant cependant plus faible (Figure 22b). La survie adulte des cigognes contribuerait un peu moins alors que le succès reproducteur contribuerait un peu plus à la croissance de la population que dans le cas de l'Albatros à sourcils noirs, en accord avec la position relative de ces deux populations sur le gradient *rapide-lent* des stratégies

démographiques (Figure 13). De part la valeur de ses taux vitaux, la Cigogne blanche est caractéristique d'une espèce longévive avec une fécondité élevée, pour laquelle la théorie des traits d'histoire de vie prédit que la valeur du succès reproducteur est important pour la fitness de ce type d'espèces, justifiant donc la contribution élevée du succès reproducteur par rapport à la contribution de la survie adulte à la dynamique de cette population (Erikstad *et al.* 1998 ; Sæther & Bakke 2000). Cependant, l'élasticité du succès reproducteur reste plus faible que l'élasticité associée à la survie adulte, en accord avec un schéma général décrit pour une grande diversité d'organismes (Pfister 1998 ; Gaillard *et al.* 2000 ; Sæther & Bakke 2000).

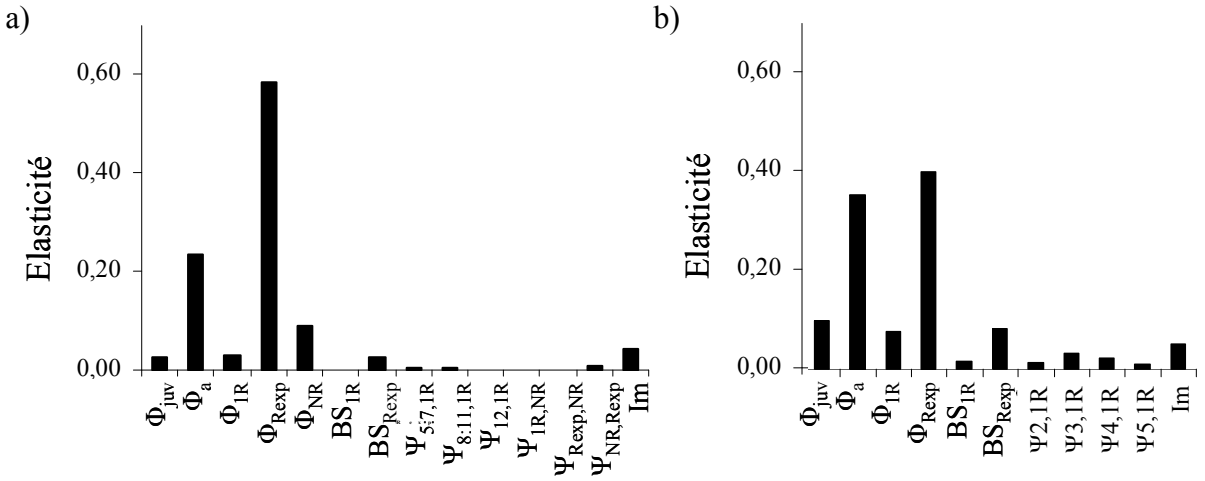


Figure 22. Elasticité des paramètres de la matrice au taux de croissance de la population, pour les populations d'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen (a) et de Cigogne blanche (b). Abréviations des noms des paramètres : voir Table 4.

Variabilité et sensibilité des taux vitaux

Pour les populations d'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen et de Cigogne blanche, il semble que la variabilité des taux vitaux soit fortement associée à la sensibilité de ces paramètres au taux de croissance des populations (Figure 23), en accord avec les travaux de Stearns & Kawecki (1994) ; Pfister (1998) ; Sæther & Bakke (2000) et de Gaillard & Yoccoz (2003). On note cependant pour chaque population un paramètre ayant à la fois une forte variabilité et une forte sensibilité (Figure 23, flèches) : il s'agit de l'immigration. A ce stade de l'étude, le taux d'immigration en général et sa variabilité en particulier sont difficile à quantifier chez la cigogne aussi bien que chez l'Albatros à sourcils noirs et je n'ai qu'une confiance relativement faible dans l'estimation de ce paramètre. Par ailleurs, cette approche basée sur une mesure de variabilité comporte certaines limitations : les méthodes d'échantillonnage notamment peuvent induire une certaine variabilité qui ne soit pas liée à

l'environnement dans l'estimation des paramètres (Gaillard *et al.* 2000). Pour aller plus loin, il faudrait pouvoir dissocier la variance temporelle (temporal variance) de la variance provenant de l'échantillonnage (sampling variance).

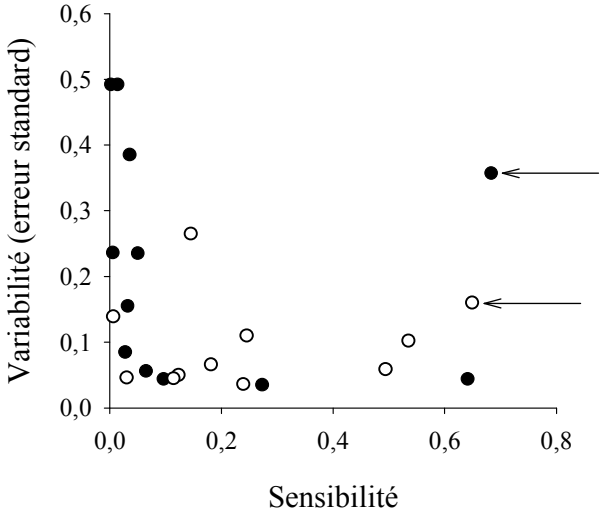


Figure 23. Relation entre la variabilité estimée des taux vitaux et leur sensibilité au taux de croissance de la population, pour les populations l'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen (●) et de Cigogne blanche (○). La variabilité des taux vitaux est quantifiée par l'erreur standard. Les flèches indiquent la position du paramètre d'immigration dans chaque population.

Ces résultats mettent en évidence un lien étroit entre la réponse des populations à la variabilité environnementale et la stratégie d'histoire de vie *lente* de ces populations, à travers la canalisation du taux vital dont la sensibilité au taux de croissance de la population est la plus forte : la survie des adultes. A l'échelle individuelle, cela se traduirait par une gestion des compromis pour l'allocation des ressources entre les différents taux vitaux en fonction de la contribution de ces différents paramètres à la fitness. Dans le cas de ces espèces à stratégies *lentes*, la survie des adultes serait donc privilégiée au détriment de paramètres « secondaires » liés au succès reproducteur afin de maximiser la fitness des individus. La variabilité de la survie juvénile ou du succès reproducteur constituerait donc une réponse adaptative à un environnement variable, permettant aux individus d'éviter le risque, en terme de survie adulte, lié à des conditions défavorables (bet-hedging, Gaillard & Yoccoz 2003).

Impact du climat et sensibilité des taux vitaux

Une part parfois importante de la variance autour des paramètres démographiques semble pouvoir être expliquée par les indices climatiques (décrite dans cette étude par les valeurs du R^2, Table 5). Il est donc intéressant de pouvoir tester si la réponse des populations aux

variations du climat peut être également reliée à la sensibilité des taux vitaux, et donc à la stratégie démographique des populations. Cette étude a l'avantage de présenter l'effet du climat sur un grand nombre de paramètres pour chaque population (survie juvénile, survie adulte, succès reproducteur et recrutement), avec des indices standardisés permettant de comparer l'intensité de la réponse des différents taux vitaux.

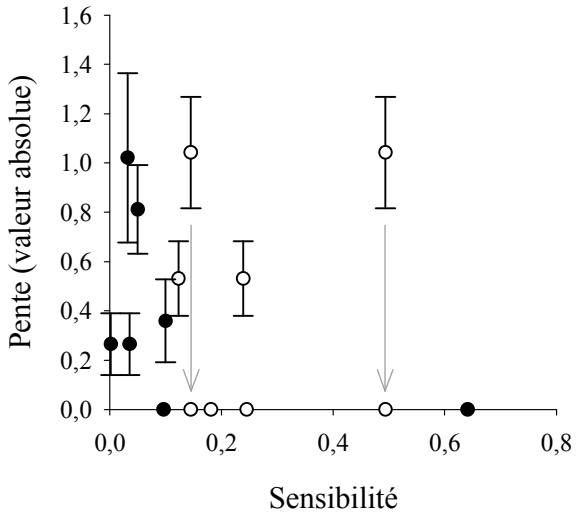


Figure 24. Impact de la variabilité environnementale sur les différents taux vitaux en fonction de leur sensibilité, pour les populations l'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen (●) et de Cigogne blanche (○). La figure ne représente que les taux vitaux pour lesquels l'effet du climat a été testé (Table 5). L'impact de la variabilité environnementale est décrit par la valeur absolue de la pente (± SE) de la relation entre un paramètre démographique donné et l'indice climatique (standardisé) qui explique le mieux la variabilité du paramètre. En haut des flèches : début de la période d'étude, lorsque l'impact du climat sur la survie était extrêmement fort ; en bas des flèches : période récente, l'effet du climat sur la survie n'est plus détectable (Figure 15 et Annexe 2).

On observe que la réponse démographique de la population d'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen semble reliée à la sensibilité des différents taux vitaux. Comme attendu, l'impact du climat étant le plus fort sur les taux vitaux ayant les sensibilités les plus faibles (Figure 24, points noirs), à l'inverse, le paramètre le plus préservé, c'est à dire la survie adulte, a aussi la plus forte valeur de sensibilité. A première vue, le signal apparaît moins clairement chez la Cigogne blanche (Figure 24, points blancs). Au début de la période d'étude (Figure 24, points blancs en haut des flèches), l'impact du climat était extrêmement fort sur des paramètres démographiques ayant des valeurs de sensibilité élevées. Ces points proviennent de l'impact marqué de l'indice de pluie au Sahel sur les zones d'hivernage sur la survie (des juvéniles et des adultes) au cours de la période de sécheresse importante caractérisant la première partie de l'étude (Figure 15). Pendant la période récente, caractérisée par des conditions environnementales moins extrêmes, on obtient un schéma plus proche de la relation théorique où les taux vitaux ayant les plus fortes élasticités semblent préservés contre les fluctuations

des indices climatiques (Figure 24, points blancs en bas des flèches). Par rapport à l'hypothèse d'une réponse au climat qui serait dépendante de la stratégie démographique de la population, l'effet du climat sur la survie au cours de ces deux périodes distinctes suggère clairement une sur-expression de l'intensité de l'impact du climat sur la survie au cours de la première partie de l'étude. Ce résultat renforce l'idée selon laquelle la canalisation des taux vitaux les plus fortement liés à la fitness ne serait possible que jusqu'à un certain seuil au-delà duquel les individus ne seraient plus en mesure de faire face aux contraintes environnementales.

En mettant en évidence des patrons similaires dans la réponse des paramètres démographiques aux fluctuations climatiques chez des populations longévives aussi différentes que l'Albatros à sourcils noirs et la Cigogne blanche, cette étude applique le concept de canalisation environnementale au cas particulier de la variabilité climatique. La réponse des populations aux contraintes climatiques serait donc également fonction de la stratégie démographique.

Approche intra-spécifique

L'étude simultanée de deux populations d'une même espèce d'albatros devrait permettre de comparer la réponse de deux populations caractérisées par des traits d'histoire de vie ayant été sélectionnés dans des environnements différents. La question est de savoir si, au sein d'une même espèce, l'impact de la variabilité environnementale peut également être relié à la stratégie démographique.

A ce stade de l'étude je ne suis pas en mesure de construire un modèle de dynamique de population capable d'estimer la contribution au taux de croissance de la population des différentes valeurs de survie adulte obtenues pour la population d'Albatros à sourcils noirs de Géorgie du Sud (Table 5). Par ailleurs, si la survie adulte moyenne peut être considérer comme un indice de la contribution de la survie adulte à la croissance de la population (Sæther & Bakke 2000), lorsque la survie adulte moyenne est décomposée en plusieurs estimations de survies adultes pour une même population, en fonction de l'expérience et du succès reproducteur, la valeur et la sensibilité de chacune de ces survies ne sont plus corrélées (Figure 25). Il n'est donc actuellement pas possible de déterminer si l'impact du climat la survie des Albatros à sourcils noirs de Géorgie du Sud est également relié à la sensibilité.

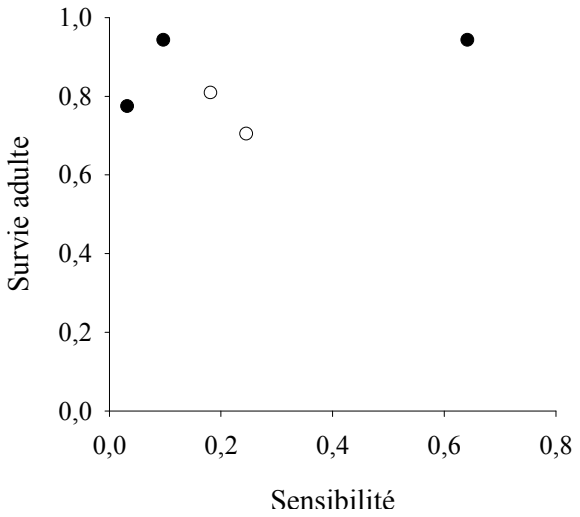


Figure 25. Relation entre valeurs moyenne et sensibilité de survie adulte, pour les populations l'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen (●) et de Cigogne blanche (○). Estimations de survie en fonction de l'expérience et du succès reproducteur (voir Table 5 pour les valeurs).

Variabilité environnementale et dynamique des populations

Effet de la stochasticité environnementale sur la dynamique des populations

L'ajout d'une certaine variabilité dans les modèles de dynamique de populations a permis de voir comment la stochasticité environnementale, en faisant plus ou moins varier les paramètres démographiques, affecte le taux de croissance des populations. Pour les populations d'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen et de Cigogne blanche, nous avons comparé un modèle constant, un modèle intégrant la variabilité estimée des paramètres et un modèle où la variabilité provient de l'environnement à travers les relations détectées entre paramètres démographiques et indices climatiques (Table 7).

Table 7. Taux de croissance (λ) des populations d'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen et de Cigogne blanche. Taux de croissance observé à partir de données de dénombrement et estimation du taux de croissance pour un modèle constant et deux modèles stochastiques : variabilité estimée (modèle stochastique 1[a]) et variabilité expliquée par le climat (modèle stochastique 2[b]). Simulation : 50 000 pas de temps.

	$\lambda_{\text{Albatros à sourcils noirs}}$	$\lambda_{\text{Cigogne blanche}}$
dénombrements	1.0056 (SE = 0.1326)*	1.2013 (SE = 0.1515)**
modèle constant	1.0273	1.0633
modèle stochastique 1	1.0256	1.0558
modèle stochastique 2	0.9860	1.0200

[a] taux vital tiré dans une loi béta définie à partir des estimations obtenues par les modèles de CMR ; [b] taux vital obtenu d'après la relation avec un indice climatique, pour une valeur d'indice climatique tirée dans une loi normale centrée réduite ; * période 1988-2006 ; ** période 1990-2003.

Le taux de croissance observé de la population d'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen indique une croissance de la population de 0.5% par an, synonyme d'une population qui a été

globalement stable au cours des 15 dernières années (Table 7, nombre moyen de couples sur la colonie pour la période 1987-2006 : 1076.35, gamme de valeurs : 916 - 1310). Pour la Cigogne blanche, le taux de croissance observé de la population (environ 20%) reflète une augmentation très forte du nombre d'individus sur le secteur de Brouage au cours des deux dernières décennies. Par contre, dans l'état actuel des choses, le modèle constant sous-estime fortement cette croissance, probablement à cause d'une immigration variable et difficile à quantifier. L'ajout de stochasticité environnementale dans les modèles a pour conséquence de réduite le taux de croissance de la population (Lande 1988). Cependant, chez ces espèces longévives en général, et dans le cas de la population d'albatros à sourcils noirs de Kerguelen, le taux de multiplication asymptotique est très proche du taux de multiplication déterministe (Benton & Grant 1996). Il faut malgré tout bien considérer que de tels modèles ne sont « applicables » que pour une gamme de variations donnée des conditions environnementales et, comme illustré par l'exemple de l'impact du SRI sur la survie des cigognes pendant un épisode de sécheresse marqué, il est certain que des conditions extrêmes (en amplitude ou en durée…) entraîneront un ralentissement ou un déclin de la croissance de ces populations.

Effet des changements climatiques sur la dynamique des populations : prédictions

Les différents scénarios proposés pour décrire les conditions climatiques dans les années à venir prédisent tous une augmentation de la température, du niveau de la mer ainsi que des événements climatiques extrêmes plus fréquents (IPCC 2007a). A l'échelle régionale, les modèles climatiques du CNRS et de Météo France prédisent pour l'Europe de l'ouest une évolution vers un climat méditerranéen (diminution des précipitations estivales et augmentation de la température). Au Sahel les températures devraient devenir plus chaudes et les précipitations êtres plus abondantes (Figures 26 et 27). Le réchauffement des océans est globalement beaucoup moins prononcé mais il faut néanmoins s'attendre à des changements océanographiques importants (position des fronts, profondeur de la couche de mélange…, IPCC 2001) qui devraient affecter la productivité de ces systèmes.

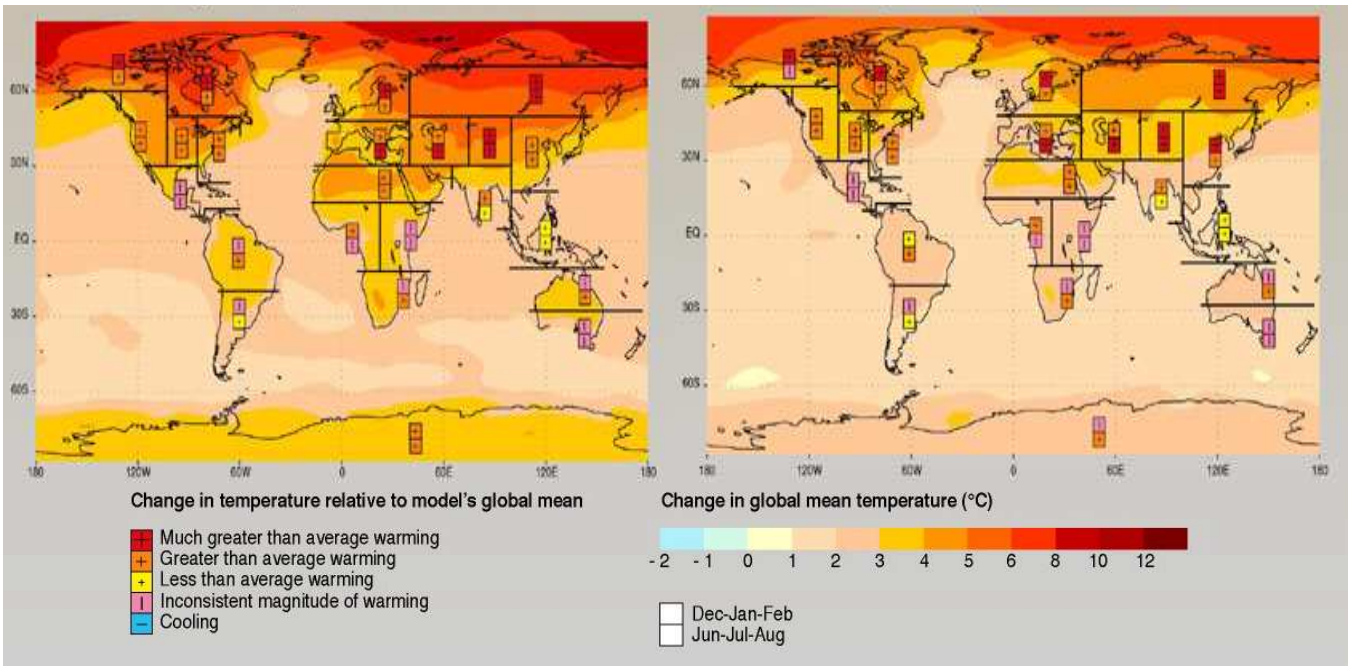


Figure 26. Changement annuel moyen de la température pour la période 2071-2100 par rapport aux températures de 1961-1990, d'après les scénarios A2 (gauche) et B2 (droite). D'après IPCC (2001).

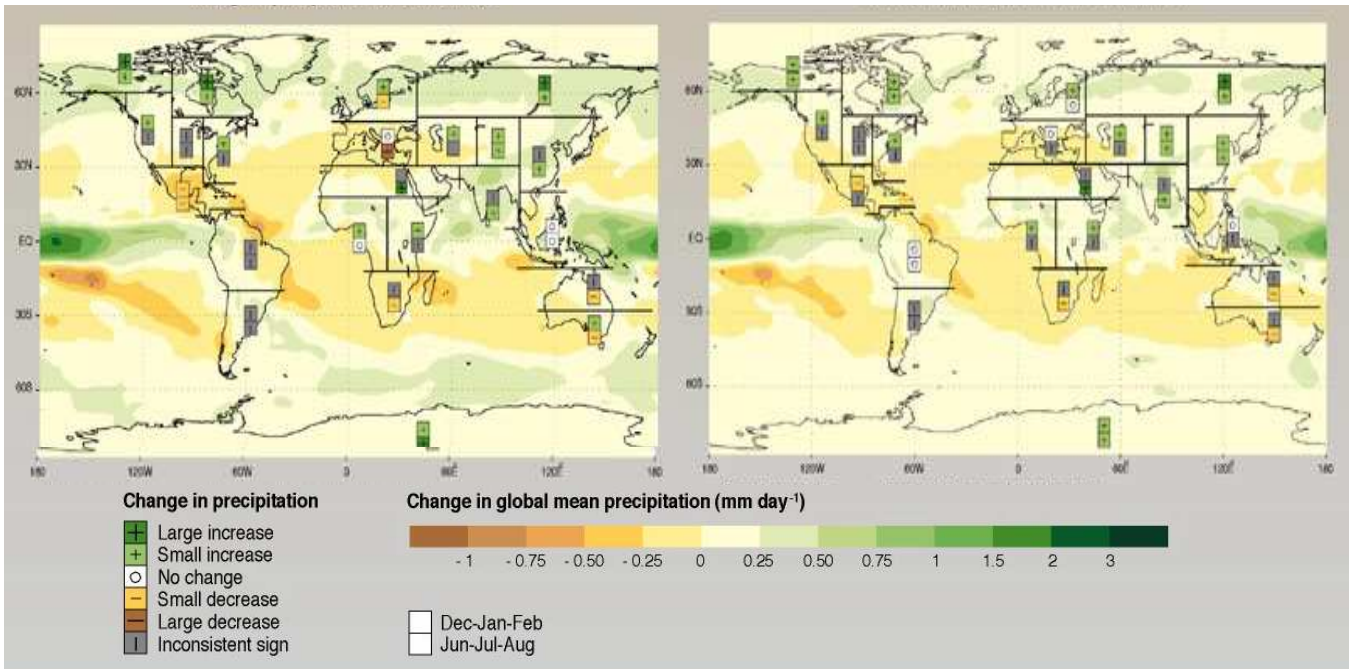


Figure 27. Changement annuel moyen des précipitations pour la période 2071-2100 par rapport aux précipitations de 1961-1990, d'après les scénarios A2 (gauche) et B2 (droite). D'après IPCC (2001).

En accord avec ces prédictions, les anomalies de température de la surface de la mer sur les zones de pêche de l'Albatros à sourcils noirs autour de Kerguelen ont sensiblement augmenté au cours de la période d'étude, c'est à dire que la zone s'est réchauffée (Figure 28). On note également une augmentation des précipitations au Sahel pendant la saison des pluies.

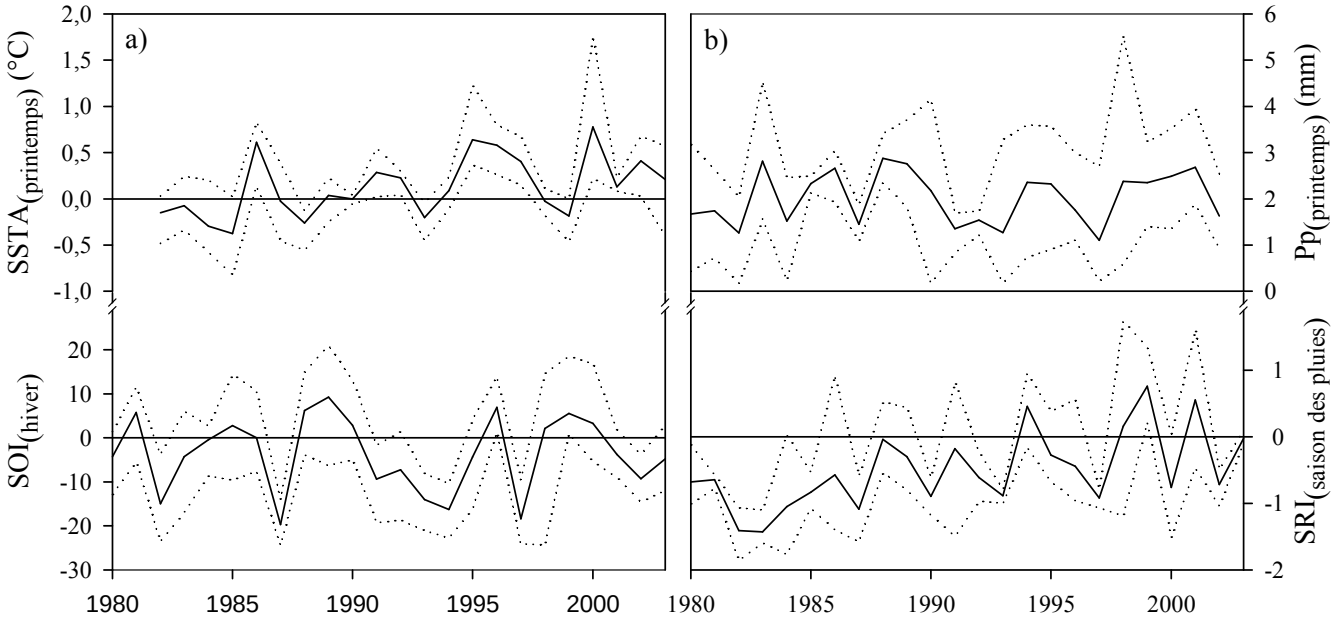


Figure 28. Fluctuations au cours de la période d'étude des indices climatiques utilisés pour décrire les variations de survie et de succès reproducteur de l'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen (a) et de la Cigogne blanche (b). Courbe noire : valeur moyenne ; courbes pointillées : valeurs minimales et maximales prises par les indices au cours de la saison considérée. Tendances linéaires : SSTA : $F_{21,1} = 5.808$, $P = 0.026$; SOI : $F_{23,1} = 0.039$, $P = 0.845$; Pp : $F_{22,1} = 0.224$, $P = 0.641$; SRI : $F_{23,1} = 9.987$, $P = 0.005$.

A partir des relations obtenues entre les paramètres démographiques et les conditions climatiques (Table 5), les changements climatiques en cours devraient avoir un effet positif sur la dynamique des populations d'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen et de Cigogne blanche, au moins à court terme. Les covariables retenues ont été modifiées de façon à représenter différents scénarios climatiques simplistes de changement des conditions moyennes ou de la variabilité des indices climatiques (Table 8). Chez l'albatros aussi bien que chez la cigogne blanche, le taux de croissance semble répondre plus fortement à une perturbation des conditions de climat reliées avec la survie adulte qu'avec le succès reproducteur qu'avec la survie.

Table 8. Taux de croissance (λ) des populations d'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen et de Cigogne blanche en fonction de différents scénarios climatiques simples, et différence par rapport au modèle stochastique d'origine (Δλ, voir Table 7).

Indice	Scénario	$\lambda_{albatros}$	Δλ	$\lambda_{cigogne}$	Δλ
indice hivernal	moyenne (+1)	0.9863	0.0003	1.0271	0.0071
	moyenne (–1)	0.9860	0.0000	0.8180	-0.2020
	écart type (*1.5)	0.9866	0.0006	0.9676	-0.0524
indice estival	moyenne (+1)	0.9861	0.0001	1.0318	0.0118
	moyenne (–1)	0.9861	0.0001	1.0076	-0.0124
	écart type (*1.5)	0.9861	0.0001	1.0199	-0.0001

Plusieurs éléments semblent s'accorder sur le fait que les conditions environnementales prédites pour les années à venir ne devraient pas entraîner de déclin de la dynamique des populations d'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen et de Cigogne blanche étudiées. Cependant, on ne peut à mon sens que prédire des effets à court terme (voir très court terme) car une grande difficulté associée aux changements climatiques est de projeter la dynamique d'une population dans des gammes de conditions environnementales qu'elle n'a jamais rencontrées auparavant, ou dans des conditions pour lesquelles cette population n'a jamais été observée. Bien que l'on s'attende à ce que les populations répondent de façon non-linéaire aux fluctuations des conditions environnementales, il n'y a généralement pas assez de puissance statistique pour détecter une relation non-linéaire sur des suivis de 20 ou 30 ans, ou tout simplement pas assez d'événements extrêmes. Des changements importants de régime climatique ont cependant permis d'observer des modifications de la réponse des populations (Agler *et al.* 1999 ; Anderson & Piatt 1999 ; Weimerskirch *et al.* 2003 ; Durant *et al.* 2004 ; Jenouvrier *et al.* 2005c ; Visser *et al.* 2006), comme illustré précédemment pour la survie de la population de Cigogne blanche de Charente-Maritime (Annexe 2). En effet, même si l'on considère une certaine plasticité phénotypique, au-delà d'une certaine gamme de conditions, la réponse des populations sera contrainte par des limites physiologiques incompressibles. Par exemple, à partir de la relation positive entre le succès reproducteur et les SSTA, il ne serait pas biologiquement raisonnable de prédire qu'un albatros puisse pondre plus d'un œuf par épisode de reproduction… Par ailleurs, il faudrait absolument pouvoir prendre en compte l'effet de la densité qui est connu pour jouer un rôle majeur dans la dynamique des populations de mammifères et d'oiseaux, et dans la réponse de ces populations à la variabilité environnementale (Sæther 1997). Si aucun effet densité dépendance n'a pu être mis en évidence sur les paramètres démographiques de la population d'Albatros à sourcils noirs de Kerguelen, l'analyse par fenêtres mobiles suggère que la densité croissante de Cigognes blanches sur le marais de Brouage commencerait à avoir un effet négatif sur la survie (Annexe 2). Il faudrait pouvoir maintenant tester comment la mise en place de cet effet densité-dépendance affecte les autres paramètres démographiques et la capacité des individus à répondre aux variations climatiques. En effet, quelques études ont mis en évidence une interaction entre la densité et la réponse des populations au climat (Coulson *et al.* 2001 ; Lima *et al.* 2002 ; Barbraud & Weimerskirch 2003). Enfin, il faudrait pouvoir replacer les populations au sein d'un écosystème mais les nombreuses interactions entre les espèces rend toute prédiction au niveau des écosystèmes extrêmement hasardeuse.

Conclusion et perspectives

L'étude commune d'une population de Cigognes blanches et de deux populations d'Albatros à sourcils noirs a permis de mettre en évidence des mécanismes communs capables d'expliquer l'impact de la variabilité environnementale sur ces populations longévives vivant dans des milieux très différents. Chez les oiseaux longévifs, il semble en effet que la réponse des populations aux fluctuations de leur environnement soit fortement reliée à la stratégie démographique, et plus particulièrement à la contribution des différents paramètres démographiques au taux de croissance des populations. Il serait cependant intéressant de pouvoir élargir l'étude à d'autres espèces d'oiseaux et de mammifères ayant des stratégies démographiques contrastées, afin de tester jusqu'où les résultats obtenus au cours de cette thèse pourraient être généralisables. Une première étape serait déjà de rendre comparables entre elles les études existantes, grâce notamment à la standardisation des indices climatiques utilisés.

L'impact de la variabilité environnementale sur les populations semble pouvoir partiellement être exprimé à l'aide des indices climatiques. Cependant, la plupart des études ne s'intéressent souvent qu'à l'effet des conditions environnementales sur les populations pendant une période restreinte de l'année, principalement pendant la saison de reproduction où les individus sont plus facilement accessibles. Ce travail rapporte néanmoins des différences importantes entre les saisons et il souligne l'importance de considérer conjointement les conditions environnementales auxquelles sont soumises les populations tout au long de l'année. En affectant la survie des adultes, les conditions hivernales apparaissent essentielles pour comprendre la dynamique des populations d'espèces longévives.

Si l'étude des fluctuations de la taille d'une population en fonction de paramètres environnementaux pourrait faire croire à une réponse simple et unique de tous les individus à un indice climatique donné, l'analyse plus fine des principaux paramètres démographiques met en évidence un système plus complexe de réponses diversement contrastées. Au sein d'une population, les individus ne sont pas tous identiques et les réponses de ces individus à la variabilité environnementale ne semblent pas non plus identiques. A travers un effet de l'âge et de l'expérience de reproduction, cette étude soulève la question de l'hétérogénéité intra-populationnelle et insiste sur la nécessité de prendre en compte une certaine hétérogénéité individuelle pour détecter les facteurs contraignant les populations. Pour aller

plus loin, il faudrait pouvoir examiner le rôle de la qualité individuelle (définie sur des critères biométriques, comportementaux, physiologiques ou génétique) sur la réponse des individus aux variations des conditions environnementales. Cette approche serait réalisable par l'utilisation de covariables individuelles ou de modèles mixtes appliqués à l'estimation de la survie, encore en développement. Dans un contexte de pressions de sélection accrues par des changements climatiques, l'hétérogénéité liée à la qualité individuelle et l'hétérogénéité liée à la structure d'âge de la population auront des conséquences différentes sur l'évolution des populations. Il serait donc intéressant de comparer l'importance relative de ces deux sources d'hétérogénéité intra-populationnelle et leur impact sur la dynamique des populations.

Dans le contexte actuel d'un réchauffement climatique, il paraît très hasardeux de prédire quel sera l'impact de conditions environnementales futures sur la dynamique des populations, à cause notamment de liens multiples entre le climat et les traits d'histoire de vie et de relations non-linéaires sous-jacentes difficilement identifiables sur des séries de 25 années de données. Il serait donc nécessaire d'arriver à mettre en évidence la non-linéarité des relations entre environnement et populations, afin de décrire, au moins pour les conditions actuelles, les seuils conditionnant la dynamique des populations (Gimenez *et al.* 2006). Il semble également indispensable d'estimer de manière fiable l'effet de la densité dans ces populations et son importance dans la réponse à l'environnement. En effet, le phénomène de densité-dépendance est connu pour limiter un grand nombre de population et constituerait peut être un facteur limitant le recrutement chez l'albatros à sourcils noirs. Chez la Cigogne blanche, la forte croissance de la population pourrait conduire à l'apparition progressive d'un effet négatif de la densité sur la survie des individus, ce qui pose également la question de l'interaction potentielle entre le climat et la densité sur le site de reproduction.

Références

Aebischer N.J., Coulson J.C. & Colebrook J.M. (1990) Parallel long-term trends across four marine trophic levels and weather. *Nature* 347, 753-755.

Agler B.A., Kendall S.J., Irons D.B. & Klosiewski S.P. (1999) Declines in marine bird populations in Prince William Sound, Alaska coincident with a climatic regime shift. Waterbirds 22, 98-103.

Albon S.D., Clutton-Brock T.H. & Guinness F.E. (1987) Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects and cohort variation. *Journal of Animal Ecology* 56, 69-81.

Altwegg R., Roulin A., Kestenholz M. & Jenni L. (2003) Variation and covariation in survival, dispersal, and population size in barn owls *Tyto alba*. *Journal of Animal Ecology* 72, 391-399.

Altwegg R., Roulin A., Kestenholz M. & Jenni L. (2006) Demographic effects of extreme winter weather in the barn owl. *Oecologia* 149, 44-51.

Anderson D.R., Burnham K.P. & White C.G. (1995) AIC model selection in overdispersed capture-recapture data. *Ecology* 75, 1780-1793.

Anderson P.J. & Piatt J.F. (1999) Community reorganization in the Gulf of Alaska following ocean climate regime shift. *Marine Ecology Progress Series* 189, 117-123.

Anderson D.R., Burnham K.P. & Thompson W.L. (2000) Null Hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. *Journal of Wildlife Management* 64, 912-923.

Archaux F., Balanca G., Henry P.Y. & Zapata G. (2004) Wintering of White Storks in Mediterranean France. *Waterbirds* 27, 441-445.

Barbraud C. & Barbraud J.-C. (1997) Le régime alimentaire des poussins de Cigogne blanche *Ciconia ciconia* en Charente-Maritime : importance des insectes. *Alauda* 65, 259-262

Barbraud C., Barbraud J.-C. & Barbraud M. (1999) Population dynamics of the White Stork *Ciconia ciconia* in western France. *Ibis* 141, 469-479.

Barbraud C., Weimerskirch H., Guinet C. & Jouventin P. (2000) Effect of sea-ice extent on adult survival of an Antarctic top predator: the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia* 124, 483-488.

Barbraud C. & Weimerskirch H. (2001a) Contrasting effects of the extent of sea-ice on the breeding performance of an Antarctic top predator, the Snow Petrel *Pagodroma nivea*. *Journal of Avian Biology* 32, 297-302.

Barbraud C. & Weimerskirch H. (2001b) Emperor penguins and climate change. *Nature* 411, 183-186.

Barbraud C., Barbraud J.-C., Barbraud M. & Delord K. (2002) Changements récents dans le régime alimentaire des poussins de Cigogne blanche *Ciconia ciconia* en Charente-Maritime (centre-ouest, France). *Alauda* 70, 437-444.

Barbraud C., Johnson A.R. & Bertault G. (2003) Phenotypic correlates of post-fledging dispersal in a population of greater flamingos: the importance of body condition. *Journal of Animal Ecology* 72, 246-257.

Barbraud C. & Weimerskirch H. (2003) Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270, 2111-2116.

Barbraud C. & Weimerskirch H. (2005) Environmental conditions and breeding experience affect costs of reproduction in blue petrels. *Ecology* 86, 682-692.

Behrenfeld M.J., Malley R.T., Siegel D.A., McClain C.R., Sarmiento J.L., Feldman G.C., Milligan A.J., Falkowski P.G., Letelier R.M. & Boss E.S. (2006) Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature* 444, 752-755.

Benton T. & Grant A. (1996) How to keep fit in the real world: Elasticity analyses and selection pressures on life histories in a variable environment. *American naturalist* 147, 115-139.

Berthold P., Van den Bossche W., Fiedler W., Kaatz C., Kaatz M., Leshem Y., Nowak E. & Querner U. (2001) Detection of a new important staging and wintering area of the White Stork *Ciconia ciconia* by satellite tracking. *Ibis* 143, 450-455.

Birdlife International (2004) *Tracking ocean wanderers: the global distribution of albatrosses and petrels. Results from the Global Procellariiform Tracking Workshop, 1-5 September, 2003, Gordon's Bay, South Africa*. Cambridge, UK.

Blain S., Tréguer P., Belviso S., Bucciarelli E., Denis M., Desabre S., Fiala M., Martin Jéséquel V., Le Févre J., Mayzaud P., Marty J.-C. & Razouls S. (2001) A biogeochemical study of the island mass effect in the context of the iron hypothesis: Kerguelen Islands, Southern Ocean. *Deep-Sea Research Part I* 48, 163-187.

Blums P., Nichols J.D., Hines J.E. & Mednis A. (2002) Sources of variation in survival and breeding site fidelity in three species of European ducks. *Journal of Animal Ecology* 71, 438-450.

Bradshaw W.E. & Holzapfel C.M. (2006) Climate change: evolutionary response to rapid climate change. *Science* 312, 1477-1478.

Bunce A., Ward S.J. & Norman F.I. (2005) Are age-related variations in breeding performance greatest when food availability is limited? *Journal of Zoology* 266, 163-169.

Burnham K.P. & Anderson D.R. (1998) *Model selection and inference: a practical information-theoric approach*. Springer-Verlag, New-York.

Cam E. & Monnat J.-Y. (2000) Apparent inferiority of first-time breeders in the kittiwake: the role of heterogeneity among age class. *Journal of Animal Ecology* 69, 380-394.

Caswell H. (2001) *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*, Second Edition edn. Sinauer, Sunderland, MA.

Chastel O., Weimerskirch H. & Jouventin P. (1995a) Body condition and seabird reproductive performance: a study of three petrel species. *Ecology* 76, 2240-2246.

Chastel O., Weimerskirch H. & Jouventin P. (1995b) Influence of body condition on reproductive decision and reproductive success in the blue petrel. *The Auk* 112, 964-972

Chaurand T. & Weimerskirch H. (1994) Incubation routine, body mass regulation and egg neglect in the Blue Petrel *Halobaena caerulea*. *Ibis* 136, 285-290.

Chen B. & Wise D.H. (1999) Bottom-up limitation of predaceous arthropods in a detritis-based terrestrial food web. *Ecology* 80, 761-772.

Chen M., Xie P., Janowiak J.E. & Arkin P.A. (2002) Global Land Precipitation: A 50-yr Monthly Analysis Based on Gauge Observations. *Journal of Hydrometeorology* 3, 249-266.

Cherel Y. & Weimerskirch H. (1995) Seabirds as indicators of marine resources: black-browed albatrosses feeding on Ommastrephid squids in Kerguelen waters. *Marine Ecology Progress Series* 129, 295-300.

Cherel Y., Hobson K.A. & Weimerskirch H. (2000) Using stable-isotope analysis of feathers to distinguish moulting and breeding origins of seabirds. *Oecologia* 122, 155-162.

Cherel Y. & Weimerskirch H. (2000) Food and feeding ecology of the neritic-slope forager black-browed albatross and its relationships with commercial fisheries in Kerguelen waters. *Marine Ecology Progress Series* 207, 183-199.

Cooch E.G. & Ricklefs R.E. (1994) Do variable environments significantly influence optimal reproductive effort in birds? *Oïkos* 69, 447-459.

Coulson T., Catchole E.A., Albon S.D., Morgan B.J.T., Pemberton J.M., Clutton-Brock T.H., Crawley M.J. & Grenfell B.T. (2001) Age, sex, density, winter, weather, and population crashes in Soay Sheep. *Science* 292, 1528-1531.

Coulson T., Gaillard J.-M. & Festa-Bianchet M. (2005) Decomposing the variation in population growth into contributions from multiple demographic rates. *Journal of Animal Ecology* 74, 789-801.

Cowley E. & Siriwardena G.M. (2005) Long-term variation in survival rates of Sand Martins Riparia riparia: dependence on breeding and wintering ground weather, age and sex, and their population consequences. *Bird Study* 52, 237-251.

Crespin L., Harris M.P., Lebreton J.D., Frederiksen M. & Wanless S. (2006) Recruitment to a seabird population depends on environmental factors and on population size. *Journal of Animal Ecology* 75, 228-238.

Curio E. (1983) Why do young birds reproduce less well? *Ibis* 125, 400-404.

Daunt F., Afanasyev V., Adam A., Croxall J.P. & Wanless S. (2007) From cradle to early grave: juvenile mortality in European shags *Phalacrocorax aristotelis* results from inadequate development of foraging proficiency. *Biology Letters* 3, 371-374.

Dugger K.M., Faaborg J., Arendt W.J. & Hobson K.A. (2004) Understanding survival and abundance of overwintering warblers: does rainfall matter? *The Condor* 106, 744-760.

Durant J.M., Anker-Nilssen T. & Stenseth N.C. (2003) Trophic interactions under climate fluctuations: the Atlantic puffin as an example. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270, 1461-1466.

Durant J.M., Anker-Nilssen T., Hjermann D.Ø. & Stenseth N.C. (2004) Regime shifts in the breeding of an Atlantic puffin population. *Ecology Letters* 7, 388-394.

Durant J.M., Hjermann D.Ø., Ottersen G. & Stenseth N.C. (2007) Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research* 33, 271-283.

Duriez O., Weimerskirch H. & Fritz H. (2000) Regulation of provisioning in the thin-billed prion: an interannual comparison and manipulation of parents. *Canadian Journal of Zoology* 78, 1275-1283.

Engen S., Lande R., Sæther B.-E. & Bregnballe T. (2005) Estimating the pattern of synchrony in fluctuating populations. *Journal of Animal Ecology* 74, 601-611.

Erikstad K.E., Fauchald P., Tverra T. & Steen H. (1998) On the cost of reproduction in long-lived birds: the influence of environmental variability. *Ecology* 79, 1781-1788.

Forcada J., Trathan P.N., Reid K. & Murphy E.J. (2005) The effects of global climate variability in pup production of Antarctic fur seals. *Ecology* 86, 2408-2417.

Forchhammer M.C., Clutton-Brock T.H., Lindstrom J. & Albon S.D. (2001) Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. *Journal of Animal Ecology* 70, 721-729.

Forchhammer M.C. & Post E. (2004) Using large-scale climate indices in climate change ecology studies. *Population Ecology* 46, 1-12.

Forslund P. & Pärt T. (1995) Age and reproduction in birds - hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution* 10, 374-378.

Francis C.M. & Saurola P. (2004) Estimating components of variance in demographic parameters of Twany Owls, *Strix aluco*. *Animal Biodiversity and Conservation* **27**, 489-502.

Franklin A.B., Anderson D.R., Gutiérrez R.J. & Burnham K.P. (2000) Climate, habitat quality, and fitness in northern spotted owl populations in Northwestern California. *Ecological Monographs* 70, 539-590.

Frederiksen M., Wanless S., Harris M.P., Rothery P. & Wilson L.J. (2004) The role of industrial fisheries and oceanographic change in the decline of North Sea black-legged kittiwakes. *Journal of Applied Ecology* 41, 1129-1139.

Frederiksen M., Edwards M., Richardson A.J., Halliday N.C. & Wanless S. (2006) From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *Journal of Animal Ecology* 75, 1259-1268.

Fretwell S.D. (1972) *Populations in a seasonal environment*. Princeton University Press.

Fujiwara M. & Caswell H. (2002) A general approach to temporary emigration in mark-recapture analysis. *Ecology* 83, 3266-3275.

Gaillard J.-M., Pontier D., Allainé D., Lebreton J.D., Trouvilliez J. & Clobert J. (1989) An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oïkos* 56, 59-76.

Gaillard J.-M., Festa-Bianchet M. & Yoccoz N.G. (1998) Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology & Evolution* 13, 58-63.

Gaillard J.-M., Festa-Bianchet M., Yoccoz N.G., Loison A. & Toigo C. (2000) Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 367-393.

Gaillard J.-M. & Yoccoz N.G. (2003) Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology* 84, 3294-3306.

Géroudet P. (1994) *Grands échassiers, Gallinacés, Râles d'Europe*. Paris.

Gillespie J.H. (1977) Natural selection for variances in offspring numbers: a new evolutionary principle. *American naturalist* 111, 1010-1014.

Gimenez O., Crainiceanu C., Barbraud C., Jenouvrier S. & Morgan B.J.T. (2006) Semiparametric regression in capture–recapture modeling. *Biometrics* 62, 691-698.

Greig S.A., Coulson J.C. & Monaghan P. (1983) Age-related differences in foraging success in the Herring Gull (*Larus argentatus*). *Animal Behaviour* 31, 1237-1243.

Grether G.F. (2005) Environmental change, phenotypic plasticity, and genetic compensation. *The American Naturalist* 166, E115-E123.

Grosbois V. & Thompson P.M. (2005) North Atlantic climate variation influences survival in adult fulmars. *Oïkos* 109, 273-290.

Grosbois V., Henry P.Y., Blondel J., Perret P., Lebreton J.D., Thomas D.W. & Lambrechts M. (2006) Climate impacts on Mediterranean blue tit survival: an investigation across seasons and spatial scales. *Global Change Biology* 12, 2235-2249.

Grosbois V., Gimenez O., Pradel R., Barbraud C., Clobert J., Møller A.P., Lambrechts M., Weimerskirch H. & Lebreton J.D. (en révision) Assessing the impact of climate change on vertebrate vital rates using individual scale monitoring data.

Grünbaum D. & Veit R.R. (2003) Black-browed albatrosses foraging on Antarctic krill: density-dependence through local enhancement? *Ecology* 84, 3265-3275.

Guinet C., Chastel O., Koudil M., Durbec J.P. & Jouventin P. (1998) Effects of warm sea-surface temperature anomalies on the blue petrel at the Kerguelen Islands. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265, 1001-1006.

Hallett T.B., Coulson T., Pilkington J.G., Clutton-Brock T.H., Pemberton J.M. & Grenfell B.T. (2004) Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather. *Nature* 430, 71-75.

Hansen J., Sato M., Ruedy R., Lo K., Lea D.W. & Medina-Elizade M. (2006) Global temperature change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103, 14288-14293.

Harrington R., Woiwod I. & Sparks T. (1999) Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 146-150.

Harris M.P., Anker-Nilssen T., McCleery R., Erikstad K.E., Shaw D.N. & Grosbois V. (2005) Effect of wintering area and climate on the survival of adult Atlantic puffins *Fratercula arctica* in the eastern Atlantic. *Marine Ecology Progress Series* 297, 283-296.

Hughes L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution* 15, 56-61.

Hurrel J.W. (1995) Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitation. *Science* 269, 676-679.

Hurrel J.W., Kushnir Y., Visbeck M. & Ottersen G. (2003) An overview of the North Atlantic Oscillation. *Geophysical Monograph* Series , 1-35.

Inchausti P., Guinet C., Koudil M., Durbec J.-P., Barbraud C., Weimerskirch H., Cherel Y. & Jouventin P. (2003) Inter-annual variability in the breeding performance of seabirds in

relation to oceanographic anomalies that affect the Crozet and the Kerguelen sectors of the Southern Ocean. *Journal of Avian Biology* 34, 170-176.

IPCC. Climate change 2001: synthesis report. Watson, R. T. and Core Writing Team. 2001. Cambridge, Cambridge University Press.

IPCC (2007a) Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* Cambridge University Press, Cambridge, UK.

IPCC (2007b) Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Jenouvrier S., Barbraud C. & Weimerskirch H. (2003) Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. *Journal of Animal Ecology* 72, 576-587.

Jenouvrier S., Barbraud C., Cazelles B. & Weimerskirch H. (2005a) Modelling population dynamics of seabirds: importance of the effects of climate fluctuations on breeding proportions. *Oïkos* 108, 511-522.

Jenouvrier S., Barbraud C. & Weimerskirch H. (2005b) Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabird species. *Ecology* 86, 2889-2903.

Jenouvrier S., Weimerskirch H., Barbraud C., Park Y.-H. & Caselles B. (2005c) Evidence of a shift in the cyclicity of Antarctic seabirds dynamics linked to climate. *Proceedings of the Royal Society of London B* 272, 887-895.

Jenouvrier S., Barbraud C. & Weimerskirch H. (2006) Sea ice affects the population dynamics of Adélie penguins in Terre Adélie. *Polar biology* 29, 413-123.

Jones I.L., Hunter F.M. & Robertson G.J. (2002) Annual adult survival of Least Auklets (Aves, Alcidae) varies with large-scale climatic conditions of the North Pacific Ocean. *Oceanologia* 133, 38-44.

Kanyamibwa S., Schierer A., Pradel R. & Lebreton J.D. (1990) Changes in adult annual survival rates in a western European population of the White Stork *Ciconia ciconia*. *Ibis* 132, 27-35.

Kanyamibwa S., Bairlein F. & Shierer A. (1993) Comparison of survival rates between populations of the White Stork *Ciconia ciconia* in Central Europe. *Ornis Scandinavica* 24, 397-302.

Kendall W.l. & Nichols J.D. (2002) Estimating stage-transition probabilities for unobservable states using capture-recapture/resighting data. *Ecology* 83, 3276-3284.

Kéry M., Madsen J. & Lebreton J.D. (2006) Survival of Svalbard pink-footed geese Anser brachyrhynchus in relation to winter climate, density and land-use. *Journal of Animal Ecology* 75, 1172-1181.

Kitaysky A.S. & Golubova E.G. (2000) Climate change causes contrasting trends in reproductive performance of planktivorous and piscivorous alcids. *Journal of Animal Ecology* 69, 248-262.

Kwok R. & Comiso J.C. (2002) Southern Ocean climate and sea ice anomalies associated with the Southern Oscillation. *Journal of Climate* 15, 487-501.

L'Hote Y., Mahe G., Some B. & Triboulet J.P. Analysis of a Sahelian annual rainfall index from 1896 to 2000; the drought continues. Hydrological Sciences Journal/Journal des Sciences Hydrologiques 47[4], 563-572. 2002.

Laaksonen T., Korpimäki E. & Hakkarainen H. (2002) Interactive effects of parental age and environmental variation on the breeding performance of Tengmalm's owls. *Journal of Animal Ecology* 71, 23-31.

Lack D. (1968) *Ecological adaptations for breeding in birds*. London, UK.

Langtimm C.A. & Beck C.A. (2003) Lower survival probabilities for adult Florida manatees in years with intense coastal storms. *Ecological Applications* 13, 257-268.

Lande R. (1988) Demographic models of the northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*). *Oecologia* 75, 601-607.

Lebreton J.D., Burnham K.P., Clobert J. & Anderson D.R. (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62, 67-118.

Lebreton J.D. & Pradel R. (2002) Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics* 29, 353-369.

Lebreton J.D., Hines J.E., Pradel R. & Spendelow J.A. (2003) Estimation by capture-recapture of recruitment and dispersal over several sites. Oïkos 101, 253-264.

Lee D.E., Nur N. & Sydeman W.J. (2007) Climate and demography of the planktivorous Cassin's auklet *Ptychoramphus aleuticus* off northern California: implications for population change. *Journal of Animal Ecology* 76, 337-347.

Lima M., Stenseth N.C. & Jaksic F.M. (2002) Population dynamics of a South America rodent: seasonal structure interacting with climate, density dependence and predator effects. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269, 2579-2586.

Loison A. & Langvatn R. (1998) Short- and long-term effects of winter and spring weather on growth and survival of red deer in Norway. *Oecologia* 116, 489-500.

Loison A., Sæther B.-E., Jerstad K. & Røstad O.W. (2002) Disentangling the sources of variation in the survival of the European dipper. *Journal of Applied Statistics* 29, 289-304.

Marchant S. & Higgins P.J. (1990) Procellariiformes; Diomedeidae. In: *Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic birds - ratites to ducks*, pp. 263-354. Oxford University Press, Oxford.

Mazerolle D.F., Dufour K.W., Hobson K.A. & Haan H.E.d. (2005) Effects of large-scale climatic fluctuations on survival and production of young in a Neotropical migrant songbird, the yellow warbler *Dendroica petechia*. *Journal of Avian Biology* 36, 155-163.

McCarty J.P. (2001) Ecological consequences of recent climate change. *Conservation biology* 15, 320-331.

Medawar P.B. (1952) *An unsolved problem of biology*. H. K. Lewis, London, UK.

Moss R., Oswald J. & Baines D. (2001) Climate change and breeding success: decline of the capercaillie in Scotland. *Journal of Animal Ecology* 70, 47-61.

Murphy G.I. (1968) Pattern in life history and the environment. American naturalist 102, 391-403.

Moyes K., Coulson T., Morgan B.J.T., Donald A., Morris S.J. & Clutton-Brock T.H. (2006) Cumulative reproduction and survival costs in female red deer. *Oïkos* 115, 241-252.

Mysterud A., Stenseth N.C., Yoccoz N.G., Ottersen G. & Langvatn R. (2003) The response of terrestrial ecosystems to climate variability associated with the North Atlantic Oscillation. *Geophysical Monograph* 134, 235-268.

Naef-Daenzer B., Widmer F. & Nuber M. (2001) Differential post-fledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date. *Journal of Animal Ecology* 70, 730-738.

Nevoux M. & Barbraud C. (2006) Relationships between sea ice concentration, sea surface temperature and demographic traits of thin-billed prions. *Polar biology* 29, 445-453.

Newton I., Wyllie I. & Rothery P. (1992) Annual survival of sparrowhawks Accipiter nisus breeding in three areas of Britain. *Ibis* 135, 49-60.

Newton I. (1998) *Population limitation in birds*. Academic Press.

Newton I. (2004) Population limitation in migrants. *Ibis* 146, 197-226.

Newton I. (2007) Weather-related mass-mortality events in migrants. *Ibis* 149, 453-467.

Ozer P., Erpicum M., Demarée G. & Van Diepenbeeck M. (2003) Discussion of "Analysis of a Sahelian annual rainfall index from 1896 to 2000; the drought continues". *Hydrological Sciences Journal/Journal des Sciences Hydrologiques* 48, 489-496.

Park Y.-H., Charriaud E., Ruiz Pino D. & Jeandel C. (1998) Seasonal and interannual variability of the mixed layer properties and steric height at station KERFIX, southwest of Kerguelen. *Journal of Marine Systems* 17, 571-586.

Parmesan C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37, 637-669.

Peach W., Baillie S. & Underhill L. (1991) Survival of British sedge warblers *Acrocephalus schoenobaenus* in relation to west African rainfall. *Ibis* 133, 300-305.

Pfister C. (1998) Patterns of variance in stage-structured populations: Evolutionary predictions and ecological implications. *Proceeding of the National Academy of Sciences of USA* 95, 213-218.

Phillips R.A., Silk J.R.D., Croxall J.P., Afanasyev V. & Briggs D.R. (2004) Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 266, 265-272

Phillips R.A., Silk J.R.D., Croxall J.P., Afanasyev V. & Bennett V.J. (2005) Summer distribution and migration of non breeding albatrosses: individual consistencies and implications for conservation. *Ecology* 86, 2386-2396.

Pinaud D. & Weimerskirch H. (2002) Ultimate and proximate factors affecting the breeding performance of a marine top-predator. *Oïkos* 99, 141-150.

Post E. & Stenseth N.C. (1999) Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. *Ecology* 80, 1322-1339.

Prince P.A. (1980) The food and feeding ecology of grey-headed albatross *Diomedea chrysostoma* and black-browed albatross *D. melanophris*. *Ibis* 122, 476-487.

Prince P.A., Rothery P., Croxall J.P. & Wood A.G. (1994) Population dynamics of the black-browed and grey-headed albatrosses *Diomedea melanophris* and *D. chrysostoma* at Bird Island, South Georgia. *Ibis* 136, 50-71.

Quetin L.B., Ross R.M., Fritsen C.H. & Vernet M. (2007) Ecological responses of Antarctic krill to environmental variability: can we predict the future? *Antarctic Science* 19, 253-266

R Development Core Team (2004). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing.

Ratcliffe N., Furness R.W. & Hamer K.C. (1998) The interactive effects of age and food supply on the breeding ecology of great skuas. *Journal of Animal Ecology* 67, 853-862.

Reid K. & Croxall J.P. (2001) Environmental response of upper trophic-level predators reveals a system change in an Antarctic marine ecosystem. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268, 377-384.

Reynolds R.W. & Smith T.M. (1995) A high-resolution global sea surface temperature climatology. *Journal of Climate* 8, 1571-1583.

Reynolds R.W., Rayner N.A., Smith T.M., Stokes D.C. & Wang W. (2002) An improved in situ and satellite SST analysis for climate. *Journal of Climate* 15, 1609-1625.

Reznick D.A. (1990) Plasticity in age and size at maturity in male guppies (*Poecilia reticulata*): An experimental evaluation of alternative models of development. *Journal of Evolutionary Biology* 3, 185-203.

Reznick D.A., Butler M.J. & Rodd H. (2001) Life-History Evolution in Guppies. VII. The Comparative Ecology of High- and Low-Predation Environments. *American naturalist* 157, 126-140.

Ricklefs R.E. (1991) Structures and transformations of life histories. *Functional Ecology* 5, 174-183.

Rivalan P., Frederiksen M., Loïs G. & Julliard R. (2007) Contrasting responses of migration strategies in two European thrushes to climate change. *Global Change Biology* 13, 275-287.

Roff D.A. (2002) *Life history evolution*. Sinauer Associates Inc, Sunderland, Massachusetts, USA.

Rolland V., Barbraud C. & Weimerskirch H. (sous presse) Combined effects of fisheries and climate on a migratory long-lived marine predator. *Journal of Applied Ecology.*

Root T.L., Price J.T., Hall K.R., Schneider S.H., Rosensweig C. & Pounds J.A. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421, 57-60.

Saba V.S., Santidrian-Tomillo P., Reina R.D., Spotila J.R., Musick J.A., Evans D.A. & Paladino F.V. (2007) The effect of the El Nino Southern Oscillation on the reproductive frequency of eastern Pacific leatherback turtles. *Journal of Applied Ecology* 44, 395-404.

Sandvik H., Erikstad K.E., Barrett R.T. & Yoccoz N.G. (2005) The effect of climate on adult survival in five species of North Atlantic seabirds. *Journal of Animal Ecology* 74, 817-831.

Sanz J.J., Potti J., Moreno J., Merino S. & Frías O. (2003) Climate change and fitness components of a migratory bird breeding in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 9, 461-472.

Sæther B.-E. (1997) Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology & Evolution* 12, 143-149.

Sæther B.-E. & Bakke Ø. (2000) Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81, 642-653.

Sæther B.-E., Grøtan V., Tryjanowski P., Barbraud C., Engen S. & Fulin M. (2006) Climate and spatio-temporal variation in the population dynamics of a long distance migrant, the white stork. *Journal of Animal Ecology* 75, 80-90.

Schaub M., Kania W. & Köppen U. (2005) Variation in primary production during winter induces synchrony in survival rates in migratory white storks *Ciconia ciconia*. *Journal of Animal Ecology* 74, 656-666.

Sillett T.S., Holmes R.T. & Sherry T.W. (2000) Impacts of a global climate cycle on population dynamics of a migratory songbird. *Science* 288, 2040-2042.

Sinclair A.R.E. & Pech R.P. (1996) Density dependence, stochasticity, compensation and predator regulation. *Oïkos* 75, 164-173.

Skalski J.R., Hoffmann A. & Smith S.G. (1993) Testing the significance of individual- and cohort-level covariates in animal survival studies. In: *Marked individuals in the study of bird population* (eds Lebreton J.D. & North P.M.), pp. 9-28. Birkhäuser Verlag, Basle, Switzerland.

Stearns S.C. (1976) Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quartely Review of Biology* 51, 3-47.

Stearns S.C. (1983) The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in the mammals. *Oïkos* 41, 173-187.

Stearns S.C. (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.

Stearns S.C. & Kawecki T.J. (1994) Fitness sensitivity and canalization of life-history traits. *Evolution* 48, 1438-1450.

Stenseth N.C., Ottersen G., Hurrell J.W., Mysterud A., Lima M., Chan K.-S., Yoccoz N.G. & Ådlandsvik B. (2003) Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270, 2087-2096.

Stenseth N.C., Ottersen G., Hurrel J.W. & Belgrano A. (2004) *Marine ecosystems and climate variation*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Stenseth N.C. & Mysterud A. (2005) Weather packages: finding the right scale and composition of climate in ecology. *Journal of Animal Ecology* 74, 1195-1198.

Stige L.C., Stave J., Chan K.S., Ciannelli L., Pettorelli N., Glantz M., Herren H.R. & Stenseth N.C. (2006) From the Cover: The effect of climate variation on agro-pastoral production in Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103, 3049-3053.

Stokke B.G., Møller A.P., Saether B.-E., Rheinwald G. & Gutscher H. (2005) Weather in the breeding area and during migration affects the demography of a small long-distance passerine migrant. *The Auk* 122, 637-647.

Tavecchia G., Coulson T., Morgan B.J.T., Pemberton J.M., Pilkington J.G., Gulland F.M.D. & Clutton-Brock T.H. (2005) Predictors of reproductive cost in female Soay sheep. *Journal of Animal Ecology* 74, 201-213.

Thomas D.W., Blondel J., Perret P., Lambrechts M. & Speakman J.N. (2001) Energetic and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding birds. *Science* 291, 2598-2600.

Thompson P.M. & Ollason J.C. (2001) Lagged effects of ocean climate change on fulmar population dynamics. *Nature* 413, 417-420.

Tickell W.L.N. (1967) Movements of black-browed and grey-headed albatrosses in the South Atlantic. *Emu* 66, 357-367.

Tickell W.L.N. (1976) The distribution of black-browed and grey-headed albatrosses. *Emu* 76, 64-68.

Tortosa F.S., Caballero J.M. & Reyes-Lopez J. (2002) Effect of rubbish dumps on breeding success in the White Stork in Southern Spain. *Waterbirds* 25, 39-43.

Trathan P.N., Croxall J.P. & Murphy E.J. (1996) Dynamics of Antarctic penguin populations in relation to inter-annual variability in sea ice distribution. *Polar biology* 16, 321-330.

Trathan P.N. & Murphy E.J. (2003) Sea surface temperature anomalies near South Georgia: Relationships with the Pacific El Niño regions. *Journal of Geophysical Research* 108, SOV 2.1-SOV 2.10.

IUCN 2006. *2006 IUCN Red List of Threatened Species.* <www.iucnredlist.org>. Consulté le 2 août 2007.

Veit R.R., McGowan J.A., Ainley D.G., Wahls T.R. & Pyle P. (1997) Apex marine top predator declines ninety percent in association with changing oceanic climate. *Global Change Biology* 3, 23-28.

Veit R.R. & Prince P.A. (1997) Individual and population level dispersal of black-browed albatrosses *Diomedea melanophris* and grey-headed albatrosses *D. chrysostoma* in response to antarctic krill. *Ardea* 85, 129-134.

Visser M.E. & Holleman J.M. (2001) Warmer springs disrupts the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 268, 289-294.

Visser M.E., Holleman J.M. & Gienapp P. (2006) Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia* 147, 164-172.

Votier S.C., Hatchwell B.J., Beckerman A., McCleery R., Hunter F.M., Pellatt J., Trinder M. & Birkhead T.R. (2005) Oil pollution and climate have wide-scale impacts on seabird demographics. *Ecology Letters* 8, 1157-1164.

Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.-M., Hoegh-Guldberg O. & Bairlein F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389-395.

Waugh S.M., Prince P.A. & Weimerskirch H. (1999) Geographical variation in morphometry of black-browed and grey-headed albatrosses from four sites. *Polar biology* 22, 189-194.

Weimerskirch H., Jouventin P., Mougin J.L., Stahl J.C. & Van Beveren M. (1985) Banding recoveries and the dispersal of seabirds breeding in French Austral and Antarctic territories. *Emu* 85, 22-33.

Weimerskirch H., Clobert J. & Jouventin P. (1987) Survival in five southern albatrosses and its relationship with their life history. *Journal of Animal Ecology* 56, 1043-1055.

Weimerskirch H. (1992) Reproductive effort in long-lived birds: age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the wandering albatross. *Oïkos* 64, 464-473.

Weimerskirch H. & Jouventin P. (1997) Changes in population sizes and demographic parameters of six albatross species breeding on the French sub-Antarctic islands. In: *Albatross biology and conservation* (eds Robertson G.J. & Gales R.), pp. 84-91. Surry Beatty & Sons, Chipping Norton.

Weimerskirch H., Mougey T. & Hindermeyer X. (1997) Foraging and provisioning strategies of black-browed albatrosses in relation to the requirements of the chick: natural variation and experimental study. *Behavioral Ecology* 8, 635-643.

Weimerskirch H., Zimmermann L. & Prince P.A. (2001) Influence of environmental variability on breeding effort in long-lived seabird, the yellow-nosed albatross. *Behavioral Ecology* 12, 22-30.

Weimerskirch H., Inchausti P., Guinet C. & Barbraud C. (2003) Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the Southern Ocean. *Antarctic Science* 15, 249-256.

Wetland International (2006) *Waterbird population estimates*, Fourth Edition edn. Wetland International, Wageningen, The Netherlands.

Wilbur H.M. & Rudolf V.H.W. (2006) Life-History Evolution in Uncertain Environments: Bet Hedging in Time. *The American Naturalist* 168, 398-411.

Williams G.C. (1957) Pleiotropy, natural selection and the evolution of senescence. *Evolution* 11, 398-411.

Xavier J.C., Croxall J.P. & Reid K. (2003) Interannual variation in the diets of two albatross species breeding at South Georgia: implications for breeding performance. *Ibis* 145, 593-610.

Annexes

Annexe 1. Effet du climat sur la survie adulte et le succès reproducteur en fonction de l'expérience de reproduction chez la Cigogne blanche.

→ Nevoux M., Barbraud J.C. & Barbraud C. (sous presse) Breeding experience and demographic response to environmental variability in the white stork. *The Condor.*

Annexe 2. Variation de l'effet des conditions au Sahel sur la survie et le recrutement de la Cigogne blanche.

→ Nevoux M., Barbraud J.C. & Barbraud C. (en révision) Non-linear relationships between climate and vital rates in a migratory white stork population. *Journal of Animal Ecology.*

Annexe 3. Effet du climat sur la survie adulte et le succès reproducteur en fonction de l'expérience de reproduction chez l'Albatros à sourcils noirs.

→ Nevoux M., Barbraud C., & Weimerskirck H. (2007) Environmental variation and experience-related differences in the demography of the long-lived black-browed albatross. *Journal of Animal Ecology*, 76, 159-176.

Annexe 4. Effet des conditions initiales sur la survie juvénile et le recrutement chez l'Albatros à sourcils noirs.

→ Nevoux M., Weimerskirck H, & Barbraud C. (accepté) Influence of early conditions on juvenile survival and recruitment in a species with highly delayed recruitment. *Ecology.*

Annexe 5. Influence de la variabilité environnementale sur l'évolution des paramètres démographiques, comparaison de deux populations d'Albatros à sourcils noirs.

→ Nevoux M., Forcada J., Barbraud C., Croxall J., & Weimerskirch H. (en preparation) Demographic response to environmental variability, an intra-specific comparison. *Proceedings of the Royal Society of London B.*

Annexe 1. Effet du climat sur la survie adulte et le succès reproducteur en fonction de l'expérience de reproduction chez la Cigogne blanche.

Nevoux M., Barbraud J.C. & Barbraud C. (sous presse) Breeding experience and demographic response to environmental variability in the white stork. *The Condor.*

BREEDING EXPERIENCE AND DEMOGRAPHIC RESPONSE TO ENVIRONMENTAL VARIABILITY IN THE WHITE STORK

MARIE NEVOUX[1], JEAN-CLAUDE BARBRAUD[2,3], AND CHRISTOPHE BARBRAUD[1,2,4]

[1]*Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, 79360 Villiers en Bois, France*
[2]*GOAS, Palais des Congrès, 17300 Rochefort, France*
[3]*La Nougerée, Bercloux, 17770 Brizambourg, France*
Manuscript received 23 January 2007; accepted 9 October 2007.
[4] E-mail: barbraud@cebc.cnrs.fr

Abstract. Whereas demographic performance increases with experience, little is known about the experience-related response of demographic performance to environmental variations. In long-lived birds, theoretical studies consider experience-related differences in performance to be greater under more restrictive conditions, but this has rarely been tested. We tested this hypothesis on the White Stork (*Ciconia ciconia*), using a long-term capture-mark-recapture dataset. We studied the demographic response of a population from Western Europe to climate by analyzing adult survival and breeding success as a function of breeding experience. Birds reproduced less well during their first breeding event than during subsequent ones, suggesting that they undergo a learning process. In addition, high mortality in Storks inexperienced at breeding may reflect an important cost associated with the first reproduction event. Presumably, birds subject to the highest cost of reproduction would die during the ensuing winter, with selection favoring birds able to maximize their survival. The first reproductive occasion could be considered a key event for White Storks, for whom mean breeding performance as well as survival probability increased over time in the population, likely as a result of a combination of learning and selection processes. Interannual variation of breeding success was partly explained by spring precipitation on the breeding ground, reflecting environmental variation. By contrast, winter conditions in the Sahel could not explain fluctuations of the survival. Contrary to our predictions, over this 12-year study,

inexperienced individuals seemed to be affected by climatic fluctuations, regardless of their severity, in the same manner as experienced ones.

Key words: Adult survival, breeding experience, breeding success, Ciconia ciconia, *environmental variation, White Stork.*

Introduction

In mammalian and avian populations, several studies have found evidence of a general pattern where individuals breeding for the first time have a lower probability of breeding successfully (Forslund and Pärt 1995, Newton 1998, Reid et al. 2003), a higher probability of skipping breeding in the following year (Weimerskirch 1990, Viallefont et al. 1995), and a lower probability of surviving after first reproduction (Clutton-Brock et al. 1996, Reid et al. 2003) compared to older and more experienced individuals. This distinction in the performance of individuals among experience classes is an important variable of population dynamics. Based on the ability of each class to face perturbations, the impact of climatic fluctuations on population dynamics may depend on population structure. It appears that differences in breeding performance (Ratcliffe et al. 1998, Laaksonen et al. 2002, Bunce et al. 2005) and survival probability (Gaillard et al. 1998, Coulson et al. 2001, Barbraud and Weimerskirch 2005) of breeding birds of younger and prime ages is particularly important during harsh weather conditions. At the intrapopulation level, we can consider this distinction between birds inexperienced and experienced at breeding fundamental to better explaining population dynamics in variable ecosystems.

In addition, the demographic response of a population to its environment may depend on its specific life history traits, such as the manner in which it deals with the trade-off for the allocation of resources between reproduction and survival (Erikstad et al. 1998). In long-lived birds, the survival of adults in general, and experienced ones in particular, should be highly buffered against external forces, at the expense of breeding success (Gaillard et al. 2000, Pfister 2005). In short-lived species, the opposite pattern is expected (Sæther and Bakke 2000). This issue has been examined in the extremely long-lived Black-browed Albatross (*Thalassarche melanophrys*), for whom the response of adult survival to climatic indices depends on the experience of individuals, whereas the impact of climate on breeding success is similar, irrespective of experience (Nevoux et al. 2007).

The objective of this study is to test whether this result—the influence of the breeding experience on the impact of climate on survival, but not on breeding success—could be extended to another long-lived species characterized by high fecundity. The White Stork

(*Ciconia ciconia*) is a long-lived (average lifespan 20–30 years) migrant bird that faces highly variable environments throughout its life cycle (Géroudet 1994). Indeed, previous studies have highlighted the impact of climatic variations on the population size (Sæther et al. 2006) and on the mortality of European White Stork populations (Kanyamibwa et al. 1990, 1993, Barbraud et al. 1999, Schaub et al. 2005), indicating a certain susceptibility of this species to the fluctuations of its environment. First, we estimated the breeding success and adult survival probability of Storks inexperienced and experienced at breeding, using long-term capture-mark-recapture datasets. Next, we tested for correlations between environmental fluctuations and demographic parameters in order to study potential experience-based responses of breeding individuals to climatic fluctuations, which has rarely been assessed in relation to both reproductive success and survival probability. Based on previous findings for birds (Laaksonen et al. 2002, Barbraud and Weimerskirch 2005, Bunce et al. 2005) and mammals (Gaillard et al. 1993, 1998, 2000, Coulson et al. 2001), we predicted that younger breeding storks should reproduce and survive less well than experienced breeding storks. We expected that this difference should increase under increasing climate severity, based on storks' respective ability to face environmental fluctuations.

Methods

Species and study site

The White Stork (Ciconiiformes) is a large (3–4 kg) water bird breeding mainly in Europe. Based on its migratory pattern, European populations can be segregated into western and eastern populations separated by a line from north Germany to Hungary. During winter, western birds migrate to the western sector of the Sahel, whereas eastern storks migrate to the eastern Sahelian sector and to southern Africa (Géroudet 1994, Berthold et al. 2001). Every year, birds start to return to breeding sites in mid-February and, in March, females lay on average three to five eggs each. Our study was conducted on a western population of storks breeding in the Brouage marshes, Charente-Maritime, western France (45.5ºN, 1.0ºW), where artificial and natural nests were established in and around a marsh area. This study began in 1978, and 20–85 banded breeding pairs were monitored each year from 1992 to 2003 (Barbraud et al. 1999).

From the time of arrival of the breeding pairs to the departure of fledglings, each nest was checked with a telescope an average of five times in order to record the members and the number of chicks of each pair. Every year, each chick of the monitored pairs was banded with a stainless steel band and with a unique-numbered PVC (Darvic) band. In summer, during the

breeding season, birds foraged in the marshes, feeding mainly on aquatic insects, crayfishes and anurans (Barbraud and Barbraud 1997, Barbraud et al. 2002). In winter, storks migrated to the Sahelian zone in Africa through Spain and the Gibraltar Strait (Géroudet 1994, Berthold et al. 2001, CB, unpubl. data). However, since the 1990s, an increasing number of birds have remained in southern Europe—mainly Spain—during the winter (Archaux et al. 2004).

Statistical analyses

Experience

Because White Storks are long-lived and mature at a late age (Barbraud et al. 1999), we selected the capture histories of breeding birds observed between 1992 and 2003 in order to obtain a sufficient number of sightings of individuals of known age and breeding history (724 breeding events recorded involving a total of 237 storks). In this population, 95% of birds were observed to begin breeding at between two and five years of age; age and experience were thus not confounded in this population (MN, unpubl. data). We classified adult birds according to their experience, defined as the number of breeding events. We assumed that the first reproductive event was correctly detected, based on the high probability of observing breeding Storks in the breeding area (see Results). A first analysis consisted of modeling survival for different classes of experience. The model specified the minimum number of experience classes (x) needed to discriminate individuals by their survival probability.

Breeding success. Breeding success was defined for each individual at the end of each reproductive season as the number of fledglings produced. The effect of experience on breeding success was assessed using the x experience class defined above. The relationships between breeding success and experience or climatic indices were tested using nonparametric mixed models with random effects on individuals, as data were neither normally distributed (Shapiro-Wilk test: $W = 0.91$, $P < 0.001$) nor independent (the breeding success of individuals that reproduced several times during the study period was recorded several times, as Storks both inexperienced and experienced at breeding). Models with climatic covariates were selected using the analysis of deviance ANODEV test, which provides a statistic for evaluating the impact of a covariate by comparing the amount of deviance explained by that covariate against the amount of deviance it leaves unexplained (Skalski et al. 1993, White and Burnham 1999). Statistics were computed using R (Ihaka and Gentleman 1996). Estimates are presented ± SE.

Survival.

Annual adult survival probabilities were estimated with capture-mark-recapture (CMR) models using M-SURGE (Choquet et al. 2004). By taking into account the probability of detecting birds (i.e., the probability that a banded bird that is alive and in the study area at time t was seen at time t), these models calculate unbiased estimates of annual apparent survival probabilities (Lebreton et al. 1992). First, a goodness-of-fit test was performed using U-CARE (Choquet et al. 2003) to test whether the data followed the assumptions on which CMR models are based (Lebreton et al. 1992). This test was performed on the more complex model Φ (Exp*t) p (Exp*t), where both survival (Φ) and capture probabilities (p) vary with experience (Exp) and time (t). Experience was modeled using x classes, where "Exp1" stands for individuals that breed for the first time, "Exp2" stands for individuals that breed for the second time, and so on.

Time-dependent models were selected using a second order Akaike's Information Criterion corrected for small sample sizes (AIC_c; Burnham and Anderson 1998). The model with the smallest AIC_c value was considered the best model. Two models separated by a difference in AIC_c values of less than two are assumed to fit the data similarly (Lebreton et al. 1992). Models with climatic covariates were selected using ANODEV. Estimates are presented ± SE.

Selection of environmental variables

In most cases, climatic fluctuations are thought to affect populations through an indirect mechanism, whereby climate first affects primary production, with the disturbance then becoming integrated along the trophic web up to top predators. To limit the number of total covariates in the candidate models, we selected variables in accordance with the annual life cycle of White Stork, based on the seasonal presence of individuals in different ecosystems. Global indices were used to characterize environmental conditions over wintering areas. All included indices, description of which follow, were standardized over the study period (i.e., mean = 0, SD = 1).

The North Atlantic Oscillation (NAO), calculated from differences in sea level pressure over the northern Atlantic Ocean, is known to affect many western European marine and terrestrial populations (Ottersen et al. 2001, Thompson and Ollason 2001, Stenseth et al. 2002). Winter NAO was obtained from the National Center for Atmospheric Research (NCAR; Hurrell 1995). In the terrestrial ecosystems exploited by storks (i.e., wetlands of the sub-Saharan zone in winter and European marshes in summer), the amount of precipitation is a key factor of

primary production and was thus included as a covariate in our models. The Sahel Rainfall Index (SRI), based on the amount of precipitation over the sub-Saharan sector (i.e., 10.0–20.0ºN, 20.0ºW–10.0°E) has previously been found to affect storks' survival during winter (Kanyamibwa et al. 1990, 1993, Barbraud et al. 1999). We averaged SRI over the three wettest months from precipitation data (July–September; Janowiak 1988). Monthly SRI was available from the Joint Institute for the Study of the Atmosphere and Ocean (JISAO; Janowiak 1988, Mitchell 2005). We also selected precipitation (Pp) data in the vicinity of the study site in Charente-Maritime (45.0–47.5ºN, 2.5–0ºW) during the breeding season (February–July) to test for an impact of rainfall in this marsh area on the reproductive success of storks. Seasonal Pp was provided by the National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA; Chen et al. 2002, NOAA 2006). The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) is a measure of the greenness, related to primary production, measuring chlorophyll density from infrared satellite pictures. A recent study demonstrated that this index was correlated with the survival of eastern stork populations during winter (Schaub et al. 2005). To test whether NDVI influenced our stork population during winter, we extracted data from the Global Inventory Modeling and Mapping Studies (GIMMS; Tucker et al. 2005, GIMMS 2006) for the Sahelian sector during wintering months (September–December).

Results

Effect of breeding experience

Preliminary analysis of breeding experience indicated a difference in the survival probability between first-time breeding storks and those with two or more years of breeding experience (Table 1). Models with two, three, or four experience classes (respectively models 1–3) could not be discriminated by their AIC_c scores. Thus, we chose to define breeding experience as the distinction between the first and the second reproductive events (x = 2). Of the 724 breeding events (599 observed nests) recorded between 1992 and 2003, 237 were associated with inexperienced birds and 487 with experienced ones (Appendix 1). Among individuals breeding for the first time with a known (e.g., banded) bird, 45.2% paired with a bird breeding for the first time as well.

Effect of experience and climate on survival probabilities

The goodness of fit test indicated that the initial capture-mark-recapture model fit the White Stork dataset (χ^2_{11} = 6.8, P = 0.81). All models of capture probability in which time was a

variable had the highest AIC_c values (models 3–7, Table 2). The constant model (model 1) was the top model, suggesting that experience (model 2) did not affect probability of capture ($P = 0.91 \pm 0.02$).

The top model of adult survival was an additive one with experience and time as variables (model 8), where the survival probability of inexperienced adults as well as experienced ones varied in parallel (on a logit scale) over time (Fig. 1). Survival rates of inexperienced and experienced birds were respectively 0.71 ± 0.04 and 0.81 ± 0.02, being significantly more variable in inexperienced breeders than in experienced ones ($F_{8,7} = 6.9$, $P = 0.01$).

The ANODEV indicated that our models with climatic covariates (models 14–16; Table 2) did not explain a significant portion of the variance in annual survival (all $P > 0.05$). None of these models was able to identify a relationship between environmental variables and survival. Testing monthly indices (instead of a three-month average) did not improve the fit of the models, and neither were any significant correlations between survival and environmental conditions detected.

Effect of experience and climate on breeding success

The breeding success of White Storks (Fig. 2A) varied over time (model 9 vs. model 3, Table 3) and with the breeding experience of birds in an additive fashion (model 1). Individuals breeding for the first time had lower breeding success (2.66 ± 0.09 fledglings per year) compared to experienced breeders (2.98 ± 0.07 fledglings). The variance in the breeding success between the two experience groups was not significantly different over the study period ($F_{11,11} = 1.4$, $P = 0.29$).

Interyear variation in the breeding success of both inexperienced and experienced birds as explained by precipitation on the breeding sector in spring ($P_{ANODEV} = 0.05$, $R^2 = 0.40$; model 4, Table 3; Fig. 2B and 2C), a relationship driven mainly by precipitation in the month of April ($P_{ANODEV} = 0.02$, $R^2 = 0.51$). This result suggests that precipitation positively influences the breeding success of White Storks, regardless of their experience, with a 0.63 ± 0.09 increase in reproductive success with each increasing standardized unit of precipitation (model 3 vs. model 4). By contrast, we did not detect any relationship between breeding success and environmental conditions over wintering grounds (models 6–8).

Discussion

Our study demonstrates that reproductive performance of White Storks depended on their breeding experience. Birds breeding for the first time had a 10% lower and more variable

probability of surviving and a 19% lower but equally variable probability of producing fledglings compared to those with experience. This result is in accordance with theoretical (Forslund and Pärt 1995, Newton 1998) and empirical (Cam and Monnat 2000, Gaillard et al. 2000, Reid et al. 2003, Barbraud and Weimerskirch 2005) studies.

Whereas reproductive success was related to the environmental conditions during spring in the breeding area, adult survival showed no response to climatic variables during the study period. We found a positive effect of the amount of precipitation on the breeding area in spring on the breeding success of storks. Indeed, the productivity of marshes, highly dependent on the rain, determined the quantity or the quality of food available for storks, which forage on aquatic insects, crayfishes and anurans during the breeding season (Barbraud and Barbraud 1997, Barbraud et al. 2002). The state of the local environment at the beginning of the rearing period appeared to have a significant effect on the reproductive output. Although climatic factors appeared in the past to influence survival of individuals in this population (Barbraud et al. 1999), we did not find any evidence of this in our study, for either inexperienced or experienced birds. Previous studies in eastern and western European stork populations have found relationships between stork survival and environmental conditions in their respective wintering grounds in Africa (Barbraud et al. 1999, Kanyamibwa et al. 1990, 1993, Schaub et al. 2005). This difference may be the result of change in the severity of the Sahel climate toward less droughty conditions, in the dependence of the population on environmental conditions (e.g., additional food resources provided by rubbish dumps; Archaux et al. 2004), or in the migratory behavior of storks (i.e., wintering in Southern Europe; Archaux et al. 2004).

Regarding experience-related response to climate, our findings for the White Stork contrast with results from previous studies on birds (Ratcliffe et al. 1998, Laaksonen et al. 2002, Barbraud and Weimerskirch 2005, Bunce et al. 2005) and large herbivores (Gaillard et al. 1993, 1998, 2000, Coulson et al. 2001). Differences between the performance of inexperienced and experienced individuals appear to be greater when food availability is reduced. Whereas Barbraud et al. (1999) found an interaction between survival of juvenile and adults storks and climate, Kanyamibwa et al. (1990) mention an additive effect of age and climate on adult survival probability. Climatic effects are indirect and therefore at best indicative. But even if we could not always identify the specific environmental parameters affecting breeding success or survival, they varied over time, and we suspect these variations to be due to interannual changes in environmental conditions. In addition, we obtained additive models between time and experience, indicating that the performance of storks

inexperienced and experienced at breeding fluctuated in a parallel fashion over time. The difference between inexperienced and experienced birds remained the same in good (i.e., high breeding success or high survival) and in bad (i.e., low breeding success or low survival) years, supporting the idea that birds inexperienced and experienced at breeding respond in the same manner to environmental variability. We hypothesize that storks improved their average performance with increased breeding experience without being able to improve their ability to face climatic fluctuations, at least over the range of climatic variations challenged by the population during our study. If Sahel conditions were not limiting for storks, experience-based differences between individuals may not have persisted, supporting the idea that, under milder conditions, all birds were equally able to successfully survive winters, whatever the relative interannual variation.

Two main hypotheses are generally considered to explain an increase in breeding performance with age or experience: a progressive increase in both foraging skills and in the synchronization of breeding activities through learning (Curio 1983, Greig et al. 1983, Forslund and Pärt 1995) or a progressive decrease in the proportion of lower quality individuals among cohorts through natural selection (Curio 1983, Cam and Monnat 2000, Forslund and Pärt 1995, Barbraud and Weimerskirch 2005). In this White Stork population, the productivity of individuals breeding for the first time was lower because they produced slightly smaller clutches (CB, unpubl. data) and had a higher rate of breeding failure. But the variance in their breeding success was not larger than that of experienced birds, suggesting that all breeding birds may reproduce less well during their first breeding events than during the following events. This result is consistent with what would be expected given a learning process. In addition, high winter mortality occurred in birds following their first breeding season, even though inexperienced birds produced fewer fledglings on average compared to experienced breeders. This is probably true for both sexes, as parents appear to provide similar levels of care (Géroudet 1994). This reflects an important cost associated with the first reproduction, as birds not able to successfully face the energy demands of breeding might enter the winter period in poorer condition. But this cost appears to be highly variable from one bird to another, as the variance for survival probability is high. Presumably, among birds breeding for the first time, those subject to the highest cost of reproduction would die. Such differences in mortality may suggest selection on higher reproductive cost, favoring birds able to maximize their survival. As adult survival is a key parameter in such a long-lived species (Sæther and Bakke 2000), this selection process would potentially be driven by the necessity to maintain low mortality to preserve the population growth rate. Interestingly, we observed

that higher survival probabilities in experienced storks was associated to increased breeding success, resulting in a progressive decrease in the proportion of lower quality individuals among cohorts (Curio 1983, Forslund and Pärt 1995, Cam and Monnat 2000, Barbraud and Weimerskirch 2005). Consistent with this, our analyses demonstrate that the difference between storks inexperienced and experienced at breeding might be related to a selection process as young adults become experienced just after the first reproductive event. Thus, the first reproductive occasion may be considered a key event for White Storks, where mean breeding performance as well as the survival probability increases over time in the population, facilitated by a combination of learning and selection processes.

Aknowledgments

We are particularly grateful to all the field workers involved in the monitoring programs over the past 20 years on the White Stork in Charente-Maritime, France (supported by members of the Groupe Ornithologique Aunis Saintonge). We thank K. Delord for data management, M. Barbraud, J. and L. Biron, and D. and M. Brochard for help in building and settling artificial nests. The Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux supervised the White Stork banding program in France. We are indebted to all the land owners who let us set artificial nests on their proprieties, the Sociétées de Chasse de Saint Jean d'Angle and d'Ars sur Gironde, to Electricité de France, the Parc Naturel Régional du Marais Poitevin, the Association de Défense de l'Environnement de Vendée and the Association Multidisciplinaire des Biologistes de l'Environnement. We thank the Région Poitou-Charentes (grant MN), H. Weimerskirch for helpful comments on the manuscript, M. Authier for his help on mixed model analysis, and J. A. Rodgers Jr., D. S. Dobkin, and an anonymous reviewer, who provided helpful comments and suggestions for improving the manuscript.

Literature cited

Archaux, F., G. Balanca, P. Y. Henry, and G. Zapata. 2004. Wintering of White Storks in Mediterranean France. Waterbirds 27:441–445.

Barbraud, C., and J.-C. Barbraud. 1997. Le régime alimentaire des poussins de Cigogne Blanche *Ciconia ciconia* en Charente-Maritime : importance des insectes. Alauda 65:259–262.

Barbraud, C., J.-C. Barbraud, and M. Barbraud. 1999. Population dynamics of the White Stork *Ciconia ciconia* in western France. Ibis 141:469–479.

Barbraud, C., J.-C. Barbraud, M. Barbraud, and K. Delord. 2002. Changements récents dans

le régime alimentaire des poussins de Cigogne Blanche *Ciconia ciconia* en Charente-Maritime (centre-ouest, France). Alauda 70:437–444.

Barbraud, C., and H. Weimerskirch. 2005. Environmental conditions and breeding experience affect costs of reproduction in Blue Petrels. Ecology 86:682–692.

Berthold, P., W. Van den Bossche, W. Fiedler, C. Kaatz, M. Kaatz, Y. Leshem, E. Nowak, and U. Querner. 2001. Detection of a new important staging and wintering area of the White Stork *Ciconia ciconia* by satellite tracking. Ibis 143:450–455.

Bunce, A., S. J. Ward, and F. I. Norman. 2005. Are age-related variations in breeding performance greatest when food availability is limited? Journal of Zoology 266:163–169.

Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 1998. Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York.

Cam, E., and J.-Y. Monnat. 2000. Apparent inferiority of first-time breeders in the Kittiwake: the role of heterogeneity among age class. Journal of Animal Ecology 69:380–394.

Chen, M., P. Xie, J. E. Janowiak, and P. A. Arkin. 2002. Global land precipitation: a 50-yr monthly analysis based on gauge observations. Journal of Hydrometeorology 3:249–266.

Choquet, R., A. M. Reboulet, R. Pradel, O. Gimenez, and J. D. Lebreton. 2003. User's manual for U-Care. CEFE/CNRS, Montpellier, France.

Choquet, R., A. M. Reboulet, R. Pradel, O. Gimenez, and J. D. Lebreton. 2004. M-SURGE: new software specifically designed for multistate capture-recapture models. Animal Biodiversity and Conservation 27:207–215.

Clutton-Brock, T. H., I. R. Stevenson, P. Marrow, A. D. MacColl, A. I. Houston, and J. M. McNamara. 1996. Population fluctuations, reproductive costs and life-history tactics in female Soay Sheep. Journal of Animal Ecology 65:675–689.

Coulson, T., E. A. Catchole, S. D. Albon, B. J. T. Morgan, J. M. Pemberton, T. H. Clutton-Brock, M. J. Crawley, and B. T. Grenfell. 2001. Age, sex, density, winter, weather, and population crashes in Soay Sheep. Science 292:1528–1531.

Curio, E. 1983. Why do young birds reproduce less well? Ibis 125:400–404.

Erikstad, K. E., P. Fauchald, T. Tverra, and H. Steen. 1998. On the cost of reproduction in long-lived birds: the influence of environmental variability. Ecology 79:1781–1788.

Forslund, P. and T. Pärt. 1995. Age and reproduction in birds: hypotheses and tests. Trends in Ecology & Evolution 10:374–378.

Gaillard, J.-M., D. Delorme, J.-M. Boutin, G. Van Laere, B. Boisaubert, and R. Pradel. 1993. Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations. Journal of Animal Ecology 62:778–791.

Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, and N. G. Yoccoz. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. Trends in Ecology & Evolution 13:58–63.

Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison, and C. Toïgo. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. Annual Review of Ecology and Systematic 31:367–393.

Géroudet, P. 1994. Grands échassiers, gallinacés, râles d'Europe. Delachaux et Niestlé, Paris, France.

Global Inventory Modeling and Mapping Studies. [online]. 2006. UMD GLCF GIMMS NDVIg global ndvi: NDVI data. <http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.UMD/.GLCF/.GIMMS/.NDVIg/.global/.ndvi/> (13 October 2007).

Greig, S. A., J. C. Coulson, and P. Monaghan. 1983. Age-related differences in foraging success in the Herring Gull (*Larus argentatus*). Animal Behaviour 31:1237–1243.

Hurrell, J. W. 1995. Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitation. Science 269:676–679.

Hurrell, J. W. [online]. 2006. Winter (Dec–Mar) station based NAO index. <http://www.cgd.ucar.edu/cas/jhurrell/nao.stat.winter.html> (13/10/2007).

Ihaka, R., and R. Gentleman. 1996. R: a language for data analysis and graphics. Journal of Computational and Graphical Statistics 5:299–314.

Kanyamibwa, S., A. Schierer, R. Pradel, and J. D. Lebreton. 1990. Changes in adult annual survival rates in a western European population of the White Stork *Ciconia ciconia*. Ibis 132:27–35.

Janowiak, J. E. 1988. An investigation of interannual rainfall variability in Africa. Journal of Climate 1:240–255.

Kanyamibwa, S., F. Bairlein, and A. Shierer. 1993. Comparison of survival rates between populations of the White Stork *Ciconia ciconia* in Central Europe. Ornis Scandinavia. 24:397–302.

Kanyamibwa, S., A. Schierer, R. Pradel, and J. D. Lebreton. 1990. Changes in adult annual survival rates in a western European population of the White Stork *Ciconia ciconia*. Ibis 132:27–35.

Laaksonen, T., E. Korpimäki, and H. Hakkarainen. 2002. Interactive effects of parental age and environmental variation on the breeding performance of Tengmalm's Owls. Journal of Animal Ecology 71:23–31.

Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and

testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. Ecological Monographs 62:67–118.

Mitchell, T. P. [online]. 2005. Sahel rainfall index (20–10N, 20W–10E), 1898–2004. <http://jisao.washington.edu/data/sahel/> (13 October 2007).

National Oceanic and Atmospheric Administration. [online]. 2006. NOAA NCEP CPC PRECL: precipitation rate data. <http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/.NCEP /.CPC/.PRECL/.prcp> (13 October 2007).

Nevoux, M., H. Weimerskirch, and C. Barbraud. 2007. Environmental variation and experience-related differences in the demography of the long-lived Black-browed Albatross. Journal of Animal Ecology 76:159–167.

Newton, I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press, London.

Ottersen, G., B. Planque, A. Belgrano, E. Post P. C. Reid, and N. C. Stenseth. 2001. Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. Oceanologia 128:1–14.

Pfister, C. 2005. Patterns of variance in stage-structured populations: evolutionary predictions and ecological implications. Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 95:213–218.

Ratcliffe, N., R. W. Furness, and K. C. Hamer. 1998. The interactive effects of age and food supply on the breeding ecology of Great Skuas. Journal of Animal Ecology 67:853–862.

Reid, J. M., E. M. Bignal, S. Bignal, D. I. McCracken, and P. Monaghan. 2003. Age-specific reproductive performance in Red-billed Choughs *Pyrrhocorax pyrrhocorax*: patterns and processes in a natural population. Journal of Animal Ecology 72:765–776.

Sæther, B.-E., and Ø. Bakke. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. Ecology 81:642–653.

Sæther, B.-E., V. Grøtan, P. Tryjanowski, C. Barbraud, S. Engen, and M. Fulin. 2006. Climate and spatio-temporal variation in the population dynamics of a long distance migrant, the White Stork. Journal of Animal Ecology 75:80–90.

Schaub, M., W. Kania, and U. Köppen. 2005. Variation in primary production during winter induces synchrony in survival rates in migratory White Storks *Ciconia ciconia*. Journal of Animal Ecology 74:656–666.

Skalski, J. R., A. Hoffmann and S. G. Smith. 1993. Testing the significance of individual- and cohort-level covariates in animal survival studies, p. 9–28. *In* J. D. Lebreton and P. M. North [eds.], Marked individuals in the study of bird population. Birkhäuser Verlag, Basel, Switzerland.

Stenseth, N. C., A. Mysterud, G. Ottersen, J. W. Hurrell, K. S. Chan, and M. Lima. 2002.

Ecological effects of climate fluctuations. Science 297:1292–1296.

Thompson, P. M., and J. C. Ollason. 2001. Lagged effects of ocean climate change on Fulmar population dynamics. Nature 413:417–420.

Tucker, C. J., J. E. Pinzon, M. E. Brown, D. Slayback, E. W. Pak, R. Mahoney, E. Vermote, and N. El Saleous. 2005. An extended AVHRR 8-km NDVI data set compatible with MODIS and SPOT vegetation NDVI data. International Journal of Remote Sensing 26:4485–4498.

Viallefont, A., F. Cooke, and J. D. Lebreton. 1995. Age-specific costs of first-time breeding. Auk 112:67–76.

Weimerskirch, H. 1990. The influence of age and experience on breeding performance of the Antarctic Fulmar, *Fulmarus glacialoides*. Journal of Animal Ecology 59:867–875.

White, C. G., and K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. Bird Study 46:S120-S139.

Tables

Table 1. Models of the effect of breeding experience on survival probability using different experience classes for White Storks (*Ciconia ciconia*) in Charente-Maritime, France. Models are ranked by Akaike's information criterion corrected for small sample size (AIC_c). The number of estimated parameters is K, the difference in AIC_c from the top model is ΔAIC_c, and the model weight is w_i. For experience classes, e.g., Exp (1, 2, 3+) indicates a model with individuals pooled into 3 categories depending on their breeding experience: 1 = birds breeding for the first time, 2 = birds breeding for the second time, and 3+ = birds breeding for the third time or more.

Model number	Model	Likelihood	K	ΔAIC_c[a]	w_i
1	Exp (1, 2, 3+)	1.00	4	0.00	**0.41**
2	Exp (1, 2+)	0.54	3	1.23	**0.22**
3	Exp (1, 2, 3, 4+)	0.54	5	1.23	**0.22**
4	Exp (1, 2, 3, 4, 5+)	0.22	6	2.97	**0.09**
5	Exp (1, 2, 3, 4, 5, 6+)	0.07	7	5.01	**0.03**
6	Exp (1+)	0.07	2	5.31	**0.03**

[a] AIC_c of top model = 850.16.

Table 2. Models of capture and survival probabilities including time, experience and climatic covariates for White Storks in Charente-Maritime, France. Models are ranked by Akaike's information criterion corrected for small sample size (AIC*c*). The number of estimated parameters is *K*, the difference in AIC_c from the top model is ΔAIC_c, the model weight is w_i, and *P*-value of the ANODEV test on climatic covariates is *P*-ANODEV. For effects, time = t, experience = Exp, including birds inexperienced (Exp1) and experienced (Exp2) at breeding, constant is designated by a period, North Atlantic Oscillation = NAO, Sahel Rainfall Index = SRI, Normalized Difference Vegetation Index in Sahel = NDVI, and precipitation in Charente-Maritime = Pp. Wintering and breeding seasons are designated by the subscripts $_w$ and $_b$, respectively. Interaction or additivity among variables is indicated by an asterisk or plus sign, respectively.

Model number	Model	*K*	Likelihood	ΔAIC_c[a]	w_i	*P*-ANODEV
	Modeling capture probability					
1	Φ (Exp*t) p (.)	19	0.37	1.99	0.22	
2	Φ (Exp*t) p (Exp)	20	0.13	4.14	0.08	
3	Φ (Exp*t) p (Exp1(t) Exp2(.))	25	0.03	6.96	0.02	
4	Φ (Exp*t) p (Exp1(.) Exp2(t))	26	0.00	11.06	0.00	
5	Φ (Exp*t) p (Exp*t)	30	0.00	11.94	0.00	
6	Φ (Exp*t) p (Exp+t)	28	0.00	19.00	0.00	
7	Φ (Exp*t) p (t)	28	0.00	19.06	0.00	
	Modeling survival probability					
8	Φ (Exp+t) p (.)	12	1.00	0.00	0.60	
10	Φ (Exp1(t) Exp2(.)) p (.)	11	0.09	4.93	0.05	
11	Φ (Exp1(.) Exp2(t)) p (.)	11	0.03	6.96	0.02	
9	Φ (t) p(.)	11	0.01	10.41	0.00	
12	Φ (Exp) p (.)	3	0.00	12.42	0.00	
13	Φ (.) p (.)	2	0.00	16.50	0.00	
	Modeling climatic covariates					
14	Φ (Exp+NAO_w) p (.)	4	0.00	11.24	0.00	0.36
15	Φ (Exp+$NDVI_w$) p (.)	4	0.00	13.77	0.00	0.68
16	Φ (Exp+SRI_w) p (.)	4	0.00	13.99	0.00	0.74
17	Φ (Exp+Pp_b) p (.)	4	0.00	14.13	0.00	0.78

[a] The lowest AIC_c value was 838.97.

Figure legends

Figure 1. Survival probability of White Storks from Charente-Maritime, France, inexperienced (n = 231) and experienced (n = 501) at breeding. Estimations (± SE) are from model Φ (Exp+t) p (.) in Table 2, model 9, where Exp is experience, t is time and period indicates a constant effect.

Figure 2. Breeding success and climatic index for White Storks in Charente-Maritime, France. (A) Breeding success (± SE) for birds inexperienced (n = 231) and experienced (n = 501) at breeding. (B) Annual variation of the precipitation (Pp) in Charente Maritime in spring. (C) Relationship between breeding success and Pp in spring for storks inexperienced (white circles) and experienced (black circles) at breeding; mixed model: Breeding success = Experience + Precipitation during reproduction (see Table 3, model 4). Pp was standardized to a normal distribution, with mean = 0 and SD = 1.

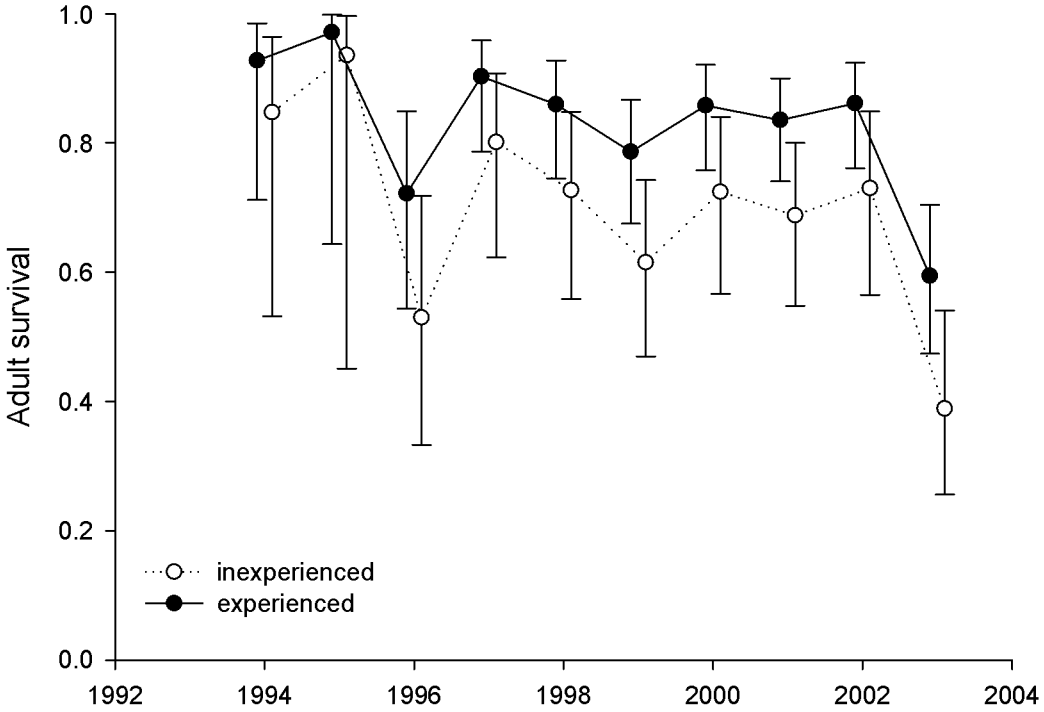

1.0
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Adult survival
1992
1994
1996
1998
2000
2002
2004
inexperienced
experienced

Figure 1.

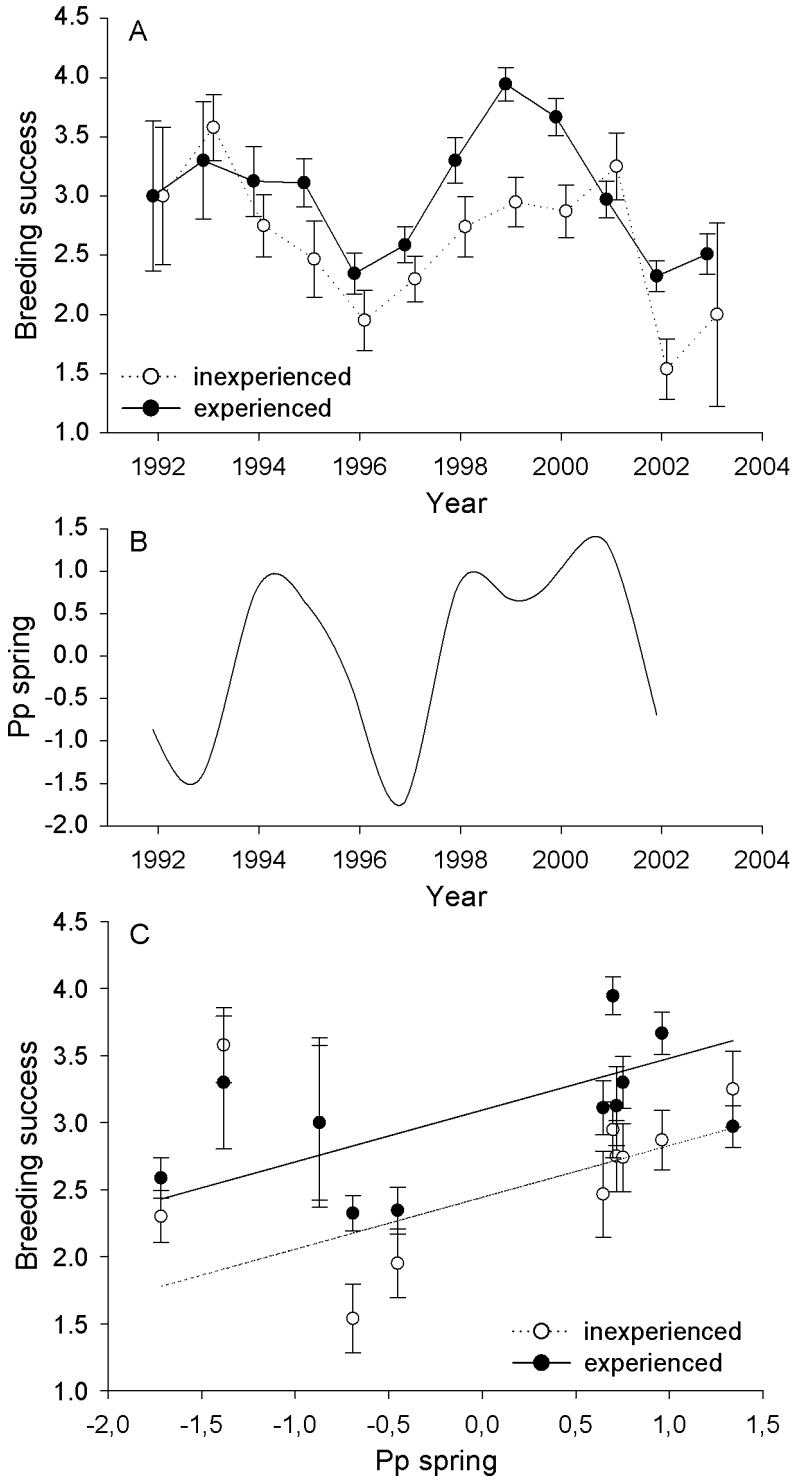

A
Breeding success
4.5
4.0
3.5
3.0
2.5
2.0
1.5
1.0
inexperienced
experienced
1992
1994
1996
1998
2000
2002
2004
Year
B
Pp spring
1.5
1.0
0.5
0.0
-0.5
-1.0
-1.5
-2.0
1992
1994
1996
1998
2000
2002
2004
Year
C
Breeding success
4.5
4.0
3.5
3.0
2.5
2.0
1.5
1.0
inexperienced
experienced
-2,0
-1,5
-1,0
-0,5
0,0
0,5
1,0
1,5
Pp spring

Figure 2.

Annexe 2. Variation de l'effet des conditions au Sahel sur la survie et le recrutement de la Cigogne blanche.

Nevoux M., Barbraud J.C. & Barbraud C. (en révision) Non-linear relationships between climate and vital rates in a migratory white stork population. *Journal of Animal Ecology.*

Title:

Non-linear relationships between climate and vital rates in a migratory white stork population

Authors:

Marie Nevoux[1], Jean-Claude Barbraud[2,3] & Christophe Barbraud[1,2]

Affiliations:

[1]Centre d'Etudes Biologiques de Chizé - CNRS, F-79360 Villiers en Bois, France

[2]Groupe Ornithologique Aunis-Saintonge, Palais des Congrès, F-17300 Rochefort, France

[3]La Nougerée, Bercloux, F-17770 Brizambourg, France

Corresponding author:

Marie Nevoux, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé - CNRS, F-79360 Villiers en Bois, France.

e-mail: barbraud@cebc.cnrs.fr

Running head:

non-linear response of populations to climate

Summary

1. There are growing evidences that ongoing climate changes affect populations and species, but a poor understanding of non-linear patterns between climatic parameters and vital rates hampers our predictive capabilities.

2. Using a long-term capture-mark-recapture dataset on a white stork (*Ciconia ciconia* Linnaeus) population, we investigated the fluctuations in the impact of the environment on different vital rates between 1980 and 2003.

3. Here, we present evidence for a non-linear response of a migrant bird to wintering conditions. Whether Sahel climate was found to affect the survival of storks under droughty conditions, individuals did not respond to climatic variations when precipitation was more abundant.

4. This pattern could be related to a recent climatic shift in the Sahel, from droughty to less severe conditions. The strength of the relationship between survival and Sahel climate has decreased during the last decade, down to a non-detectable level. Present climate conditions seem to fluctuate within a range that provides storks enough resources to maximize survival.

5. Such non-linear relationships may be more widespread than thought, and their modelling will be crucial to predict the impact of future climate changes on populations.

Keywords:
adult survival, climatic fluctuations, non-linear effect, Sahel Precipitation Index, white stork *Ciconia ciconia*

Introduction

Global climate changes have been reported to impact the phenology, the distribution, the dynamics, and even selection processes and ecosystems (Harrington, Woiwod & Sparks 1999; Hughes 2000; IPCC 2001; Walther *et al.* 2002; Root *et al.* 2003; Parmesan 2006). However, under the denomination of "global climate change", substantial spatio-temporal heterogeneity in climatic fluctuations has to be considered. Recurrent patterns of atmospheric circulation variability, such as the North Atlantic Oscillation, dictate climate variability over large spatial scales (Stenseth *et al.* 2003), current warming is generally larger over lands than over oceans and more pronounced at high latitudes in the Northern hemisphere (IPCC 2001; Moberg *et al.* 2005; Hansen *et al.* 2006). The importance of spatial heterogeneity for population dynamics is exemplified by Newton (2004), who showed that contrasted trends in the dynamics of birds breeding at the same place could be understood through differences in the environmental conditions over their respective wintering grounds. Concerning the temporal heterogeneity, some changes in fish communities have been linked to major climatic regime shifts (Anderson & Piatt 1999) and demographic changes in some seabird species also coincide with changes in climatic conditions (Agler *et al.* 1999; Weimerskirch *et al.* 2003; Ainley *et al.* 2005; Jenouvrier *et al.* 2005). However, very little is known about the temporal variability of the links between climate, vital rates and populations dynamics over decadal scales (Durant *et al.* 2004).

Although confronted to methodological limitations, non-linear responses of organisms to their environment are highly suspected (Stenseth *et al.* 2004; Hsieh *et al.* 2005). Most frequently, a quadratic function is used to model non-linear responses, but more complex approaches such as nonparametric regression (Gimenez et al. 2006), self-excitatory threshold autoregressive (Tong 1990, Ellis & Post 2004) or generalised autoregressive conditional heteroskedasticity models (Bollerslev 1986) have been developed, although long time series are generally needed. This subject is of particular importance to improve our understanding of long-term impact of climatic changes on population dynamics. It also gives the opportunity to re-

consider a fixed vision of the links between populations and their environment. Individuals might support climatic constraints up to a certain level of perturbation, based on phenotypic plasticity and tolerance limits. However, beyond a certain threshold some climatic constraints may start to affect the fecundity of individuals and/or their life expectancy, and eventually the dynamics of whole populations. Therefore, it can be predicted that the strength of the relationships between demographic and climate parameters should vary, but time series often do not contain enough extreme events to detect such non-linearities.

In Africa, the Sahel represents a key ecosystem for a huge number of Eurasian migrant species. It is also characterised by long-term climatic oscillations known to impact human and animal populations. A recent regime shift in the Sahel occurred in the late 1970s, leading to a 30-year period of drought (L'Hote *et al.* 2002). During this period, studies reported a strong impact of this dry climatic regime on a high number of Palaearctic migrant species wintering in sub-Sahara (see Newton 2004 for a review). Since the late 1990s, records indicate a significant increase in rainfall (Ozer *et al.* 2003), presuming a change toward less severe environmental conditions. This recent change in climate regime thus offers a unique opportunity to investigate the non-linearity of the relationship between climate and population dynamics of migrant species.

The white stork (*Ciconia ciconia* Linnaeus) is a long-lived migrant species breeding in Europe and wintering in sub-Saharian regions. In this species, long-term demographic studies have largely demonstrated an impact of environmental conditions over wintering areas on survival (Kanyamibwa *et al.* 1990, Kanyamibwa, Bairlein & Shierer 1993; Barbraud, Barbraud & Barbraud 1999; Schaub, Kania & Köppen 2005; Sæther *et al.* 2006). The aim of this study was to investigate the interannual fluctuation of the demographic response of white storks to recent environmental changes. Since present wintering conditions in the Sahel seem more favourable, we asked whether we could detect such an improvement in the white stork demographic parameters. We also tested whether summer conditions impacted population dynamics. Over the 1980-2003 period, we investigated time variations in successive correlations between environmental parameters and three demographic traits presumed to present contrasted contributions to fitness (juvenile survival, recruitment and adult survival).

Material and methods

Species and site

Fieldwork was conducted in Brouage marshes, western France, where a white stork population settled in by the end of the 1970s. Each year, chicks were ringed just before

fledging with a stainless steel band and a unique-numbered PVC (Darvic) band. Every summer each monitored nest was checked with a telescope to record the identity of adults. In this marsh area, diet analyses revealed that white storks feed mainly on aquatic insects, anuran and crayfish (Barbraud & Barbraud 1997; Barbraud *et al.* 2002). In winter, ring recoveries and resightings indicate that the birds of this population migrate through Spain and the Gibraltar Strait to the occidental Sahel in Africa (Barbraud, unpublished data), as the other western European populations do (Géroudet1994; Berthold et al. 2001; Fiedler 2006).

Estimation of the demographic parameters

We used a capture-mark-recapture dataset of known-age birds born on the study site and resighted during the 1980-2003 period (N = 1714 individuals). Based on recent developments for recruitment analyses (Lebreton *et al.* 2003), we constructed a two states model where birds are identified as pre-breeders (*PB*) or as adult breeders (*B*, see Appendix 1 for annual sample sizes). In this species with a delayed maturity, the probability to observe individuals in the *PB* stage was very low, enabling the use of a complete age-structured model. Recruitment rate, defined as the probability for an immature to enter the breeding part of the population, was the transition from *PB* to *B* . By contrast the transition from *B* to *PB* was assumed to be biologically impossible and was fixed to zero, as adult birds could not become immature again. We considered the initial Arnason-Schwarz (AS) model [$S\ ((PB, B).t)\ p\ ((PB, B).t)\ \Psi_{PB\text{->}B}\ (t)$], with survival (S) capture (p) and transition probability from *PB* to *B* ($\Psi_{PB\text{->}B}$) being function of state (*PB, B*) and/or time (t). Estimates of apparent juvenile survival, adult survival and recruitment probabilities were obtained with the M-Surge software (Choquet *et al.* 2004). Model selection among time-dependent models was done using an information theoretic approach (Burnham & Anderson 2002).

A goodness of fit test (GOF) was performed using the U-Care software (Choquet et al. 2003) to assess the fit of the initial model (described above) to the data. For this multistate model, there is no formal GOF test for the Arnason-Schwarz (AS) model, thus, we considered the global GOF for the JollyMove (JMV) model, calculated as the sum of tests WBWA + 3G.SR + 3G.SM + M.Itec + M.Ltec, as recommended by Pradel, Winterbert & Gimenez (2003). In case of potential lack of fit, a variance inflation factor was estimated to correct for over dispersion in the data, and a Quasi Akaike's Information Criterion (QAIC) was used, which integrated over dispersion correction (Burnham *et al.* 2002). Estimates are presented ± 1 S.E.

Environmental covariates

To test whether environmental variability could explain a part of the temporal variability on demographic parameters, we integrated environmental information in models as temporal covariates. We used three different climatic indices to characterize the environmental fluctuations faced by individuals: a global index, precipitation datasets and an index of primary production. Unfortunately we did not have at our disposal information about temporal variations in abundance of preys consumed by storks. We used annual census of breeding pairs to test for density-dependence effects. For recruitment analyses, we tried to explain temporal variations with climatic indices that referred to both the actual environment (conditions faced by birds the year preceding the first breeding decision) and to the natal conditions (environmental conditions that affected birds during their development). The influence of natal conditions was modelled by adding covariates as a cohort effect on recruitment.

The effect of covariates on vital rates was modelled using a linear relationship on a logit scale, as logit $\theta = \alpha + \beta * x$, were θ the vital rate, α the intercept and β the slope of the relationship with the covariate x. Non-linear correlations were also tested using a quadratic model: logit $\theta = \alpha + \beta_1 * x + \beta_2 * x^2$. Analyses were conducted over the whole study period. The contribution of a given covariate to the model (M_{co}) was assessed by comparison with both the constant ($M_.$) and the time-dependent models (M_t) using an analysis of deviance (Anodev) (Skalski, Hoffmann & Smith 1993). Because non-linear relationships may be difficult to detect with a quadratic function on a 23-year dataset due to a lack of extreme events, expected non-linear relationships were also tested by conducting several linear correlations over successive 10-year mobile windows moving along the time series by a one-year step of (t_1 to t_{10}, t_2 to t_{11}, … t_8 to t_{17}). Obtaining the same correlation between demographic parameters and climatic indices in all windows would describe a linear pattern, otherwise non-linear processes may be supported. The length of the sliding window referred to the 10-year period used in Barbraud *et al.* (1999) who described a correlation between survival and Sahel Index for this population. Preliminary analyses highlighted the persistence of the signal in smaller or larger windows. Ten years appeared as a trade-off between the number of successive windows over the study period and the number of points in each window to draw a correlation. To avoid statistical irrelevance due to multiple testing between non independent windows, we only considered slope parameter ± 95% CI as we were more interested in the progressive variation of the link between survival and climatic conditions over time than by the absolute significance of the correlation. The fraction of variation in the focal rate explained by the

covariate was evaluated with R^2 = (deviance $M_.$ – deviance M_{co})/(deviance $M_.$ – deviance M_t) (Skalski *et al.* 1993).

Selection of environmental covariates

Based on the annual life cycle of the white stork and using previous findings on this species, we selected a set of indices to describe environmental variability on breeding and non-breeding grounds. We selected the North Atlantic Oscillation during winter (wNAO), characteristic of large-scale climatic conditions over northern Europe, which has been reported to influence the size of eastern European stork populations (Sæther *et al.* 2006). This index permitted to describe large scale environmental conditions faced by birds during the breeding season. Data were available from the National Centre for Atmospheric Research (Hurrel1995, NCAR - http://www.cgd.ucar.edu/cas/jhurrell/nao.stat.winter.html). Precipitation in the vicinity of the Brouage breeding area (45.0-47.5°N, 2.5-0°W) was assumed to be an important parameter controlling resource availability in this marsh ecosystem. It has also been demonstrated that precipitation during spring affected the population size of eastern European populations (Sæther *et al.* 2006). Data were provided by the National Oceanic and Atmospheric Administration (Chen *et al.* 2002, NOAA - http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/.NCEP/.CPC/.PRECL/.prcp) and were averaged over the three-month spring period (February to April). The Sahel Index, computed from the amount of precipitation over the sub-Saharian sector (10.0-20.0°N, 20.0°W-10.0°E), has been previously found to affect storks survival during winter (Kanyamibwa *et al.* 1990, Barbraud *et al.* 1999). Data were obtained from the Joint Institute for the Study of the Atmosphere and Ocean (Janowiak 1988, JISAO - http://jisao.washington.edu/data/sahel/) and were averaged over the three-month period with the highest precipitations (rain season: July to September). The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) over wintering areas in Africa, reflecting primary productivity, had already been linked to the survival of eastern European storks' populations (Schaub *et al.* 2005). Monthly values (since 1982) were obtained from the Global Inventory Modelling and Mapping Studies (Tucker *et al.* 2005, GIMMS - http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.UMD/.GLCF/.GIMMS/.NDVIg/.global/.ndvi/). To test for density dependence effects, we used data from an annual census of the breeding pairs (N) on the study site. The interannual variability of all these parameters is presented in Appendix 2. For analyses, all covariates were standardized over the study period. Correlations

between covariates were tested using Pearson correlation coefficients with a Bonferroni correction for multiple correlations, under the R software (R Development Core Team 2004).

Results

Time-dependent models

The GOF of the initial model did not correctly fit the data ($\chi^2 = 261.66$, $df = 132$, $P < 0.001$). Mainly, the data did not respect the assumptions of absence of capture heterogeneity required for CMR models (Test 3G: $\chi^2 = 155.59$, $df = 57$, $P < 0.001$) (Lebreton *et al.* 1992). We thus used an over dispersion factor equal to 1.982 (Lebreton *et al.* 1992).

Model selection indicated that capture probability differed between pre-breeders and breeders (Table 1, model 1 vs model 2). The probability to detect pre-breeders was time-dependent (model 3 vs model 4) whereas the probability to capture breeding birds was constant over time (model 1 vs model 4) but increased with age from 1 to 4 years old (model 4 vs model 5). On average, the capture probability was estimated at 0.056 ± 0.005 and 0.891 ± 0.016 for pre-breeders and breeders ≥ 4 years old, respectively.

Survival probability differed among states (models 5 and 6 vs model 7) and varied with time (models 5 and 6 vs model 8). A model with an interaction between state and time was not preferred to an additive model (model 5 vs model 6), indicating that temporal fluctuations of juvenile and adult survival were parallel on a logit scale. Finally, a two age-class model, better than a two states model, permitted to discriminate between survival of young and older storks (model 6 vs model 9). Juvenile survival (i.e. survival of one year old individuals: 0.598 ± 0.041) was lower than survival of storks older than one (0.784 ± 0.013, Fig. 1a), that is to say, most of the mortality occurred during the first year of life whereas survival of immature birds older than one was assumed to be equal to adult survival.

A constant recruitment model (Table 1, model 10) was preferred to a time- or a cohort-dependent model (respectively models 9 and 10). When considering age variations, the model described recruitment even better (model 12). The probability to start breeding never occurred before the age of two and increased up to a maximum at four (respectively 0.062 ± 0.010 and 0.209 ± 0.032.). However, neither time (model 13) nor cohort effects on recruitment (model 14) were detected (Fig. 2).

Model selection remained unchanged when varying the overdispersion factor from 1 to 3 (results not presented), and model 12 was always ranked first.

Demographic traits and climatic indices

Density of storks on breeding grounds was correlated with both Sahel Index (*Pearson* = 0.546, $P_{Bonferroni}$ = 0.016) and NDVI (*Pearson* = 0.832, $P_{Bonferroni}$ < 0.001) over the study period. No significant relationship was found between the other variables. Sahel Index, NDVI and N followed a positive linear trend from 1980 to 2002 (respectively *Pearson* = 0.603, $P_{Bonferroni}$ = 0.006, *Pearson* = 0.880, $P_{Bonferroni}$ < 0.001 and *Pearson* = 0.935, $P_{Bonferroni}$ < 0.001, see Appendix 2). PCA was not relevant in this situation since the first axe explained all the variance (proportion of variance explained by axes: PC1 = 0.995, PC2 = 0.005).

The effect of climatic covariates on vital rates was tested using the model selected above (Table 1, model 12). As juvenile and adult survival varied in a parallel way in this model, the impact of climate on both parameters was supposed to be similar. When testing for correlations over the 22 years of the study, we did not find any linear relationship between survival or recruitment and climatic indices, but we found a quadratic relationship between survival and Sahel Index (*Anodev* = 3.537, *P* = 0.05; Table 2 and Fig. 1b). Correlations over successive 10-year sliding windows revealed differences in the value of slopes between successive windows, supporting non-linear patterns. A strong impact of the Sahel Index was detected, explaining up to 70% of the variability on survival during some early periods of the study and decreasing thereafter (Table 3, Fig. 3a). In recent years, the Sahel environment did not explain a significant part of the variation in survival of this stork population (95% CI for the slope estimates included zero). This pattern was robust to changes in the length of sliding windows from 7 to 13 years (results not presented). Winter NAO also appeared to positively influence survival at the beginning of the study whereas density started to negatively impact survival in recent years, explaining more than 60% of the interannual variability on survival during the last decade (Table 3, Fig. 3b).

Discussion

This study gives clear evidence that the intensity of the links between demographic parameters and environmental conditions may vary over time as a result of non-linear processes. We detected a non-linear impact of climate and density on the survival of a long-lived species, which is particularly relevant given the importance of this parameter to fitness and population growth rate (Saether & Bakke 2000). Whether a quadratic relationship highlighted a non-linear pattern between survival and Sahel Index, the sliding windows analysis permitted to investigate variations of the signal over time. Interestingly, the influence of Sahelian climatic conditions on survival decreased during the last decade, down to an undetectable level. This pattern matches with our predictions and may reflect a situation

where environmental conditions have progressively shifted from an extremely severe regime towards more favourable conditions for storks. During the same time and in coherence with that result, the population size strongly increased, with a possible density-dependent process starting to affect survival. Surprisingly, we were not able to detect any correlation between recruitment and climate indices or density. However, our measure of density may not be fully relevant to investigate density dependence on the decision to start breeding as censuses at t_{-1} include individuals that may die between t_{-1} and t whereas censuses at t still consider new recruits.

In large animals the regulation of populations by climate is mostly considered to operate *via* an indirect mechanism through the climatic perturbation of lower trophic levels on which organisms feed on (Stenseth *et al.* 2002). In this species strongly associated to wetlands (Barbraud *et al.* 2002), precipitation appeared to be a good indicator of the food available for storks, as supported by our results and previous studies (Barbraud *et al.* 1999; Sæther *et al.* 2006). From a mechanistic point of view, present climate conditions in the Sahelian region appears less droughty than in the 1980s (Ozer *et al.* 2003) and may provide more suitable environment for the development of prey species. Current climate in the Sahel seems to fluctuate within a range of conditions that provides storks with enough resources to maximize their survival. Thus, phenotypic plasticity should allow individuals to face limited interannual variability, without putting their survival in jeopardy. In this context of lower environmental constraints, the selection pressure exerted by climate severity on phenotypic plasticity (Reed *et al.* 2006) may have decreased on this stork population, supporting the observed loss of Sahelian signal on adult survival. From figure 3, we could define a threshold in climatic conditions corresponding to an upper limit above which survival starts to be affected. This threshold of a mean value of Sahel Index close to –0.4, corresponds to a minimal amount of 5400 mm rainfall per rain season (cumulated over the 14 stations used to compute the Sahel Index) that would be required to maintain sufficient food resources for storks.

At the beginning of the study positive wNAO, resulting in wet and warm weather during spring in Western Europe, positively affected survival. The detection of this constraint on survival on breeding grounds, during a period when winter conditions strongly affected survival as well (from 1981-1990 to 1989-1998, a large part of the interannual survival variability was explained by precipitations in Sahel), suggests that both factors may interact. In case of harsh wintering conditions in Sahel, followed by dry weather in Western Europe, storks might not be able to recover a sufficient body condition to successfully face the energetic costs demanded by reproduction.

Density is a major parameter to consider when studying population dynamics, mainly when population size presents important changes over time. In this white stork population from Brouage, the number of breeding pairs strongly increased during the last 20 years (Appendix 2e), which may coincide with the progressive appearance of a negative density dependence effect on survival during the last years of the study. Would this density dependence effect on breeding sites hide an ongoing influence of the Sahel Index? If the impact of wintering conditions on survival was maintained in recent years, the response to Sahel Index would have probably increased, as individuals affected by density dependence on breeding sites would be less prone to face constraining conditions over wintering grounds than during the earliest period without density effect.

Our estimate of survival corresponds to an apparent survival since we were not able to disentangle true survival from permanent emigration. Permanent emigration of established breeders from the study area is very low (<2% per year, Barbraud unpublished data), although natal dispersal is probably higher. However, it was highly probable that Sahel Index mainly affected true survival because during this first part of the study immigration towards this population was important and permanent emigration was close to zero. In addition, emigration from the breeding site should be primarily dependent on resources (food, nest site) on the breeding site itself rather than on wintering grounds. However, the negative effect of density dependence on apparent survival during the last decade may be due to increasing permanent emigration.

Could other factors, non-related to climatic conditions, may explain the observed pattern of a change in the intensity of the influence of Sahelian conditions on survival? The age structure of the population varied over the study period, being biased towards young individuals at the beginning of the study. We may predict that an increasing proportion of older and more experienced individuals in the second age-class during the study would lead to a decreasing impact of Sahel environment on this population. By contrast, performance of juveniles (first age-class) was assumed to be constant over time. Thus, under this hypothesis, the difference (in term of mean survival and intensity of the impact of climate) between juveniles and older individuals should have increased during the study period, which was not supported by the selection of an additive model on survival, where survival estimates varied in parallel over time between juveniles and adults. Alternatively, a change in the migratory behaviour of storks has been suggested to impact this population, based on recent observations of a growing number of birds wintering in Southern Europe (mainly Spain and Portugal), feeding on rubbish dumps (Tortosa, Caballero & Reyes-Lopez 2002; Archaux *et al.* 2004). If storks

have stopped to migrate to Africa, we would also predict a decrease of the importance of Sahel Index on survival. However, we do not think this is a likely mechanism to explain the temporal change in the impact of Sahelian climate on survival. First, recent band recoveries in Sahel (Barbraud, unpublished data) indicate that a proportion, although unknown, of our population continues to winter in Africa. Second, decadal censuses of white storks indicate that the number of breeding pairs recorded in Western European populations (Spain, Portugal, Germany and France) has increased by 74.8% between 1984 and 2004 (respectively 11702 and 46356 breeding pairs, Schulz 1999, Thomsen, Michael-Otto-Institut NABU: http://bergenhusen.nabu.de/zensus/zensus2006/worldpopulation.pdf). In parallel, the number of white storks counted over the Gibraltar Strait en route to Africa has increased by 86.4% between 1985 and 2005 (respectively 27414 and 201639 individuals, Fernandez-Cruz, SEO/birdlife, program Migres: http://www.seo.org/programa_seccion_ficha.cfm ?idPrograma=11&idArticulo=458). Thus, although the number of storks wintering in Europe has increased, it seems that the number of migrant storks has also increased in a relatively similar proportion than the number of breeding birds. This strongly suggests that the proportion of storks reaching the Sahelian ground each winter has remained quite constant since the mid 1980s, therefore supporting the idea of a change in climatic conditions in Sahel becoming more favourable for wintering storks. From a population dynamics point of view, our results (constant recruitment and disappearing negative effect of wintering conditions on survival) are highly consistent with the preliminary results of the VI. White Stork Census (Thomsen, Michael-Otto-Institut NABU: http://bergenhusen.nabu.de/zensus/zensus 2006/worldpopulation.pdf), showing a global increase of all the storks' populations in Western Europe over the last decades.

As climatic changes occurring over the Sahel seem to result from a long-term process acting at large spatial scales (Janoviak 1988; L'Hote *et al.* 2002), and since Sahel rainfall conditions are known to affect a large variety of Palaearctic migrant species (Newton 2004), the pattern detected on this white stork population may be found for some other trans-saharian migrant species. The nature and the spatial implication of factors affecting individuals have changed over time, as well as the underlying processes driving population dynamics. Being able to detect and model such non-linear processes will be crucial to elaborate predictions on the impact of climate change on populations and species using population models. The current development of new analytical tools (Gimenez *et al.* 2006) may permit to explicitly test for these non-linear patterns between populations and climate.

Aknowledgements

We are particularly grateful to all the field workers involved in the monitoring program over the past 20 years on the White Stork in Charente Maritime, France (supported by members of the Groupe Ornithologique Aunis Saintonge). We thank K. Delord for the data management, J. and L. Biron, D. and M. Brochard and M. Barbraud for help in building and settling artificial nests. We thank the Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (UMR CNRS-MNHN) who supervises the white stork ringing program in France. We are also grateful to all the land owners who let us set artificial nest on and permitted access to their private land, the Sociétés de Chasse de Saint Jean d'Angle and d'Ars sur Gironde, to Electricité de France, to Réseau Transport Electricité, the Conservatoire du Littoral de Charente-Maritime, the Parc Naturel Régional du Marais Poitevin, the Association de Défense de l'Environnement de Vendée and the Association Multidisciplinaire des Biologistes de l'Environnement. This study was supported by the Région Poitou-Charentes (grant M. Nevoux). We are also grateful to H. Weimerskirch, P. Legagneux, and D. Pinaud for helpful comments on previous version of the manuscript.

References

Agler, B.A., Kendall, S.J., Irons, D.B., & Klosiewski, S.P. (1999) Declines in marine bird populations in Prince William Sound, Alaska coincident with a climatic regime shift. *Waterbirds*, **22**, 98-103.

Ainley, D.G., Clarke, E.D., Arrigo, K., Fraser, W.R., Kato, A., Barton, K.J., & Wilson, P.R. (2005) Decadal-scale changes in the climate and biota of the Pacific sector of the Southern Ocean, 1950s to the 1990s. *Antarctic Science*, **17**, 171-182.

Anderson, P.J. & Piatt, J.F. (1999) Community reorganization in the Gulf of Alaska following ocean climate regime shift. *Marine Ecology Progress Series*, **189**, 117-123.

Archaux, F., Balanca, G., Henry, P.Y., & Zapata, G. (2004) Wintering of White Storks in Mediterranean France. *Waterbirds*, **27**, 441-445.

Barbraud, C. & Barbraud, J.-C. (1997) Le régime alimentaire des poussins de cigogne blanche *Ciconia ciconia* en Charente-Maritime : importance des insectes. *Alauda*, **65**, 259-262.

Barbraud, C., Barbraud, J.-C., & Barbraud, M. (1999) Population dynamics of the White Stork *Ciconia ciconia* in western France. *Ibis*, **141**, 469-479.

Barbraud, C., Barbraud, J.-C., Barbraud, M., & Delord, K. (2002) Changements récents dans le régime alimentaire des poussins de cigogne blanche *Ciconia ciconia* en Charente-Maritime (centre-ouest, France). *Alauda*, **70**, 437-444.

Bollerslev, T. (1986) Generalized autoregressive conditional heteroskedasticity. *Journal of Econometrics*, **31**, 307-328.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach.* Springer-Verläg, New-York.

Chen, M., Xie, P., Janowiak, J.E., & Arkin, P.A. (2002) Global Land Precipitation: A 50-yr Monthly Analysis Based on Gauge Observations. *Journal of Hydrometeorology*, **3**, 249-266.

Choquet, R., Reboulet, A.M., Pradel, R., Gimenez, O. & Lebreton, J.D. (2003) User's manual for U-Care. Mimeographed document, CEFE/CNRS, Montpellier.

Choquet, R., Reboulet, A.M., Pradel, R., Gimenez, O. & Lebreton, J.D. (2004) User's manual for M-SURGE 1.4. Mimeographed document.

Durant, J.M., Anker-Nilssen, T., Hjermann, D.Ø. & Stenseth, N.C. (2004) Regime shifts in the breeding of an Atlantic puffin population. *Ecology Letters*, **7**, 388-394.

Ellis, A.M. & Post, E. (2004). Population response to climate change: linear vs. non-linear modelling approaches. *BMC Ecology*, **4**, 2,

Fiedler, W. (2006) Causes of recent changes in the migratory behaviour of European White Storks. Proceedings of the 24th International Ornithological Congress. *Journal of Ornithology*, **147 suppl**, 166.

Géroudet, P. (1994) *Grands échassiers, Gallinacés, Râles d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Paris.

Gimenez, O., Covas, R., Brown, C.R., Anderson, M.D., Bomberger Brown, M. & Lenormand, T. (2006) Nonparametric estimation of natural selection on a quantitative trait using mark-recapture data. *Evolution*, **60**, 460-466.

Hansen, J., Sato, M., Ruedy, R., Lo, K., Lea, D.W., & Medina-Elizade, M. (2006) Global temperature change. *Proceedings of the National Academy of Science U.S.A.*, **103**, 14288-14293.

Harrington, R., Woiwod, I., & Sparks, T. (1999) Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 146-150.

Hsieh, C., Glaser, S.M., Lucas, A.J., & Sugihara, G. (2005) Distinguishing random environmental fluctuations from ecological catastrophes for the North Pacific Ocean. *Nature*, **435**, 336-340.

Hughes, L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 56-61.

Hurrel, J.W. (1995) Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitation. *Science*, **269**, 676-679.

IPCC (2001) *Climate change 2001: synthesis report.* Cambridge University Press, Cambridge.

Janowiak, J.E. (1988) An investigation of interannual rainfall variability in Africa. *Journal of Climate,* **1**, 240-255.

Jenouvrier, S., Weimerskirch, H., Barbraud, C., Park, Y.-H., & Caselles, B. (2005) Evidence of a shift in the cyclicity of Antarctic seabirds dynamics linked to climate. *Proceedings of the Royal Society B*, **272**, 887-895.

Kanyamibwa, S., Schierer, A., Pradel, R., & Lebreton, J.D. (1990) Changes in adult annual survival rates in a western European population of the White Stork *Ciconia ciconia*. *Ibis*, **132**, 27-35.

Kanyamibwa, S., Bairlein, F., & Shierer, A. (1993) Comparison of survival rates between populations of the White Stork *Ciconia ciconia* in Central Europe. *Ornis Scandinavia*, **24**, 397-302.

L'Hote, Y., Mahe, G., Some, B., & Triboulet, J.P. (2002) Analysis of a Sahelian annual rainfall index from 1896 to 2000; the drought continues. *Hydrological Sciences Journal/Journal des Sciences Hydrologiques*, **47**, 563-572.

Lebreton, J.D., Burnham, K.P., Clobert, J., & Anderson, D.R. (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, **62**, 67-118.

Lebreton, J.D., Hines, J.E., Pradel, R., & Spendelow, J.A. (2003) Estimation by capture-recapture of recruitment and dispersal over several sites. *Oïkos*, **101**, 253-264.

Moberg, A., Sonechkin, D.M., Holmgren, K., Datsenko, N.M., & Karlén, W. (2005) Highly variable Northern Hemisphere temperatures reconstructed from low- and high-resolution proxy data. *Nature*, **433**, 613-617.

Newton, I. (2004) Population limitation in migrants. *Ibis*, **146**, 197-226.

Ozer, P., Erpicum, M., Demarée, G., & VanDiepenbeeck, M. (2003) Discussion of "Analysis of a Sahelian annual rainfall index from 1896 to 2000; the drought continues". *Hydrological Sciences Journal/Journal des Sciences Hydrologiques*, **48**, 489-496.

Parmesan, C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **37**, 637-669.

Pradel, R., Winterbert, C.M.A., & Gimenez, O. (2003) A proposal for a goodness-of-fit test to the Arnason-Schwarz multisite capture-recapture model. *Biometrics*, **59**, 43-53.

R Development Core Team (2004) *R: A language and environment for statistical computing.* R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Reed, T., Wanless, S., Harris, M., Frederiksen, M., Kruuk, L., & Cunningham, E. (2006) Responding to environmental change: plastic responses vary little in a synchronous breeder. *Proceedings of the Royal Society B*, **273**, 2713-2719.

Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosensweig, C., & Pounds, J.A. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57-60.

Sæther, B.-E. & Ø. Bakke. (2000) Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*, **81**, 642-653.

Sæther, B.-E., Grøtan, V., Tryjanowski, P., Barbraud, C., Engen, S., & Fulin, M. (2006) Climate and spatio-temporal variation in the population dynamics of a long distance migrant, the white stork. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 80-90.

Schaub, M., Kania, W., & Köppen, U. (2005) Variation in primary production during winter induces synchrony in survival rates in migratory white storks *Ciconia ciconia*. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 656-666.

Schulz, H. (1999) *Weissstorch im Aufwind? - White Storks on the up?* NABU, Bonn.

Skalski, J.R., Hoffmann, A. & Smith, S.G. (1993) *Testing the significance of individual- and cohort-level covariates in animal survival studies*. Birkhäuser Verlag, Basle.

Stenseth, N.C., Chan, K.-S., Tavecchia, G., Coulson, T., Mysterud, A., Clutton-Brock, T.H., & Grenfell, B.T. (2004) Modelling non-additive and nonlinear signals from climatic noise in ecological time series: Soay sheep as an example. *Proceedings of the Royal Society B*, **271**, 1985-1993.

Stenseth, N.C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Chan, K.S., & Lima, M. (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, **297**, 1292-1296.

Stenseth, N.C., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K.-S., Yoccoz, N.G., & Ådlandsvik, B. (2003) Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society B*, **270**, 2087-2096.

Tong, H. (1990) *Non-linear time series analysis*. Clarendon Press, Oxford.

Tortosa, F.S., Caballero, J.M., & Reyes-Lopez, J. (2002) Effect of rubbish dumps on breeding success in the White Stork in Southern Spain. *Waterbirds*, **25**, 39-43.

Tucker, C.J., Pinzon, J.E., Brown, M.E., Slayback, D., Pak, E.W., Mahoney, R., Vermote, E. & El Saleous, N. (2005) An extended AVHRR 8-km NDVI data set compatible with MODIS and SPOT vegetation NDVI data. *International Journal of Remote Sensing,* **26**, 4485-4498.

Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., & Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389-395.

Weimerskirch, H., Inchausti, P., Guinet, C., & Barbraud, C. (2003) Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the Southern Ocean. *Antarctic Science*, **15**, 249-256.

Tables

Table 1. Model selection between time- and age-dependent models for capture, survival and recruitment in the white stork population of Brouage. The model selected is presented in bold characters.

n°	capture	survival	recruitment	*np*	deviance	QAIC	ΔQAIC
1	(PB, B) * t	(PB, B) * t	t	99	4699.2	2571.3	197.4
2	t	(PB, B) * t	t	84	5229.8	2809.3	435.3
3	(PB, B)	(PB, B) * t	t	68	4941.3	2631.6	257.6
4	(PB) * t + (B)	(PB, B) * t	t	85	4727.7	2557.7	183.8
5	(PB) * t + (B) * a_{1-4}	(PB, B) * t	t	89	4538.0	2469.9	95.9
6	(PB) * t + (B) * a_{1-4}	(PB, B) + t	t	72	4601.4	2467.9	94.0
7	(PB) * t + (B) * a_{1-4}	t	t	71	4745.5	2538.7	164.8
8	(PB) * t + (B) * a_{1-4}	(PB, B)	t	52	4716.8	2486.2	112.2
9	(PB) * t + (B) * a_{1-4}	a_{1-2} + t	t	72	4494.5	2414.0	40.0
10	(PB) * t + (B) * a_{1-4}	a_{1-2} + t	.	51	4540.5	2395.2	21.2
11	(PB) * t + (B) * a_{1-4}	a_{1-2} + t	coh	71	4507.3	2418.4	44.5
12	**(PB) * t + (B) * a_{1-4}**	**a_{1-2} + t**	**a_{2-5}**	**54**	**4486.6**	**2374.0**	**0.0**
13	(PB) * t + (B) * a_{1-4}	a_{1-2} + t	a_{2-5} + t	73	4451.3	2394.1	20.1
14	(PB) * t + (B) * a_{1-4}	a_{1-2} + t	a_{2-5} + coh	73	4529.4	2433.6	59.6

np = number of parameters estimated by the model. Notation for effects: *PB* and *B* = states, respectively pre-breeder and breeder, *t* = time, a_{1-4} = 4 age-classes (from 1 to 4), *coh* = cohort, "." = constant, "+" = additive effect between two variables and "*" = interaction between two variables.

Table 2. Impact of climatic indices and density on survival and recruitment over the whole study period in the white stork population of Brouage. Test for linear and quadratic relationships.

	np	deviance	Anodev	P_{Anodev}	R^2
Conditions the previous season on survival					
wNAO	34	4532.7	1.42	0.247	0.07
wNAO²	35	4523.9	3.08	0.070	0.24
Precipitation	34	4533.4	1.10	0.306	0.05
Precipitation²	35	4529.3	1.49	0.417	0.03
Sahel Index	34	4534.4	0.69	0.417	0.03
Sahel Index²	35	4522.6	3.53	0.050	0.27
NDVI	36	4534.7	0.13	0.721	0.01
NDVI²	37	4524.4	2.39	0.121	0.22
N	34	4532.1	1.73	0.203	0.08
N ²	35	4526.6	2.23	0.135	0.19
Conditions the previous season on recruitment					
wNAO	55	4470.2	1.44	0.244	0.07
wNAO²	56	4469.2	1.27	0.272	0.12
Precipitation	55	4470.6	1.00	0.330	0.05
Precipitation²	56	4469.8	0.88	0.360	0.08
Sahel Index	55	4471.5	0.04	0.844	<0.01
Sahel Index²	56	4471.4	0.06	0.814	0.01
NDVI	57	4471.0	0.12	0.734	0.01
NDVI²	58	4469.8	0.63	0.544	0.07
N	55	4469.4	2.43	0.135	0.11
N ²	56	4469.2	1.24	0.311	0.12
Natal conditions on recruitment					
wNAO	54	4485.8	0.62	0.441	0.03
wNAO²	55	4484.7	0.68	0.419	0.07
Precipitation	54	4486.1	0.34	0.564	0.02
Precipitation²	55	4486.1	0.16	0.687	0.02
Sahel Index	54	4486.5	0.06	0.814	<0.01
Sahel Index²	55	4486.2	0.15	0.703	0.02
NDVI	56	4483.0	2.83	0.110	0.14
NDVI²	57	4479.4	3.17	0.067	0.27
N	54	4482.8	3.08	0.094	0.17
N ²	55	4482.8	1.92	0.173	0.13

Table 3. Impact of climatic indices and density on survival and recruitment over successive 10-year periods in the white stork population of Brouage. * indicates 95% CI of slope estimates that do not include zero.

	wNAO		Precipitation		Sahel Index		NDVI		N	
period	Slope	R^2	Slope	R^2	Slope	R^2	Slope	R^2	Slope	R^2
Conditions of the previous season on survival probability										
1981-90	0,78	0.35	0,87 *	0.48	0,73 *	0.53			0,65	0,36
1982-91	0,47 *	0.35	0,96 *	0.61	0,72 *	0.60			0,38 *	0,26
1983-92	0,63 *	0.27	0,09	0.01	0,86 *	0.65	0,48 *	0.18	0,51 *	0,43
1984-93	0,67 *	0.32	-0,13	0.02	1,04 *	0.71	0,52 *	0.23	0,53 *	0,43
1985-94	0,50 *	0.29	0,02	0.00	0,84 *	0.57	0,32	0.10	0,21	0,09
1986-95	0,54 *	0.30	0,11	0.02	0,63 *	0.51	0,22	0.12	0,27	0,18
1987-96	0,19	0.03	0,12	0.03	0,38 *	0.37	0,06	0.02	0,02	0,00
1988-97	0,06	0.01	0,12	0.03	0,38 *	0.38	0,06	0.02	0,03	0,00
1989-98	0,09	0.04	0,25	0.22	0,34 *	0.51	-0,11	0.07	-0,25 *	0,35
1990-99	0,15	0.11	0,10	0.03	0,16	0.11	-0,18	0.13	-0,28 *	0,50
1991-00	0,10	0.07	0,01	0.00	0,08	0.04	-0,13	0.09	-0,23 *	0,40
1992-01	0,05	0.01	-0,10	0.05	0,11	0.05	-0,27 *	0.26	-0,32 *	0,63
1993-02	0,10	0.06	-0,13	0.13	0,01	0.00	-0,21 *	0.27	-0,29 *	0,61
Conditions of the previous season on recruitment probability										
1981-90	-0,04	0.50	-0,04	0.01	-0,06	0.02			-0,24	0,17
1982-91	0,02	0.41	0,30	0.10	0,14	0.12			-0,44	0,38
1983-92	-0,04	0.48	0,21	0.08	0,21	0.12	-0,31	0.10	-0,28	0,24
1984-93	-0,04	0.19	-0,27	0.26	-0,46	0.17	-0,40	0.27	0,24	0,23
1985-94	-0,06	0.19	-0,27	0.19	-0,41	0.17	0,29	0.30	0,00	0,17
1986-95	-0,06	0.15	-0,19	0.20	-0,39	0.18	0,14	0.18	-0,17	0,17
1987-96	-0,08	0.13	-0,21	0.22	-0,33	0.16	0,13	0.17	-0,12	0,14
1988-97	-0,03	0.07	-0,03	0.10	-0,12	0.05	0,09	0.07	-0,17	0,10
1989-98	-0,06	0.08	0,02	0.06	-0,06	0.02	0,11	0.11	-0,11	0,05
1990-99	-0,17	0.08	0,01	0.06	-0,05	0.02	0,22	0.04	-0,08	0,03
1991-00	-0,18	0.21	-0,30	0.13	-0,31	0.13	0,19	0.12	-0,03	0,13
1992-01	-0,23	0.26	-0,35	0.16	-0,33	0.17	0,06	0.15	-0,17	0,28
1993-02	-0,10	0.25	-0,22	0.13	-0,25	0.04	0,01	0.05	-0,23 *	0,35
Natal conditions on recruitment probability										
1981-90	-0,40	0.03	-0,03	0.02	-0,11	0.11			0,07	0,32
1982-91	-0,43	0.10	-0,06	0.12	-0,14	0.24			0,01	0,45
1983-92	-0,50	0.49	-0,11	0.66	-0,04	0.49	0,07	0.48	0,06	0,87
1984-93	-0,43	0.60	-0,03	0.70	-0,03	0.60	0,24	0.60	-0,01	0,48
1985-94	-0,15	0.11	0,02	0.10	0,13	0.22	0,24	0.48	-0,15	0,32
1986-95	-0,21	0.16	0,01	0.14	0,04	0.16	0,19	0.28	-0,14	0,27
1987-96	-0,15	0.05	-0,03	0.01	0,04	0.03	0,18	0.12	-0,18	0,37
1988-97	0,10	0.01	-0,02	0.01	0,04	0.03	0,17	0.10	-0,18	0,34
1989-98	0,10	0.05	-0,05	0.04	0,02	0.03	0,20	0.16	-0,15	0,24
1990-99	0,11	0.37	0,03	0.29	0,08	0.34	0,08	0.49	0,09	0,30
1991-00	0,12	0.32	0,02	0.23	0,03	0.22	0,03	0.36	0,10	0,16
1992-01	0,12	0.11	-0,08	0.02	0,13	0.08	0,01	0.01	-0,16	0,08
1993-02	0,16	0.10	-0,05	0.09	0,12	0.13	0,02	0.08	-0,21	0,18

Figure legends

Figure 1. Survival probability of juvenile and adult white storks of Brouage and Sahel Index. a) Estimates of survival were obtained from a model where survival of juveniles (open circles) and of adults (full circles) varied in parallel with time (on a logit scale) (Table 1, model 12). Bars indicate ± 0.95 CI. b) Quadratic trend between survival and Sahel Index (*Anodev* = 3.537, *P* = 0.05, Table 2).

Figure 2. Recruitment probability in the white stork population of Brouage. Time dependent (dot) and constant (line) models of recruitment for four years old individuals. Estimates were respectively obtained from models 13 and 12 (Table 1). Model selection procedure preferred the constant model to estimate recruitment (Table 1). Bars and dotted lines indicate ± 0.95 CI.

Figure 3. Relationships over the successive 10-year windows between survival and a) Sahel Index and b) density. The upper panel presents the values of the slopes of the relationships (bars indicate ± 0.95 CI) and the lower panel presents the covariate averaged over the 10 years of each window considered. Note: the one-year shift between the x-axis of the two graphs comes from the use of the climatic index for the previous winter (*t-1*) to explain variations in the survival of individuals in year *t*.

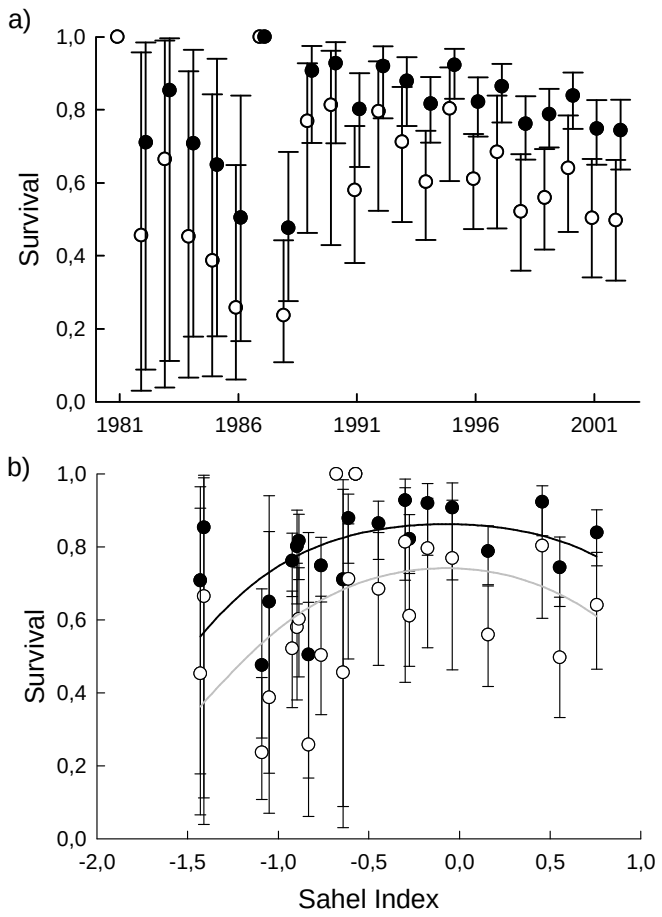

a)
Survival
1,0
0,8
0,6
0,4
0,2
0,0
1981
1986
1991
1996
2001
b)
Survival
1,0
0,8
0,6
0,4
0,2
0,0
-2,0
-1,5
-1,0
-0,5
0,0
0,5
1,0
Sahel Index

Figure 1.

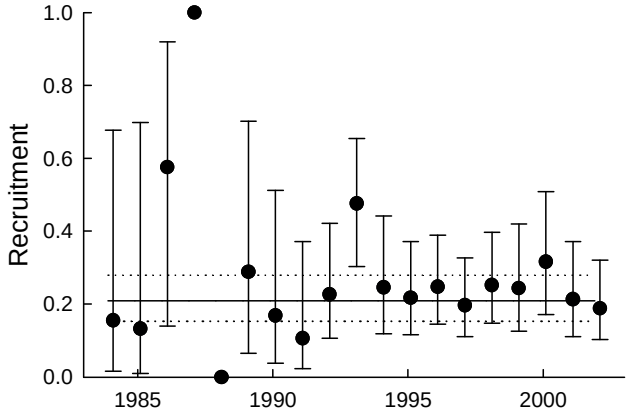


Figure 2.

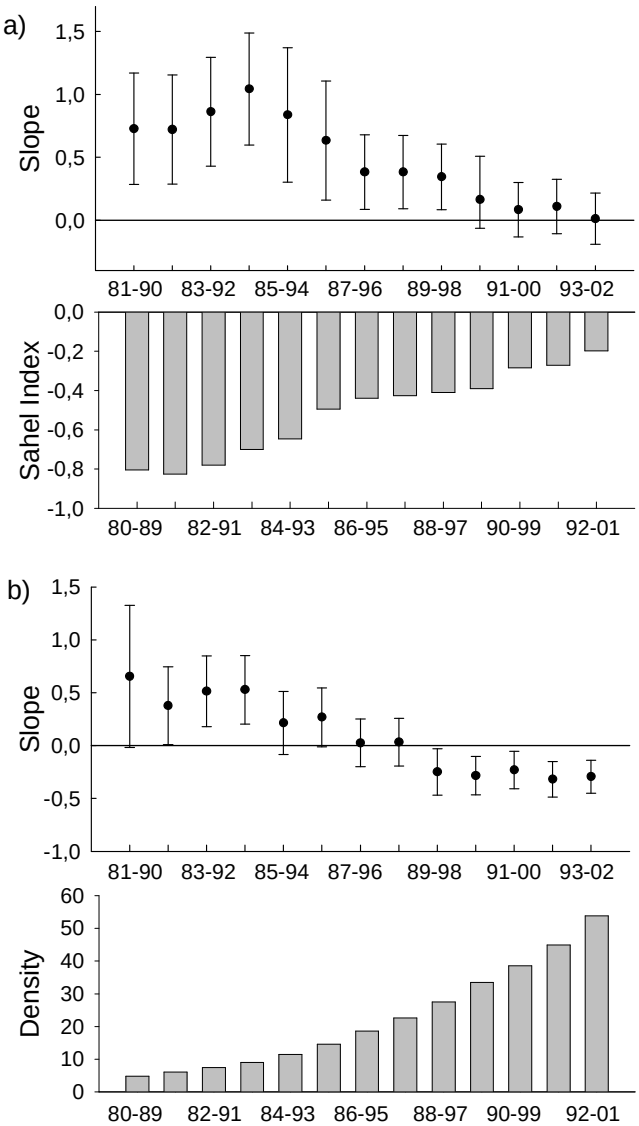

a)
Slope
1,5
1,0
0,5
0,0
81-90
83-92
85-94
87-96
89-98
91-00
93-02
Sahel Index
0,0
-0,2
-0,4
-0,6
-0,8
-1,0
80-89
82-91
84-93
86-95
88-97
90-99
92-01
b)
Slope
1,5
1,0
0,5
0,0
-0,5
-1,0
81-90
83-92
85-94
87-96
89-98
91-00
93-02
Density
60
50
40
30
20
10
0
80-89
82-91
84-93
86-95
88-97
90-99
92-01

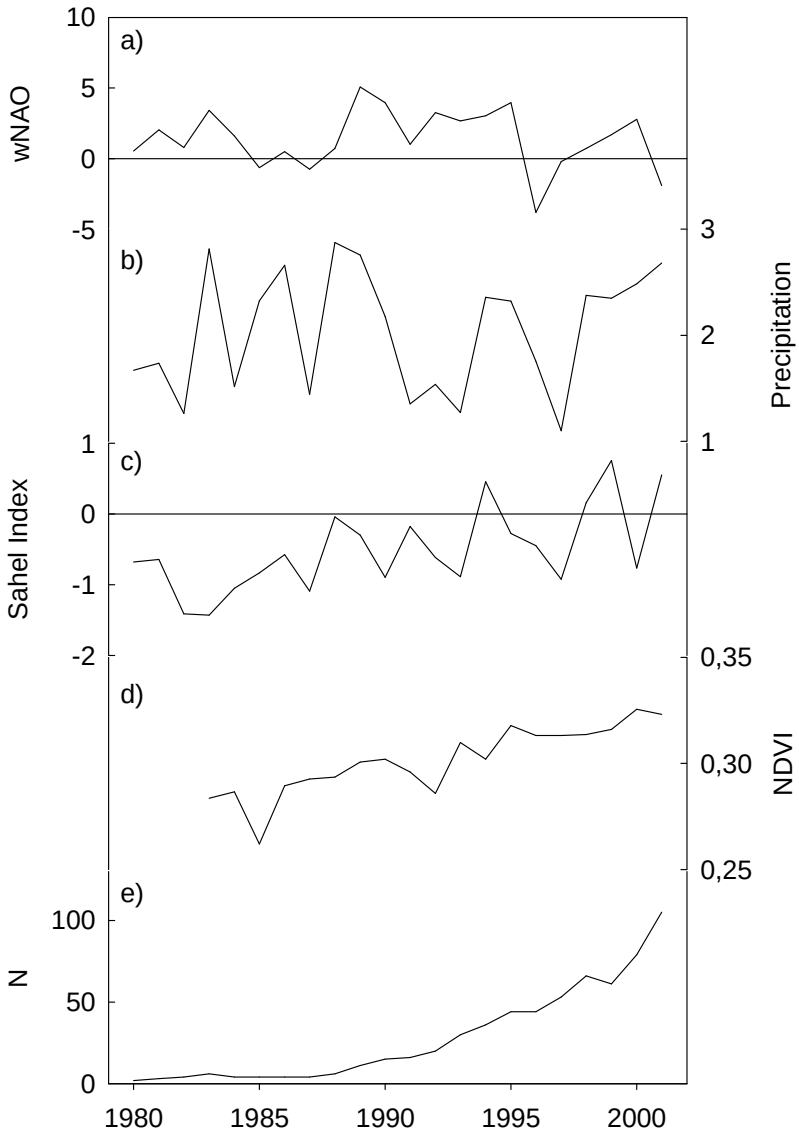
Figure 3.

Appendix

Appendix 1. Number of individuals observed in the pre-breeder (PB) and in the breeder (B) state during each breeding season.

Season	PB	B
1980	4	0
1981	4	0
1982	14	0
1983	21	0
1984	11	1
1985	10	1
1986	13	2
1987	18	4
1988	23	3
1989	37	4
1990	57	6
1991	61	7
1992	84	14
1993	107	31
1994	115	34
1995	137	45
1996	138	50
1997	187	69
1998	182	76
1999	227	77
2000	206	92
2001	183	94
2002	93	103
2003	0	59

Appendix 2. Temporal variations of the indices used in this study: a) wNAO, b) precipitation in western France, c) Sahel Index, d) NDVI over the Sahel region and e) N (number of breeding pairs in Brouage).



Annexe 3. Effet du climat sur la survie adulte et le succès reproducteur en fonction de l'expérience de reproduction chez l'Albatros à sourcils noirs.

Nevoux M., Barbraud C., & Weimerskirck H. (2007) Environmental variation and experience-related differences in the demography of the long-lived black-browed albatross. *Journal of Animal Ecology*, 76, 159-176.

Journal of Animal Ecology 2007
76, 159–167

Environmental variation and experience-related differences in the demography of the long-lived black-browed albatross

MARIE NEVOUX, HENRI WEIMERSKIRCH and CHRISTOPHE BARBRAUD
Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, 79360 Villiers en Bois, France

Summary

1. It has been largely demonstrated that demographic performances of animals increase with age or experience as a result of an improvement of foraging skills, an increasing reproductive effort or a selection process. However, little is known about the age or experience-related response of populations to environmental variations. Theoretical studies consider that age-related variations of the performances are greater under more restricting conditions, but this has rarely been tested.
2. We tested this hypothesis on a long-lived species, black browed albatross *Thalassarche melanophrys* Temminck, using a long-term capture–mark–recapture data set. We investigated the responses of a population to climate, by studying the effects of climatic factors and breeding experience on survival and breeding success.
3. First-time breeders appear to be poorer performers compared with experienced adults, with lower reproductive success and lower survival. In addition, interannual variations of demographic traits were partly explained by climatic indices, reflecting environmental variations. The survival probability of black-browed albatrosses varied with experience and climate, and differences being greater under harsh conditions. By contrast, the reproductive success of inexperienced individuals was affected by climatic fluctuations in the same way as the experienced ones.
4. First breeding event acts as a strong selective process on the highly heterogeneous class of inexperienced individuals, suggesting the increase in survival and breeding success with experience may mainly reflect a reduction in the heterogeneity among individual qualities.

Key-words: adult survival, black-browed albatross *Thalassarche melanophrys*, breeding success, breeding experience, environmental variations.

Journal of Animal Ecology (2007), **76**, 159–167
doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01191.x

Introduction

Life-history theory predicts that individuals could only acquire a limited amount of energy that should be allocated between many competitive components of an individual's fitness (Roff 1992; Stearns 1992). This prediction leads to a main trade-off between reproduction and survival. As reproductive performance is known to be strongly influenced by age, the reproductive costs should be the highest in younger individuals. In mammalian and avian populations, several studies have found evidence that first time breeders are often poor performers, with a lower probability to breed successfully (Forslund & Pärt 1995; Newton 1998; Reid *et al.* 2003), a higher probability to skip breeding the following year (Weimerskirch 1990; Viallefont, Cooke & Lebreton 1995) and a lower probability to survive after first breeding (Clutton-Brock *et al.* 1996; Reid *et al.* 2003) compared with older and more experienced individuals.

Such a difference can be explained by three non-exclusive hypotheses (Curio 1983; Sæther 1990; Weimerskirch 1992; Forslund & Pärt 1995). It can be due to an age-related improvement of foraging skills (Greig, Coulson & Monaghan 1983), an increase of the reproductive effort with age (Williams 1966) or to a

© 2006 The Authors.
Journal compilation
© 2006 British
Ecological Society

Correspondence, M. Nevoux, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, 79360 Villiers en Bois, France. E-mail: stagbarb@cebc.cnrs.fr

decrease of the heterogeneity in individual quality among cohorts with time, based on selection pressure (Curio 1983; Forslund & Pärt 1995; Cam & Monnat 2000; Barbraud & Weimerskirch 2005).

There is increasing evidence that environmental variations and recent climatic changes (IPCC 2001) can have extensive impacts on population dynamics (Hughes 2000; Walther *et al.* 2002; Root *et al.* 2003; Walther, Berger & Sykes 2005), mainly through a control of the resources available for organisms, affecting energy acquisition and allocation. How environmental fluctuations might affect the demographic parameters of both inexperienced and experienced breeders is a critical issue, as inexperienced birds are likely to be more susceptible to perturbation, and any increase in mortality at this stage would affect population structure. But, the long-term demographic response of individuals to a variable environment, depending on the breeding experience, is poorly documented. It appears that the response of individuals is highly dependent on environment variability. The difference in the breeding performance (Ratcliffe, Furness & Hamer 1998; Laaksonen, Korpimäki & Hakkarainen 2002; Bunce, Ward & Norman 2005; Tavecchia *et al.* 2005) and in the survival probability (Gaillard, Festa-Bianchet & Yoccoz 1998; Coulson *et al.* 2001; Barbraud & Weimerskirch 2005) of younger and prime-age breeders is particularly marked during poor environmental conditions with low resource availability (Bunce *et al.* 2005). Thus, this distinction between younger and less experienced birds and older and more experienced birds is fundamental to better explain population dynamics in variable ecosystems.

The aim of this study is to investigate the demographic response of experienced and inexperienced individuals of a long-lived migrating seabird to climatic variation in breeding and wintering grounds, by analysing simultaneously adult survival and reproductive success. We study the black-browed albatross *Thalassarche melanophrys* population of Kerguelen. A previous study demonstrated an impact of climatic variations on its reproductive success (Pinaud & Weimerskirch 2002). First, we estimate the breeding success and the adult survival probability of inexperienced and experienced individuals using long-term capture–mark–recapture data sets. Then, we test for correlations between environmental fluctuations in summer and wintering grounds and demographic parameters to study a potential experience-based response of breeders to climatic fluctuations, which has rarely be done at the same time on both reproductive success and survival probability (Gaillard *et al.* 2000). Based on previous findings on birds (Laaksonen *et al.* 2002; Barbraud & Weimerskirch 2005; Bunce *et al.* 2005) and mammals (Gaillard *et al.* 1993, 1998, 2000; Coulson *et al.* 2001), we make the prediction that younger and less experienced breeders should reproduce and survive less well than older and more experienced breeders. This difference should increase under increasing climate severity, based on their respective ability to face environmental fluctuations.

Materials and methods

SPECIES AND STUDY SITE

The black-browed albatross is a medium-sized albatross (3–4 kg), inhabiting the Southern Ocean and breeding on sub-Antarctic islands during the austral summer (Marchant & Higgins 1990). This annual breeder arrives on colonies in September, laying occurs in late October, hatching in late December and fledging in April (Weimerskirch, Zotier & Jouventin 1989; Marchant & Higgins 1990). At the Kerguelen Islands – southern Indian Ocean (48·4° S, 68·4° E) the study colony of Cañon des Sourcils Noirs with 100–200 nests was monitored annually since the breeding season 1979–80 (thereafter 1980). During the breeding season, each nest was checked three times (during early incubation, at hatching and before fledging), pair members were identified and their breeding performance was determined. Each year, new individuals found in the study colony and all chicks were ringed with a stainless steel band. In summer, satellite tracking indicated that birds from this colony foraged on the northeast and southeast regions of the peri-insular Kerguelen shelf (Weimerskirch, Mougey & Hindermeyer 1997; Pinaud & Weimerskirch 2002), feeding on fish, squids (Cherel, Hobson & Weimerskirch 2000) and on offal from fisheries (Weimerskirch *et al.* 1988). In winter, birds migrate off southern Australia, as indicated by band recoveries (Weimerskirch *et al.* 1985) and stable isotopes analyses (Cherel *et al.* 2000).

ESTIMATION OF DEMOGRAPHIC PARAMETERS

As the black-browed albatross is long-lived and start breeding late (average age at first breeding is 9·8 years, Weimerskirch, Clobert & Jouventin 1987), in order to obtain a sufficient number of sightings of birds whose age and breeding history were known, we selected the capture histories of breeders seen between 1992 and 2003 that were ringed as chicks from 1979. This represented 82 black-browed albatrosses. We did not consider any differences between sexes because the very small sexual dimorphism did not allow us to obtain enough sexed individuals.

The breeding success (BS) was estimated at the end of each reproductive season as the proportion of eggs that produced a fledgling. We did not choose to work with the age of individuals because in these long-lived species with delayed maturity the variance on the age of recruitment is very high. So, a given age-class gathers individuals with very different breeding histories. Thus, we considered experience, defined as the number of breeding events. Preliminary analyses on the definition of breeding experience (Table 1) highlighted that differentiating first-time breeders (thereafter called

© 2006 The Authors. Journal compilation © 2006 British Ecological Society,

Table 1. Modelling experience on survival probability using different experience-classes for black-browed albatrosses at Kerguelen Islands

No.	Model	*np*	Dev	AICc	ΔAICc
Modelling experience for black-browed albatrosses					
1	Exp (1+)	2	357·240	670·243	12·761
2	**Exp (1, 2+)**	**3**	**342·444**	**657·481**	**0·000**
3	Exp (1, 2, 3+)	4	341·799	658·881	1·400
4	Exp (1, 2, 3, 4+)	5	341·240	660·340	2·858
5	Exp (1, 2, 3, 4, 5+)	6	340·303	661·511	4·029
6	Exp (1, 2, 3, 4, 5, 6+)	7	339·027	662·314	4·833

Experience-classes: 'Exp (1, 2, 3+)' stands for a model with individuals pooled into three categories depending on their breeding experience: (1) birds that breed for the first time; (2) birds that breed for the second time; and (3) birds that breed for at least the third time. *np*, number of parameters estimated for the model; Dev, relative deviance; AICc, second-order Akaike's information criterion; ΔAICc, difference between the current and the lowest AICc model. Bold characters = models selected.

inexperienced birds) from individuals with at least one breeding attempt (called experienced birds) allows us to differentiate between young and prime-age adults. We considered that the first reproductive event was correctly detected, based on the high recapture probability of breeders (see Results). In addition, modelling survival for different experience-classes (Table 1, see Results) allowed us to state that the survival of first-time breeders differed from the survival of individuals breeding for at least a second time.

Adult survival probabilities were estimated with capture–mark–recapture (CMR) models, using the M-Surge software (Choquet *et al.* 2004). By taking into account the probability to detect birds (the probability that a ringed bird that is alive and in the study area at time t was seen at time t), this method allows us to obtain unbiased estimates of annual survival probabilities (Lebreton *et al.* 1992). First, a goodness-of-fit test (GOF) was performed using the U-Care software (Choquet *et al.* 2003) to test whether the data fitted the assumptions the models are based on. Two major violations of the assumptions are transience and trap dependence (respectively survival and recapture probability not independent of the first occasion of capture). If detected, these effects could be integrated in models by considering that survival as well as capture probability just after capture are different from all other occasions. In our case, the GOF was performed on the more complex model Φ (Exp * t) p (Exp * t), where both survival (Φ) and capture (p) probabilities are experience (Exp) and time (t) dependent. Experience was modelled using two classes where 'Exp1' stands for individuals that breed for the first time (i.e. inexperienced birds) and 'Exp2' stands for individuals that breed for the second time and more (i.e. experienced birds). Indeed, this model was an equivalent of the Cormack–Jolly–Seber model (CJS, written Φ (t) P (t)) on which we would have modelled a transient and a trap dependence effect (Lebreton *et al.* 1992). Thus, the GOF of the model Φ (Exp * t) P (Exp * t) was the sum of tests 3.Sm and 2.Cl (Choquet *et al.* 2003).

The selection among time-dependent models was done using a second-order Akaike's Information Criterion (AICc; Burnham & Anderson 1998), following the parsimony principle between the deviance and the number of parameters. The model with the smallest AICc value was considered as the best model. The ability of two models to describe the data is assumed to be not different if the difference in their AICc is below than 2 (Lebreton *et al.* 1992). The selection among models with climatic covariates was done using the analysis of deviance test with a Fisher–Snedecor distribution (*Anodev*; Skalski, Hoffmann & Smith 1993) that evaluates the impact of a covariate by comparing the amount of deviance explained by the covariate against the amount of deviance not explained by this covariate (White & Burnham 1999). It is calculated as

$$Anodev = \frac{(Dev\,M. - Dev\,M_{cov})/(np\,M_{cov} - np\,M.)}{(Dev\,M_{cov} - Dev\,M_{+})/(np\,M_{+} - np\,M_{cov})}$$

where *Dev* and *np* are, respectively, the deviance and the number of parameters estimated for the constant model ($M.$), the model with climatic covariate (M_{cov}) and the time-dependent model (M_t).

Once the survival and the breeding success were estimated, we compared the variances between groups using a F-test. To compare the variance of the survival probability estimates, we had to break away from the intrinsic variance of the sampling. The temporal variation in survival probability $\hat{\sigma}^2_{proc}$ was thus assessed using variance decomposition, which allows the separation of the sampling variance from the process variance (respectively the proportion of total variance due to the sampling error or to underlying processes, (Burnham & Anderson 2002). Process variance was computed using the Mark software (White & Burnham 1999).

In order to analyse the influence of environmental fluctuations on adult survival, we selected some ecologically pertinent indices to be incorporated in models. These variables were used in log-linear models to test for correlations with demographic traits. For survival, the percentage of variation that was explained by a covariate (r^2) was estimated as: $r^2 = 1 - (\hat{\sigma}^2_{proc(cov)}/\hat{\sigma}^2_{proc(t)})$, where $\hat{\sigma}^2_{proc}$ is the process variance of the model with covariate (cov) or the time-dependent model (t).

ENVIRONMENTAL VARIABLES

In most cases, climatic fluctuations are suspected to affect populations through an indirect mechanism, where climate should first affect the primary production, then integrated along the trophic web up to top predators. In marine ecosystems, meteorological and oceanographic data could be used as proxies of the biotic production because they are strongly involved in the vertical mixing of the water masses, controlling the

© 2006 The Authors. Journal compilation © 2006 British Ecological Society,

quality of the physico-chemical environment available for the primary production (Wilson & Adamec 2002). To limit the number of covariates to test in models, monthly values of indices were averaged over a season of 4 months, consistent with the presence of birds on different sites: birds are at sea off Australia in austral winter (May–August), and present at the colony in spring (September–December) and in summer (January–April). Global indices were used to characterize environmental conditions over wintering areas as their distribution is not precisely known. All indices were standardized over the study period in order to allow comparisons.

The Southern Oscillation Index (SOI), reflecting the El Niño/La Niña oscillations through changes in sea-level pressure over the tropical Pacific sector, has been selected in relation to albatross migrations. As this index reflects oceanographic conditions between Chile and Australia, we consider a direct spatio-temporal effect, with no lag, which coincides with the presence of birds during winter off southern Australia. Seasonal SOI was obtained from the Australian Bureau of Meteorology (ABM – http://www.bom.gov.au/climate/current/soihtm1.shtml). As distribution and foraging grounds are more precisely known during the summer period, local indices can be used. Pinaud *et al.* (2002) showed that Sea Surface Temperature Anomalies (SSTA) that occurred on foraging areas had an influence on black-browed albatrosses breeding success at Kerguelen Islands. Indeed, SSTA have been used in several studies as a proxy of the oceanographic conditions that may determine the development of the whole trophic web. Based on telemetry analyses (see 'Species and study site'), we selected SSTA values over the eastern Kerguelen shelf defined as the main foraging ground for black-browed albatrosses (46·5–50·5° S, 69·0–72·0° E). Data were available from the Integrated Global Ocean Services System (Reynolds & Smith 1994; IGOSS – http://ingrid.ldeo.columbia.edu/(plotaxislength)540+def/SOURCES/.IGOSS/.nmc/.Reyn_SmithOIv1/.monthly/.ssta/).

Results

EFFECT OF EXPERIENCE AND CLIMATE ON SURVIVAL PROBABILITIES

Based on the definition of breeding experience, we selected the model with only two experience-classes (Table 1, model 2), which has the lowest AICc. It distinguished first-time breeders (hereafter inexperienced birds) from individuals with at least one breeding attempt (experienced birds). This model allows us to differentiate in the survival probability between inexperienced and experienced adults. This definition was also applied for analyses dealing with the breeding success.

The GOF test on the black-browed albatross data set ($\chi^2 = 10{\cdot}817$, d.f. = 16, p = 0·821) indicated that the general model derived from model CJS with two experience classes on capture and survival correctly fitted the data. Starting with this model (Table 2, model 1), we first examined whether capture probability varied with time and/or experience. The selection indicated that models with time dependence on capture (models 1–5) were not preferred to models with constant capture probability over the period (model 6), at least for more experienced birds (model 4). However, the AICc indicated that taking into account the experience did not improve the estimates computed by the constant model (model 7 vs. model 6). Thus, the capture rate for both experienced and inexperienced albatrosses was p = 0·749, SE = 0·023. Second, we modelled survival probability where both experience and time interacted (model 7) or not (models 8, 10 and 12), and compared time (model 9), experience (model 13) and constant models (model 14). The lowest AICc was obtained for a model where survival of inexperienced birds was time-dependent, whereas survival of experienced birds was constant throughout the study period (model 10). That model gave a mean survival probability of Φ = 0·765, SE = 0·049 with a temporal process variance $\hat{\sigma}^2_{proc} = 0{\cdot}023$ for inexperienced individuals (Fig. 1a). For experienced individuals, we obtained a higher survival probability of Φ = 0·943, SE = 0·014 (with a null process variance due to a constant model). The comparison of process variance between experience-class (based on the model Φ (Exp $*$ t) p (·)) showed that the survival probability was significantly more variable for inexperienced birds ($\hat{\sigma}^2_{proc} = 0{\cdot}023$) than for more experienced ones ($\hat{\sigma}^2_{proc} = 0{\cdot}001$; $F_{8,7} = 45{\cdot}000$, $P < 0{\cdot}001$). When testing for a trend on survival of inexperienced breeders, we obtained a nonsignificant decreasing trend that did not improve the time-dependent model (model 11). We then tested whether we were able to detect a climatic parameter that may influence the survival of inexperienced breeders (models 15–18). The variables were not correlated and did not show any significant trends. In model 15, we noted a significant impact of the covariate (*Anodev* = 19·853; d.f. = 1,5; P = 0·007), the SOI during the winter explaining more than 60% of the variability observed on survival probability ($r^2 = 0{\cdot}626$). Indeed, interannual fluctuations of that index during the study period were strongly in opposition with the variations in survival (Fig. 1a,b). We observed that during positive phases of SOI, the survival probability of inexperienced individuals decreased, with a slope $\beta = -1{\cdot}021$, SE = 0·343 (Fig. 1c).

EFFECT OF EXPERIENCE AND CLIMATE ON BREEDING SUCCESS

The breeding success of black-browed albatrosses at the Kerguelen Islands (Fig. 2a) was dependent on the experience of birds ($t = -4{\cdot}473$, d.f. = 11, P = 0·001): inexperienced adults produced on average 0·548, SE = 0·142 fledgling, compared with experienced ones that reared 0·752, SE = 0·111 chick per year. The breeding success did not show a significant linear trend over the

© 2006 The Authors. Journal compilation © 2006 British Ecological Society,

Table 2. Modelling capture and survival probabilities according to time, experience and climatic covariates for black-browed albatrosses at Kerguelen Islands

No.	Model	*np*	Dev	AICc	ΔAICc	P-Anodev
Modelling capture probability						
1	Φ (Exp ∗ *t*) p (Exp ∗ *t*)	30	297·200	671·823	26·112	
2	Φ (Exp ∗ *t*) p (Exp + *t*)	27	304·741	672·265	26·554	
3	Φ (Exp ∗ *t*) p (*t*)	26	305·466	670·651	24·940	
4	Φ (Exp ∗ *t*) p (Exp1(*t*) Exp2(·))	21	301·681	655·384	9·673	
5	Φ (Exp ∗ *t*) p (Exp1(·) Exp2(*t*))	25	304·838	667·700	21·989	
6	Φ (Exp ∗ *t*) p (Exp)	17	309·312	654·071	8·360	
7	**Φ (Exp ∗ *t*) p (·)**	**16**	**309·808**	**652·364**	**6·653**	
Modelling survival probability						
8	Φ (Exp + *t*) p (·)	12	328·789	662·627	26·916	
9	Φ (*t*) p (·)	11	348·579	680·277	34·566	
10	**Φ (Exp1(*t*) Exp2(·)) p (·)**	**9**	**322·637**	**650·121**	**4·410**	
11	Φ (Exp1(trend) Exp2(·)) p (·)	4	334·439	650·996	5·285	
12	Φ (Exp1(·) Exp2(*t*)) p (·)	9	329·557	657·041	11·330	
13	Φ (Exp) p (·)	3	352·445	657·482	11·771	
14	Φ (·) p (·)	2	357·210	670·244	24·533	
Modelling climatic covariates						
15	**Φ (Exp1(SOI_w) Exp2(·)) p (·)**	**4**	**328·629**	**645·711**	**0·000**	**0·007**
16	Φ (Exp1(SOI_s) Exp2(·)) p (·)	4	339·520	656·077	10·366	0·108
17	Φ (Exp1($SSTA_w$) Exp2(·)) p (·)	4	340·964	657·521	11·810	0·137
18	Φ (Exp1($SSTA_s$) Exp2(·)) p (·)	4	343·287	659·844	14·133	0·197

With survival (Φ) and capture (p) probability modelled as a function of time (*t*), experience (Exp, including inexperienced breeders (Exp1) and experienced breeders (Exp2)), constant (·), southern oscillation index (SOI) and sea surface temperature anomaly close to Kerguelen (SSTA), in winter (w) or in summer (s). Interaction or additivity among variables are written (*) and (+), respectively. *np*: number of parameters estimated for the model; Dev: relative deviance; AICc: second-order Akaike's information criterion; ΔAICc: difference between the current and the lowest AICc model; P-Anodev: *P*-value of the Anodev test on climatic covariates. In bold characters: models selected.

study period ($F_{1,22}$ = 2·021, P = 0·169) and variance of interannual fluctuations was not significantly different between the two groups over the study period ($F_{11,11}$ = 1·630, P = 0·215). The breeding success showed a significant positive relationship with SSTA on the main foraging areas around the Kerguelen Islands during spring ($F_{1,21}$ = 4·455, P = 0·047; Fig. 2b,c), which explained up to 50% of the variations in breeding success (r^2 = 0·514). A warming of the surface water improve the breeding success, with a slope coefficient equal to β = 0·051, SE = 0·024, independently of experience (linear model: BS = Exp + $SSTA_{spring}$).

Discussion

This study demonstrates that experience significantly influences survival and breeding success in the black-browed albatross, but differently according to the environmental conditions. First-time breeders had a lower and more variable probability of surviving (17·8% difference) and a lower but equally variable probability to produce fledglings (10·4% difference) than experienced breeders. These results are in accordance with theoretical (Forslund & Pärt 1995; Newton 1998) and empirical studies (Gaillard *et al.* 1998, 2000; Cam & Monnat 2000; Pinaud *et al.* 2002; Reid *et al.* 2003; Barbraud & Weimerskirch 2005; Crespin *et al.* 2006), but stress that environmental variations influence differently year-to-year variations of adult survival and reproductive success.

ENVIRONMENTAL CONDITIONS

We found a significant influence of climatic indices, standing for environmental changes, on demographic traits. The climatic conditions on the wintering grounds off southern Australia (winter SOI) are the major factors affecting albatross survival probability. During negative SOI, characteristic of El Niño episodes, cooler waters in the western part of the tropical Pacific and southern Australia seemed to favour enhanced productivity in this oligotrophic area (Wilson & Adamec 2002). Therefore these oceanographic conditions may increase the food availability for albatrosses and reduce their mortality risks associated with starvation. Conversely, we find a positive relationship between the breeding success and the SSTA on the main foraging ground of the black-browed albatross around Kerguelen Islands, in accordance with the study of Pinaud & Weimerskirch (2002). The state of the local environment during the beginning of the breeding season appears to have a significant effect on the reproductive output, as previously showed for other species of seabirds (Guinet *et al.* 1998; Jenouvrier, Barbraud & Weimerskirch 2005). Cold sea surface temperatures anomalies lead to a decrease in primary productivity in this nutrient-rich

© 2006 The Authors. Journal compilation © 2006 British Ecological Society,

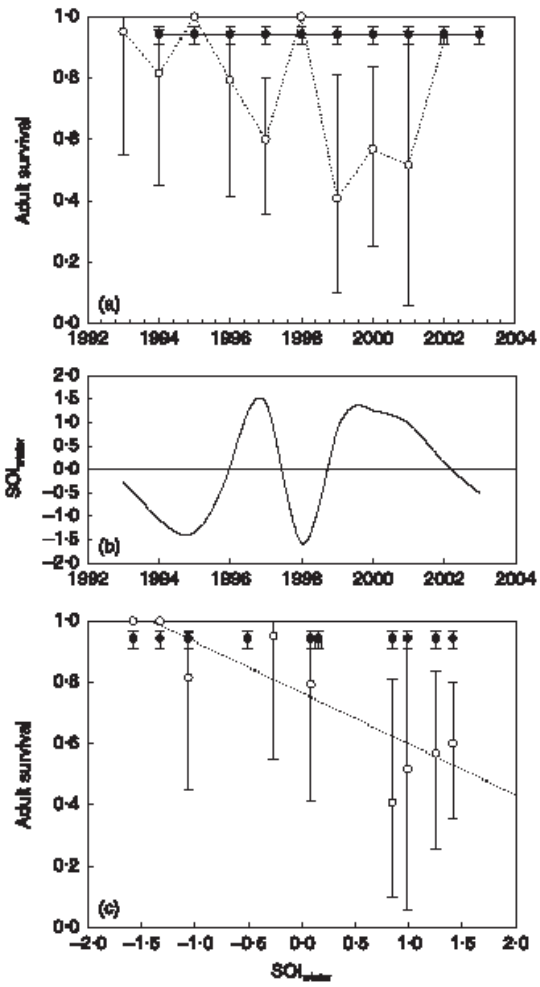


Fig. 1. Adult survival probability and climatic index for black-browed albatrosses at Kerguelen Islands. (a) Adult survival probability for inexperienced (○) and experienced (●) breeders; estimates are from model Φ (Exp1(*t*) Exp2(·)) p (·) (Table 1, model 10) are given ± 1 SE. (b) Annual variation of the standardized southern oscillation index (SOI) in winter. (c) Relationship between adult survival and SOI in winter for inexperienced (○) and experienced (●) breeders; estimations from model Φ (Exp1(*t*) Exp2(·)) p (·) (Table 1, model 10) are given ± 1 SE.

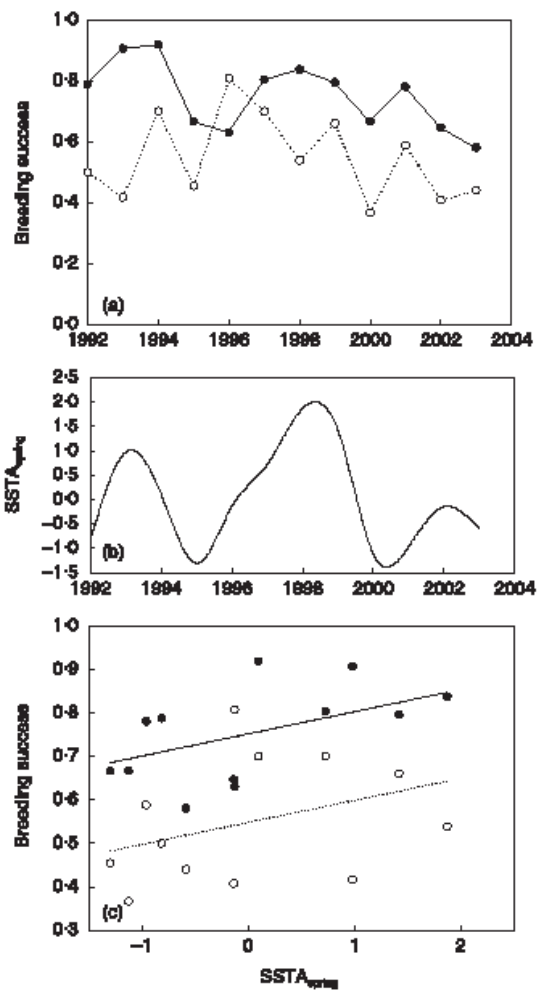


Fig. 2. Breeding success and climatic index for black-browed albatrosses at Kerguelen Islands. (a) Breeding success for inexperienced (○) and experienced (●) breeders. (b) Standardized annual variation of the sea surface temperature anomaly (SSTA) on the Kerguelen shelf in spring. (c) Relationship between breeding success and SSTA in spring for inexperienced (○) and experienced (●) breeders; linear model: breeding success = Experience + $SSTA_{spring}$, $F_{1,21} = 17{\cdot}747$, $P < 0{\cdot}001$; $F_{1,21} = 4{\cdot}455$, $P = 0{\cdot}047$ for each factor, respectively.

area (Blain *et al.* 2001), that in turn may lead to food shortages during incubation, perhaps forcing birds to desert eggs in order to restore their own body condition (Chaurand & Weimerskirch 1994; Chastel, Weimerskirch & Jouventin 1995).

INTERACTION BETWEEN EXPERIENCE AND CLIMATE

When focusing on the experience-related responses of populations to climate, we found in the black-browed albatross a common pattern with previous studies on birds (Ratcliffe *et al.* 1998; Laaksonen *et al.* 2002; Barbraud & Weimerskirch 2005; Bunce *et al.* 2005) and on mammals (Gaillard *et al.* 1993, 1998, 2000; Coulson *et al.* 2001) where environmental variations may mask age or experience-related differences in demographic traits, as differences appeared to be greater when food availability was reduced.

According to our predictions, it appears that fluctuations in the survival rate of inexperienced adults are strongly influenced by climatic conditions, whereas experienced birds have a constant survival probability during the whole study period. Under unfavourable oceanographic conditions, inexperienced breeders seem to be highly affected while experienced birds could face warm winters without putting their survival in jeopardy. However, under more favourable circumstances, inexperienced birds are able to survive as well as more experienced ones.

By contrast, for the breeding success, the demographic response of populations does not match with our predictions. An additive model between experience and time or climate indices was selected to explain

© 2006 The Authors. Journal compilation © 2006 British Ecological Society,

interannual variations of the reproductive output. Although they have lower performances, inexperienced individuals are affected by climatic fluctuations in the same manner as the experienced ones. Survival and reproduction of inexperienced and experienced birds appear to be affected differently by climatic variations.

MECHANISMS

We have to keep in mind that in this analysis, we estimated the apparent adult survival that could not distinguish real mortality from permanent emigration. However, we only detected one ringed breeder over the 695 occupied nests of the adjacent colony in 2006, indicating that dispersal might be limited in that population.

From our results, it could be hypothesized that breeders appear to improve their average performances with growing reproductive experience, without improving their ability to face climatic fluctuations. Contrary to an hypothesis explaining age-related differences among breeders by an improvement of foraging skills (Williams 1966; Curio 1983; Greig *et al.* 1983; Sæther 1990; Forslund & Pärt 1995), younger breeders appeared to have the same foraging capabilities than experienced ones. This difference might be explained by the high longevity of albatrosses, compared with biological models used in previous studies, and specially the delayed maturity associated with this life history. During an immature stage lasting on average 9·8 years (Prince *et al.* 1994; Weimerskirch *et al.* 1997), young birds may have the opportunity to acquire foraging skills comparable with those of older birds, as birds may only start breeding when they have acquired good foraging skills and a sufficient body condition (Weimerskirch 1992). The residual difference between breeder's performances could be due to the first reproductive event that confronts birds to an activity needing the contribution of both members of a pair, which requires a fine synchronization of individual activities (Weimerskirch, Barbraud & Lys 2000). This particular training share is supposed to add an extra cost of reproduction to inexperienced breeders, independently of external conditions.

In addition, the selection hypothesis (Forslund & Pärt 1995) seems to have a large capability to explain the experience-related improvement in survival. The higher variance in survival for inexperienced breeders highlights that younger adults may constitute a highly heterogeneous portion of the population. Although inexperienced individuals of good quality should be able to perform as well as experienced breeders, poor quality individuals were susceptible to be highly affected by adverse conditions, contributing to the decrease in the average performance of that class. As reproduction demands an increased energetic investment for individuals, a selection process may act as a significant selective filter on the heterogeneous pool of inexperienced adults attempting at the first breeding event, leading to a progressive decrease in the proportion of lower quality individuals among cohorts (Curio 1983; Forslund & Pärt 1995; Cam *et al.* 2000; Barbraud & Weimerskirch 2005). Consistently, our analysis demonstrates that the difference between inexperienced breeders and experienced ones could be made with only two experience-classes, supporting the singularity of the first reproductive event. This occasion could be considered as a key event after which the average performances increased in the population. Selection probably occurred during the nonbreeding period, as the winter following the first breeding season was a period of relatively high adult mortality. These elements lead to a scenario where inexperienced breeders, a class of the population showing important differences between individual qualities, produced on average a low reproductive output for their first reproduction. Winter may thus operate as a strong selective filter on poorer quality inexperienced adults weakened by first reproduction. Models show that the amplitude of this selection process was dependant of the climatic conditions severity affecting the wintering area. It remains that individuals presenting highest body conditions would be the only breeders entering the class of experienced adults, reducing at the same time the heterogeneity among individual quality through this selective process. Whereas climatic severity seemed to be a major parameter that controls the survival probability of inexperienced albatrosses and also the amplitude of the selection acting on the winter following first reproduction, environmental variations affected the breeding success of individuals, independently of the experience.

Now it should be interesting to carry on this study by testing in a more explicit way the relative part of experience, breeding effort or selection hypothesis proposed to explain this experience-related improvement of demographic performances. As proposed by Mauck, Huntington & Grubb (2004), the relation between early breeding success and longevity of individuals could permit to detect the dominant mechanism. In species with such a delayed maturity, the age at first breeding may also represents an important discriminative trait to compare the relative importance of these three hypotheses.

Acknowledgements

We are particularly grateful to all the field workers involved in the monitoring programmes over the past 20 years, on the black-browed albatross at Cañon des Sourcils Noirs, Kerguelen Islands (a part of the program n°109 supported by the Institut Paul Emile Victor and by the Terres Australes et Antarctiques Françaises). We thank D. Besson for the data management.

References

Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2005) Environmental conditions and breeding experience affect costs of reproduction in blue petrels. *Ecology*, **86**, 682–692.

© 2006 The Authors. Journal compilation © 2006 British Ecological Society,

Blain, S., Tréguer, P., Belviso, S., Bucciarelli, E., Denis, M., Desabre, S., Fiala, M., Martin Jéséquel, V., Le Fèvre, J., Mayzaud, P., Marty, J.-C. & Razouls, S. (2001) A biogeochemical study of the island mass effect in the context of the iron hypothesis: Kerguelen Islands, Southern Ocean. *Deep-Sea Research Part*, **I** (48), 163–187.

Bunce, A., Ward, S.J. & Norman, F.I. (2005) Are age-related variations in breeding performance greatest when food availability is limited? *Journal of Zoology*, **266**, 163–169.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (1998) *Model Selection and Inference: a Practical Information-Theoric Approach*. Springer-Verlag, New-York.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model Selection and Multimodel Inference*. Springer-Verlag, New York.

Cam, E. & Monnat, J.-Y. (2000) Apparent inferiority of first-time breeders in the kittiwake: the role of heterogeneity among age class. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 380–394.

Chastel, O., Weimerskirch, H. & Jouventin, P. (1995) Body condition and seabird reproductive performance: a study of three petrel species. *Ecology*, **76**, 2240–2246.

Chaurand, T. & Weimerskirch, H. (1994) Incubation routine, body mass regulation and egg neglect in the Blue Petrel *Halobaena caerulea*. *Ibis*, **136**, 285–290.

Cherel, Y., Hobson, K.A. & Weimerskirch, H. (2000) Using stable-isotope analysis of feathers to distinguish moulting and breeding origins of seabirds. *Oecologia*, **122**, 155–162.

Choquet, R., Reboulet, A.M., Pradel, R., Gimenez, O. & Lebreton, J.D. (2003) *User's Manual for U-Care. Mimeographed Document*. CEFE/CNRS, Montpellier.

Choquet, R., Reboulet, A.M., Pradel, R., Gimenez, O. & Lebreton, J.D. (2004) *User's Manual for M-SURGE 1·4. Mimeographed Document*. CEFE/CNRS, Montpellier.

Clutton-Brock, T.H., Stevenson, I.R., Marrow, P., MacColl, A.D., Houston, A.I. & McNamara, J.M. (1996) Population fluctuations, reproductive costs and life-history tactics in female Soay sheep. *Journal of Animal Ecology*, **65**, 675–689.

Coulson, T., Catchole, E.A., Albon, S.D., Morgan, B.J.T., Pemberton, J.M., Clutton-Brock, T.H., Crawley, M.J. & Grenfell, B.T. (2001) Age, sex, density, winter, weather, and population crashes in Soay Sheep. *Science*, **292**, 1528–1531.

Crespin, L., Harris, M.P., Lebreton, J.D. & Wanless, S. (2006) Increased adult mortality and reduced breeding success with age in a population of common guillemot Uria aalge using marked birds of unknown age. *Journal of Avian Biology*, **37**, 273–282.

Curio, E. (1983) Why do young birds reproduce less well? *Ibis*, **125**, 400–404.

Forslund, P. & Pärt, T. (1995) Age and reproduction in birds – hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 374–378.

Gaillard, J.-M., Delorme, D., Boutin, J.-M., Van Laere, G., Boisaubert, B. & Pradel, R. (1993) Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations. *Journal of Animal Ecology*, **62**, 778–791.

Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M. & Yoccoz, N.G. (1998) Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution*, **13**, 58–63.

Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., Loison, A. & Toïgo, C. (2000) Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 367–393.

Greig, S.A., Coulson, J.C. & Monaghan, P. (1983) Age-related differences in foraging success in the Herring Gull (*Larus argentatus*). *Animal Behaviour*, **31**, 1237–1243.

Guinet, C., Chastel, O., Koudil, M., Durbec, J.P. & Jouventin, P. (1998) Effects of warm sea-surface temperature anomalies on the blue petrel at the Kerguelen Islands. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **265**, 1001–1006.

Hughes, L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 56–61.

IPCC (2001) Climate change: synthesis report. *A Contribution of Working Groups I, II and III to the Third Assessment Report of the IPCC*. Cambridge University Press, Cambridge.

Jenouvrier, S., Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2005) Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabird species. *Ecology*, **86**, 2889–2903.

Laaksonen, T., Korpimäki, E. & Hakkarainen, H. (2002) Interactive effects of parental age and environmental variation on the breeding performance of Tengmalm's owls. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 23–31.

Lebreton, J.D., Burnham, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, **62**, 67–118.

Marchant, S. & Higgins, P.J. (1990) Procellariiformes; Diomedeidae. *Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic Birds – Ratites to Ducks*, pp. 263–354. Oxford University Press, Oxford.

Mauck, R.A., Huntington, C.E. & Grubb, T.C. (2004) Age-specific reproductive success: evidence for the selection hypothesis. *Evolution*, **58**, 880–885.

Newton, I. (1998) *Population Limitation in Birds*. Academic Press, London.

Pinaud, D. & Weimerskirch, H. (2002) Ultimate and proximate factors affecting the breeding performance of a marine top-predator. *Oikos*, **99**, 141–150.

Prince, P.A., Rothery, P., Croxall, J.P. & Wood, A.G. (1994) Population dynamics of the black-browed and grey-headed albatrosses *Diomedea melanophris and D. chrysostoma* at Bird Island, South Georgia. *Ibis*, **136**, 50–71.

Ratcliffe, N., Furness, R.W. & Hamer, K.C. (1998) The interactive effects of age and food supply on the breeding ecology of great skuas. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 853–862.

Reid, J.M., Bignal, E.M., Bignal, S., McCracken, D.I. & Monaghan, P. (2003) Age-specific reproductive performance in red-billed choughs Pyrrhocorax pyrrhocorax: patterns and processes in a natural population. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 765–776.

Reynolds, R.W. & Smith, T.M. (1994) Improved global sea surface temperature analyses. *Journal of Climate*, **7**, 929–948.

Roff, D.A. (1992) *The Evolution of Life Histories – Theory and Analysis*. Chapman & Hall, New York.

Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosensweig, C. & Pounds, J.A. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57–60.

Sæther, B.-E. (1990) Age-specific variation in reproductive performance of birds. *Current Ornithology*, **7**, 251–283.

Skalski, J.R., Hoffmann, A. & Smith, S.G. (1993) Testing the significance of individual- and cohort-level covariates in animal survival studies. *Marked Individuals in the Study of Bird Population* (eds J.D. Lebreton and P.M. North), pp. 9–28 Birkhäuser-Verlag, Basle.

Stearns, S.C. (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.

Tavecchia, G., Coulson, T., Morgan, B.J.T., Pemberton, J.M., Pilkington, J.G., Gulland, F.M.D. & Clutton-Brock, T.H. (2005) Predictors of reproductive cost in female Soay sheep. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 201–213.

Viallefont, A., Cooke, F. & Lebreton, J.D. (1995) Age-specific costs of first-time breeding. *Auk*, **112**, 67–76.

Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389–395.

Walther, G.-R., Berger, S. & Sykes, M.T. (2005) An ecological 'footprint' of climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **272**, 1427–1432.

© 2006 The Authors. Journal compilation © 2006 British Ecological Society,

Weimerskirch, H. (1990) The influence of age and experience on breeding performance of the Antarctic Fulmar, *Fulmarus glacialoides*. *Journal of Animal Ecology*, **59**, 867–875.

Weimerskirch, H. (1992) Reproductive effort in long-lived birds: age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the wandering albatross. *Oikos*, **63**, 464–473.

Weimerskirch, H., Jouventin, P., Mougin, J.L., Stahl, J.C. & Van Beveren, M. (1985) Banding recoveries and the dispersal of seabirds breeding in French Austral and Antarctic territories. *Emu*, **85**, 22–33.

Weimerskirch, H., Clobert, J. & Jouventin, P. (1987) Survival in five southern albatrosses and its relationship with their life history. *Journal of Animal Ecology*, **56**, 1043–1055.

Weimerskirch, H., Barthle, J.A., Jouventin, P. & Stahl, J.C. (1988) Foraging ranges and partitioning of feeding zones in three species of southern albatrosses. *Condor*, **90**, 214–219.

Weimerskirch, H., Zotier, R. & Jouventin, P. (1989) The Avifauna of the Kerguelen Islands. *Emu*, **89**, 15–19.

Weimerskirch, H., Mougey, T. & Hindermeyer, X. (1997) Foraging and provisioning strategies of black-browed albatrosses in relation to the requirements of the chick: natural variation and experimental study. *Behavioral Ecology*, **8**, 635–643.

Weimerskirch, H., Barbraud, C. & Lys, P. (2000) Sex differences in parental investment and chick growth in wandering albatrosses: fitness consequences. *Ecology*, **81**, 309–318.

White, C.G. & Burnham, K.P. (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study Supplement*, **1**, S120–S139.

Williams, G.C. (1966) Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist*, **100**, 687–690.

Wilson, C. & Adamec, D. (2002) A global view of bio-physical coupling from SeaWiFS and TOPEX satellite data, 1997–2001. *Geophysical Research Letters*, **29**, 1–4.

Received 25 May 2006; accepted 20 Oct 2006

Annexe 4. Effet des conditions initiales sur la survie juvénile et le recrutement chez l'Albatros à sourcils noirs.

Nevoux M., Weimerskirck H, & Barbraud C. (accepté) Influence of early conditions on juvenile survival and recruitment in a species with highly delayed recruitment. *Ecology*.

Title

Influence of early conditions on juvenile survival and recruitment in a species with highly delayed recruitment

Authors

Nevoux Marie, Weimerskirch Henri and Barbraud Christophe*

Centre d'Etude Biologiques de Chizé – CNRS, 79360 Villiers en Bois, France

*corresponding author: barbraud@cebc.cnrs.fr

Running head

Early conditions in a long-lived species

Abstract

Early conditions faced by individuals during development, through potential long-term repercussions on life history traits, may represent an important parameter affecting population dynamics. However, juvenile survival and recruitment, two early stages of a life cycle, may be difficult to obtain in wild populations, at least in long-lived species. In this paper, we produced unbiased estimates of juvenile survival and recruitment probability in a long-lived seabird, the black-browed albatross (*Thalassarche melanophris*) from Kerguelen Islands. In this population, the delayed recruitment imposed a strong biological constraint on models. We obtained an immature survival probability variable over time with on average 22.8% (SE = 2.1) of the individuals surviving up to 5 years old, corresponding to an annual survival probability equal to 0.776 during the first five years of life. The probability to start breeding increased in a quadratic way with age from 0.014 (SE = 0.002) at five to 0.344 (SE = 0.038) at 11 years old, and decreasing in older individuals. We highlight that being able to estimate these two parameters with a CMR approach provided a substantial improvement in the reliability of the estimations, by comparison with the widely used return rate. When looking at the importance of early conditions, we detected a positive relationship between immature survival and breeding success, suggesting a short-term influence of initial environmental condition on immature survival through the ability of adults to face environmental fluctuations. However, this effect did not appear to persist among cohorts, as we did not detect any long-term effect of early conditions on the probability to recruit. This suggests a reduction of inter cohort heterogeneity during the long period of immaturity. In addition, we obtained a positive relationship between the Southern Oscillation Index and the probability to

start breeding, indicating that local conditions appeared important to explain the decision to recruit. This result, combined with those from a previous study on breeders, suggests that the decision to start breeding may potentially be driven by a compensatory recruitment process, which would compensate for the mortality of young breeders.

Key-words

Black-browed albatross, climatic variations, early conditions, juvenile survival, long-lived species, recruitment, seabird, Southern Ocean, *Thalassarche melanophris*

Introduction

Factors affecting offspring early development have been shown to determine individual performances all life long, and therefore fitness (Lindström 1999, Gaillard et al. 2000). Initial development has been demonstrated to affect post-fledging survival, and consequently the number of individuals that will return to breed several years later, and even their reproductive success (Olsson 1997, Sæther 1997, Lindström 1999, Thompson and Ollason 2001, Cam et al. 2003). However, this question has rarely been investigated in long-lived species because juvenile survival (defined as the probability to survive the first year after independence) and probability to start breeding are demographic parameters difficult to estimate because they require very long-term field studies (Pradel et al. 1997, Gaillard et al. 1998, Oro and Pradel 2000, Reed et al. 2003, Cam et al. 2005, Crespin et al. 2006). Analyses are generally limited to the computation of the return rate (proportion of individuals that were observed to recruit into the population). For instance, in seabirds, after fledging juveniles remain unobservable at sea for several years and pronounced individual variations in the age of return to the colony and age of first breeding are commonly observed (Croxall and Rothery 1991). Recent developments in capture mark recapture (CMR) analyses, using multi-states models, allow the estimation of unbiased estimates of these parameters (Lebreton et al. 2003). Typically, these methods use an unobservable state to deal with biological constraints imposed by species in which pre-breeders cannot be captured (especially in long-lived birds) and permit to obtain estimates of immature survival in species starting to breed as late as 4 years old (Lebreton et al. 2003, Reed et al. 2003, Cam et al. 2005, Crespin et al. 2006). In addition, the effect of external covariates on demographic rates can be assessed by building ultra-structured models.

It is also important to consider potential effects of population density, which is expected to control the strength of the competition for resources. Its influence on reproduction and post-fledging survival have been demonstrated in a limited number of species (Forchhammer et al.

2001, Crespin et al. 2006). The first breeding attempt, supposed to occur only once individuals have acquired a sufficient body condition to successfully balance the energetic cost of the reproduction, could also be determined by short-term environmental conditions (Weimerskirch 1992, Chastel et al. 1995). The breeding success of a colony, as an important fitness component at the individual level, might represent an important short-term clue for the decision to start breeding, as a public information of colony quality for recruiters (Danchin et al. 1998, Frederiksen and Bregnballe 2001). Potential factors affecting early development and the probability to start breeding are multiple and their interactions might be complex to detect. In the black-browed albatross (*Thalassarche melanophris*), previous studies have highlighted an impact of environmental conditions, using oceanographic variability as a proxy, on some demographic parameters such as breeding success or adult survival (Pinaud and Weimerskirch 2002, Nevoux et al. 2007). The aims of this study were 1) to estimate unbiased immature survival probability and the probability to start breeding at the colony, using recent developments in CMR methods for a particularly long-lived species with a mean age at first breeding of about 9 years old (Weimerskirch et al. 1987); 2) to test for the relative influence of environmental conditions during early life on immature survival (direct effect) and on the decision to start breeding (lagged effect), using climatic indices and annual censuses of the colony. We predicted that conditions during growth and at fledging might affect immature survival and then the probability to start breeding at the colony among cohorts. Warm oceanographic conditions around Kerguelen during summer, correlated with good food conditions for breeding albatrosses (Pinaud and Weimerskirch 2002, Nevoux et al. 2007), should allow breeders to produce a cohort of high quality fledglings which would have a high probability to survive winter conditions. As a consequence, by affecting the number of individuals able to reach maturity, initial conditions could also have a long-term impact on the probability to start breeding; 3) to test for an effect of climatic conditions later in life on the decision to start breeding and 4) to test for an effect of breeding population density on immature survival and decision to first breed. Since density dependence effects, e.g. the number of breeding pairs for example, could negatively interact with the quality of offspring, the survival of cohorts born during years with poor environmental conditions may be more affected by density than cohorts reared under more favorable environments.

Material and method

Study species, area and data

The black-browed albatross is a large Procellariiform inhabiting the Southern Ocean and breeding on sub-Antarctic islands during the austral summer (Marchant and Higgins 1990). In this long-lived seabird, the immature stage lasts several years before recruitment, then, individuals reproduce once a year, laying a single egg (Marchant and Higgins 1990). The study took place at Cañon des Sourcils Noirs (49°40'S – 70°15'E), Kerguelen Islands, Southern Indian Ocean, where 100 to 200 breeding pairs were monitored each year since the season 1979-80 (thereafter named 1980) in a larger colony of about 1000 pairs. During the breeding season, each nest was checked three times, during early incubation in October, at hatching in late December and before fledgling in late March, pair members were identified by their metal ring and their breeding success (fledging a young or not), was determined. Each year, new adult individuals found in the study site and all chicks were ringed just before fledging with a stainless steel band. The species being poorly dimorphic the sex of individuals was not known and all individuals were considered together for this study. In summer, satellite tracking has indicated that birds from that colony foraged invariably on the north-east and south-east parts of the peri-insular Kerguelen shelf (Weimerskirch et al. 1997, Pinaud and Weimerskirch 2002), feeding on fishes, squids (Cherel et al. 2000) and on offal from fisheries (Weimerskirch et al. 1988). In winter, birds migrate off Southern Australia, as indicated by band recoveries (Weimerskirch et al. 1985) and stable-isotopes analyses (Cherel et al. 2000). For this study, we consider the capture histories of all the birds ringed as chicks between 1980 and 2005. It represents 2931 ringed birds among which 330 were controlled at least once as breeder on the colony.

Modeling the demographic parameters

We considered two groups of individuals: known-age individuals (banded as chicks; g_1) used to estimate immature survival and recruitment, and unknown-age individuals (banded as adults; g_2) used to help stabilize estimates of adult survival and recapture probabilities, which in turn would help estimating the pre-breeding parameters. Among g1, less than 5% of the birds banded as fledglings were recaptured in the colony before their first breeding attempt. Consequently, these few observations of pre-breeders were deleted (n = 162 events) and analyses were conducted using a CMR model with two states: one immature state (imm), which was non-observable except at birth, and one adult state starting at first breeding (ad). This lead to the general time-dependent model:

p((imm, ad)*g*t) S((imm, ad)*g*t) Ψ((imm, ad)*g*t) ①

where the capture probability (p), the survival probability (S) and the probability of transition from one state to the other (Ψ) varied with the state ((imm) and (ad)), the group (g) and time (t). Analyses were performed with the M-Surge software (Choquet et al. 2004).

As it is generally the case for models with unobservable states, constraints on the general model are needed to make the parameters identifiable (Kendall and Nichols 2002, Lebreton et al. 2003). These constraints correspond to biologically reasonable assumptions. The immature state is assumed to be unobservable, birds are banded as fledglings but they are never seen again as immature and thus p(imm) = 0. In addition, we know that recruitment never occurred before 5 years of age (Figure 1), thus, no adult could be captured before 5 years of age in group 1 [$p(ad*g_1*a_{1-4}) = 0$, where a denotes age]. As the local immature survival must be estimated over the 5 years of the immature period, we assumed that all the mortality occurred during the first year of life by fixing [$S(imm*a_{2-5}) = 1$]. Thus [$S(imm)*a_1$] corresponded to the mean survival over the whole immature period. The annual immature survival could be calculated as $\sqrt[5]{S(imm*a1)}$. We assumed that mature pre-breeders (older than 5) and adults had the same survival probabilities [$S(imm*a_{6+}) = S(ad)$]. We assumed that there was no temporary emigration in adults and the transition from adult to immature (or to a non-observable non-breeder state) was fixed to zero [$\Psi_{(ad\rightarrow imm)} = 0$]. A separate analysis on adults indicated that only 10% of breeding adults become non breeders (i.e. temporary emigrants) from year t to t+1. The probability to start breeding in group 1 was represented by the transition from immature to adult state [$\Psi_{(imm\rightarrow ad)}(g_1)$]. Transition to the adult state did not occur before the age of 5 [$\Psi_{(imm\rightarrow ad)}(g_1*a_{1-4}) = 0$] and we searched for the maximum age at first breeding (a_{max}) where all recruitment had occurred [$\Psi_{(imm\rightarrow ad)}(g_1*a_{max}) = 1$]. This transition did not exist in group 2 where only adult individuals were considered [$\Psi_{(imm\rightarrow ad)}(g_2) = 0$].

Contrary to previous studies on the recruitment of birds using CMR methods (Lebreton et al. 2003, Reed et al. 2003), the immature stage lasts much more than 2 years in the black-browed albatross, with an average age at first breeding of 8.9 years old (Weimerskirch et al. 1987). The observed distribution of the age at first breeding (Fig. 1) revealed that 99% of the recruitment occurred between 5 and 15 in this population. It did not appeared that CMR models were able to deal successfully with individuals alive but unobservable for periods lasting more than 10 consecutive years (Crespin et al. 2006). At the end of the time interval, individuals from last cohorts were too young to start breeding on the colony, e.g. a proportion of the immature individuals remained unobservable and may be artificially considered as dead

in models, thereby underestimating immature survival. To avoid this bias in group 1, we restrained the dataset to the only cohorts that had entirely recruited at the end of the study period. We assumed that all individuals born at least 15 years before 2005 (last year of the study period) had started to breed if alive, which corresponded to the individuals of the first 11 cohorts ($coh_{1\text{-}11}$) of the study, born between 1980 and 1990 (N = 1003 and N = 799 individuals for group 1 and 2 respectively).

There are no formal goodness-of-fit (GOF) tests available for multi-states models with unobservable state. Following (Lebreton et al. 2003), we suppressed the first capture event to focus on adults. We are now in the presence of the standard single state model:

p(g*t) S(g*t) ②

for which the fit was assessed using GOF tests for the Cormack-Jolly-Seber model with the U-Care software (Choquet et al. 2003).

Model selection among time-dependent models was performed using a quasi-likelihood Akaïke's Information Criterion (QAIC, Burnham and Anderson 1998) that integrates the correction from the over-dispersion coefficient (see Results). The smaller the QAIC, the better the model, with two models considered to be different from each other when the difference between their QAIC is higher than 2 (Lebreton et al. 1992).

External covaraites

The resources available for top predators are very difficult to quantify in marine ecosystems. We decided to incorporate climatic indices in models, considering that the physico-chemical state of a given area, controlling the development of the trophic food web, may give a good idea of the global perturbations affecting the environment (Stenseth et al. 2003). Breeding success of black-browed albatrosses being influenced by warm sea surface temperatures (Pinaud and Weimerskirch 2002, Nevoux et al. 2007), oceanographic parameters were assumed to constitute a proxy of environmental conditions. In order to limit the number of covariates and to focus on relevant variables for black-browed albatrosses, we selected only two geographic areas, corresponding respectively to the foraging grounds used during the reproduction over the Kerguelen shelf and to the non-breeding grounds off Southern Australia. We characterized these two areas with respectively the Sea Surface Temperature Anomaly (SSTA) and the Southern Oscillation Index (SOI). These proxies have already been used in previous studies on black-browed albatrosses that have demonstrated some relations with the dynamics of this population (Pinaud and Weimerskirch 2002, Nevoux et al. 2007). SSTA data were available from the Integrated Global Ocean Service System (Reynolds and

Smith 1994, IGOSS - http://ingrid.ldeo.columbia.edu/(plotaxislength)540+def/SOURCES/.IGOSS/.nmc/.Reyn_SmithOIv1/.monthly/.ssta/). This local index was extracted over north-east and south-east parts of the peri-insular Kerguelen shelf. A positive value of this index corresponds to a warm anomaly, which appeared to enhance food availably for this albatross species in this particular oceanographic system of the Kerguelen shelf (Pinaud and Weimerskirch 2002, Nevoux et al. 2007). With this covariate, we tested for an impact of early conditions on immature survival and on the decision to start breeding. The SOI is a global index reflecting the El Niño / La Niña phenomenon through changes in sea level pressure over the tropical Pacific sector, between Tahiti and Australia. This global index appeared positively correlated to sea surface temperature (SST) off southern Australia (Kwok and Comiso 2002), where black-browed albatrosses from Kerguelen winter (Weimerskirch et al. 1985, Cherel et al. 2000). A positive SOI is typical of La Niña events, characterized by cold anomalies off Peru, and may coincides with warm temperatures (positive SST) but low marine productivity over the wintering ground of this seabird. This global index permitted to test for an effect of winter conditions on immature survival probability and on the probability to start breeding (e.g. for an effect of initial conditions (at $t0$) and for a direct effect of the conditions during the last winter (at t-1) before starting to breed (at t)). We considered a direct spatio-temporal effect with no lag, which was assumed to coincide with the presence of birds during the non-breeding period off Southern Australia. Seasonal SOI was obtained from the Australian Bureau of Meteorology (ABM - ftp://ftp.bom.gov.au/anon/home/ncc/www/sco/soi/soiplaintext.html).

To test for density dependence, we used annual censuses of the number of breeders on the colony. Data are available since 1987. Density in the current year was considered as an index of potential competition that the individuals may face to explain the interannual variability in the probability to start breeding. We did not use density to explain immature survival because this effect was only testable on a too short period (N = 5 years).

The breeding success of the colony could be considered as an index of the average parental condition, reflecting resources availability in the summer environment. The breeding success of the colony could also be considered as a major public information about the quality of the colony (Danchin et al. 1998, Frederiksen and Bregnballe 2001). This parameter was thus tested to explain either the immature survival or the probability to start breeding the next season.

External covariates permitted to test whether oceanographic conditions or information related to the colony may explain a part of the variations of the demographic parameters. To assess

the significance of the contribution of a given covariate to the model, we performed analysis of deviance tests (Anodev) between the model with the covariate, the relative time-dependent and constant models (Skalski et al. 1993). As SSTA and census datasets are shorter than the period during which juvenile survival was estimated (respectively since 1982 and 1987, instead of 1980), we performed Anodev tests using, as reference models, a global time dependent model and a constant model for the occasions where covariates were tested (other time intervals varied freely with time). Covariates were standardized over the study period.

Results

Goodness of fit

The GOF test, applied to the single state model (model ②), provided evidence of a global lack of fit of the model to the data (χ^2 = 411.01, *df* = 159, *P* = 0.006; Table 1), due to a strong transient effect (test 3.SR) on group 1 and a trap-happiness effect (test 2.CT) on group 2, and to a lesser extent on group 1. It is recommended to use artificial age classes on capture and survival to account respectively for trap-dependence and transience on adults and to disentangle the first occasion where individuals were recorded as adult from the following ones (Pradel 1993). In group 2, with a typical capture history 2202002, we used this approach to correct for trap-dependence [p(ad*g_2*m*t), where m denotes trap dependence]. In group 1, the addition of the pre-breeding state (unobservable, except at birth) leads to a capture history like 1000002202002. As age at first breeding was highly variable, the first adult event could not be modeled with an age-dependent effect in this group. The final GOF, with trap-dependence on group 2 (χ^2 = 200.42, *df* = 137, *P* = 0.008) provided a relatively small value of the variance inflation factor ($\hat{c}$ = 1.463), compatible with over dispersed data (Lebreton et al. 1992). We obtained the initial constrained model:

p(ad*g_1*t, ad*g_2*m*t) S(imm*g_1*a_1, ad*t) $\Psi_{(imm \rightarrow ad)}$($g_1$*$a_{5\text{-}amax}$*t) ③

Model selection

Pooling the probability to recapture adult birds from group 1 with those of the second age-class from group 2 (model 3) had a smaller QAIC than a time-dependent model (model ③; Table 2). The apparent survival probability over the first 5 years of life seemed to vary with time over the study period (model 3 vs 4, Fig. 2a). By contrast, a model with constant adult survival was preferred to a time-dependent model (model 5 vs 3, Fig. 2a). On average, we obtained an annual survival probability of 0.910, SE = 0.004 for adults and the immature

survival probability was 0.281, SE = 0.021 over the first 5 years of life, corresponding to an annual survival probability equal to 0.776, SE = 0.012 (estimated with the delta method). The local probability to start breeding did not seem to differ between cohorts (model 6) but was highly structured by age (model 7). The maximum age at first breeding a_{max} was 14 years old and was fixed to one (model 8, Fig. 2b). The probability to start breeding with age could not be described by a linear (model 9) but a quadratic trend (model 10, Fig. 2b), increasing from 5 to 11 and decreasing in older individuals. Testing an additive effect of time on this last model (model 11) did not permit to detect important interannual variability on this parameter, probably due to large standard errors (Fig. 3b).

Models with covariates

We did not find evidence for an impact of climatic conditions on immature survival (Table 2, models 12 and 13). By contrast, the average breeding success of the study colony the year of birth was positively correlated to the immature survival (model 14, slope = 0.502, SE = 0.680, R^2 = 0.52, and Fig. 3a). We did not detect an effect of initial conditions on the probability to start breeding (models 15 to 17). By contrast, SOI during the winter preceding the return of immature birds to the colony (model 18) was positively correlated to the probability that individuals start to reproduce (model 18, slope = 0.505, SE = 0.761, R^2 = 0.52, and Fig. 3b). Oceanographic conditions off Kerguelen Islands at the beginning of the breeding season did not appear to explain a significant part of the variance in the decision to start to breed (model 19). Neither breeding success the preceding year (model 20) nor breeding population size the given year seemed to affect the probability to start breeding (model 21).

Discussion

Local immature survival

In this population we showed that the probability for a black-browed albatross to survive up to age five was highly variable from one cohort to the other, with a mean value equal to 0.281 (SE = 0.021), corresponding to an annual immature survival probability of 0.776 (SE = 0.012). This estimate of immature survival remains difficult to validate, as estimates of juvenile survival are rare in long-lived species. Similar multi-state CMR approaches gave a juvenile survival of 0.77 in the tropicbird (*Phaethon rubicauda,* Schreiber et al. 2004), whereas the survival over the first two years of life (0-2 years) was estimated to be 0.376 in the roseate tern (*Sterna dougallii,* Lebreton et al. 2003), 0.576 in the common guillemot (*Uria aalge,* Crespin et al. 2006) and variable from 0.09 to 0.76 in the greater snow goose

(*Chencaerulescens atlantica,* Reed et al. 2003). By comparison, in our albatross population, the survival over the first two years of life would be 0.602 ([annual immature survival]^2). Our estimate seemed relevant with the large range of values obtained from these studies on birds with a delayed maturity. On the slow-fast gradient of life history strategies (Sæther and Bakke 2000), the black-browed albatross was supposed to live even longer than these seabirds, supporting an estimate located in the upper range of these immature survival estimates.

The average breeding success of the colony was considered as a proxy of the average parental condition and was positively correlated to immature survival, explaining 52% of the interannual variability in this parameter. In a previous study on this population, it has been found that breeding success was positively linked to local oceanographic conditions (Nevoux et al. 2007). Thus, it appeared that birds hatched in good years had a higher probability of both fledging successfully and surviving after fledging. Under constraining environmental conditions, a low number of chicks were produced and a reduced proportion of them would survive the immature stage. The observed constant adult survival and the long-lived demographic strategy of the black-browed albatross suggested that, in bad years, adults would maintain their survival at the expense of reproduction (Sæther and Bakke 2000, Nevoux et al. 2007). By contrast, this result illustrates that favourable conditions during the breeding season would provide additional resources to adults, which seemed able to produce a higher number of higher quality offspring characterized by a higher probability to survive. Short-term repercussion of the conditions faced by chicks during their early development had a considerable importance for the future fitness of individuals, and environmental variability maintained important inter-cohort heterogeneity.

Local probability to start breeding

Contrary to a main assumption linking early conditions faced by individuals and the return rate of these individuals into the reproductive stage of a population (Forchhammer et al. 2001, Thompson and Ollason 2001, Cam et al. 2003, Van De Pol et al. 2006), we were not able to detect an influence of initial conditions experienced by a given cohort on its probability to start to breed several years later, similarly to Reed et al. (2003) in the greater snow goose. Because of the very long period of immaturity, the importance of initial conditions may be gradually attenuated during the immature stage, leading to undetectable inter-cohort differences in the proportion of individuals alive that started to breed at the colony. In such long-lived species, homogenization of cohorts' performances may be a consequence of a long immature stage spent at sea, during which strong selection pressures may operate on offspring

over several years (Cam and Monnat 2000, Daunt et al. 2007). These initial inter-cohort differences may also be masked by the increasing importance of key factors controlling the decision to start breeding like age, body mass or mate availability.

Our models did not detect an influence of the breeding success on the decision to start breeding the following year, contrary to previous studies on the kittiwake (Danchin et al. 1998) and on the great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis,* Frederiksen and Bregnballe 2001). This result is however similar to the one of Oro and Pradel (2000) on the Audouin's gull (*Larus audouinii*). Being sensitive to congeners' breeding success before starting to breed would assume some heterogeneity in breeding success in different parts of the colony, or between different colonies, which was not tested in our study. Note that at Kerguelen the nearest black-browed albatross colony is located at 3 km, and the next one at 180 km, and that no emigration from our study colony has been detected yet despite some resighting efforts in the nearest colony. Therefore, the choice of a colony for breeding is very limited, in accordance with a very faithful behavior of individuals toward their birthplace (even at the level of the site inside the colony).

By contrast, the interannual variability in the probability to start breeding the following summer was positively related to winter conditions. A similar result has only been demonstrated recently in the common guillemot (Crespin et al. 2006) whose probability to start breeding appeared to be positively related to the North Atlantic Oscillation during winter. No mechanism behind this association was suggested (Crespin et al. 2006). Paradoxically, previous findings on this black-browed albatross population highlighted a negative impact of the winter SOI on the survival of first time breeders (Nevoux et al. 2007). Whether a positive value of the SOI, that is to say a cold sea surface temperature over the wintering ground, was assumed to be favorable for oceanographic productivity and albatross survival, it is surprising to find a negative impact of these conditions on the decision to start breeding. This paradox could be solved if the decision to start breeding would be negatively related to the survival of first time breeders. Such a process may be explained by the hypothesis of a compensatory recruitment, where a reservoir of non-breeders acts as a buffer against environmental stress, as previously highlighted in some colonial seabirds (Porter and Coulson 1987, Klomp and Furness 1992). In accordance with this hypothesis, we observed that during positive winter SOI phases, younger breeders weakened by a first breeding investment may suffer from high mortality rates, whereas immature individuals, experiencing no cost of reproduction should be more capable to face constraining conditions. Thus, at the beginning of the following breeding season, an increased number of unattended sites would

be available for immature birds attempting to breed for the first time, thereby enhancing the number of individuals able to start breeding. Our study colony has about 300 nests and 200 to 250 are used each year by breeding pairs, indicating that the strict number of free nests on the colony did not appear to limit recruitment. However, the low quality and / or attraction of these unattended nests may prevent first-time breeder installation. By buffering decreases in adult numbers, it is difficult to detect density dependence on compensatory recruitment. To detect such a link with density, we should consider the number of adult breeding pairs coming back to the colony at the beginning of the breeding season, *before* new recruits settled in. This information was not available for this population and our measure of the density still integrated individuals that had just recruited that year into the colony, possibly accounting for the absence of density dependence detected in this study.

An alternative hypothesis to solve this paradoxical situation where two distinct groups of the same population presented opposite responses to the SOI is that immature and adult birds do not winter in the same region or do not rely on the same resources. It is also likely that the younger birds spend more time at sea throughout the year, whereas immature start to commute between wintering grounds and breeding grounds in summer (Weimerskirch, *unpublished data*). However, at present we do not have data that would permit to test this hypothesis.

Another important hypothesis controlling the first breeding event states that seabirds only start to reproduce once they have reach a sufficient body condition to face increased costs of reproduction without decreasing their own chance of survival (Weimerskirch 1992). In this study, finding a direct relationship between environmental conditions during the last winter and the probability to start breeding would have been an element toward this mechanism. Being not able to detect such short-term relation reinforces the idea of a gradual selection as well as a gradual gain of body condition throughout the immature stage, parallel to a progressive increase of foraging skills (Greig et al. 1983).

Return rate

Most of the studies focusing on juvenile survival and / or decision to start breeding considered the return rate, as a result of recruitment. In the black-browed albatross population from Kerguelen, Weimerskirch and Jouventin (1997) observed that 13.7% of the banded chicks born between 1980 and 1990 returned to breed on the colony. With 10 additional years of data, we observed, for the same cohorts, a return rate equal to 0.174. This difference came from the highly delayed age at first breeding, with some birds born up to 1990 than only

recruited in recent years. By taking into account a probability to capture individuals lower than 1 to estimate immature survival probability and the probability to start breeding, we estimated that 0.336 of the chicks recruited to the colony (probability to survive up to age 5 and to start breeding at age 5 or not to breed at age 5 and to survive at age 6 and to start breeding at age 6….). This difference clearly illustrates that return rates provide poor estimates of immature survival or recruitment, and that they should not be used in population dynamic models or at least with extreme care. In this long–lived species, CMR estimates of immature survival probability and the probability to start breeding provided a substantial improvement for the estimation of the demographic parameters and the assessment of population dynamics.

Conclusion

Whereas initial environmental conditions seemed to have important short-term consequences on the population, long-term consequences of early life conditions appear to be less influential in this extremely long-lived species, at least at the population level. Indeed, the long-term importance of initial environment on demographic traits appeared to be more pronounced in passerine birds (Haywood and Perrins 1992, Verhulst et al. 1997, Lindström 1999, Green and Cockburn 2001), the situation being more contrasted in intermediate long-lived birds (population where recruitment occurs at the age of 2 for instance, where long-lasting repercussions were highlighted in a few cases only (Cam et al. 2003, Reed et al. 2003, Crespin et al. 2006, Van De Pol et al. 2006). This might suggest a gradual decrease of the response with the duration of the immature stage. Environmental conditions as well as parental condition should have a certain importance on the development of phenotypic quality in offspring. In long-lived species, the long-lasting immature stage should contribute to mitigate the relative importance of this initial background, through different mechanisms (for instance acquisition of foraging skills) susceptible to improve individuals' quality during this period of life. By contrast, the local environment appeared determinant for recruitment. Indeed, this study suggests a compensatory mechanism between adult survival and the probability for immature to start breeding.

Aknowledgements

We are particularly grateful to all the field workers involved in the monitoring program over the past 25 years, on the black-browed albatross at Cañon des Sourcils Noirs, Kerguelen Islands. The present work was supported financially and logistically by the Institut Polaire

Français Paul Emile Victor (program 109), by the Terres Australes et Antarctiques Françaises and by the ANR Biodiversité REMIGE. We thank D. Besson for the data management. This study was supported by the Région Poitou-Charentes (grant M. Nevoux).

Literature cited

Barbraud, C., A. R. Johnson, and G. Bertault. 2003. Phenotypic correlates of post-fledging dispersal in a population of greater flamingos: the importance of body condition. Journal of Animal Ecology 72: 246-257.

Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 1998. Model selection and inference: a practical information-theoric approach. Springer-Verlag, New-York, USA.

Cam, E., E. G. Cooch, and J-Y. Monnat. 2005. Earlier recruitment or earlier death? On the assumption of equal survival in recruitment studies. Ecological Monographs 75: 419-434.

Cam, E., J-Y. Monnat, and J. E. Hines. 2003. Long-term fitness consequences of early conditions in the kittiwake. Journal of Animal Ecology 72: 411-424.

Cam, E., and J-Y. Monnat. 2000. Apparent inferiority of first-time breeders in the kittiwake: the role of heterogeneity among age class. Journal of Animal Ecology 69: 380-394.

Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Sinauer, Sunderland, USA.

Chastel, O., H. Weimerskirch, and P. Jouventin. 1995. Influence of body condition on reproductive decision and reproductive success in the blue petrel. The Auk 112: 964-972.

Cherel, Y., K. A. Hobson, and H. Weimerskirch. 2000. Using stable-isotope analysis of feathers to distinguish moulting and breeding origins of seabirds. Oecologia 122: 155-162.

Choquet, R., A. M. Reboulet, R. Pradel, O. Gimenez, and J. D. Lebreton. 2003. User's manual for U-Care. Mimeographed document, CEFE/CNRS, Montpellier, France.

Choquet, R., A. M. Reboulet, R. Pradel, O. Gimenez, and J. D. Lebreton. 2004. User's manual for M-SURGE 1.4. Mimeographed document, CEFE/CNRS, Montpellier, France.

Crespin, L., M. P. Harris, J. D. Lebreton, M. Frederiksen, and S. Wanless. 2006. Recruitment to a seabird population depends on environmental factors and on population size. Journal of Animal Ecology 75: 228-238.

Croxall, J. P., and P. Rothery. 1991. Population regulation of seabirds: implications of their demography for conservation. Pages 272-296 *in* C. M. Perrins, J. D. Lebreton, and G. J. M. Hirons, editors. Bird population studies: relevance to conservation and management. Oxford University Press, Oxford.

Danchin, E., T. Boulinier, and M. Massot. 1998. Conspecific Reproductive Success and Breeding Habitat Selection: Implications for the Study of Coloniality. Ecology 79: 2415-2428.

Daunt, F., V. Afanasyev, A. Adam, J. P. Croxall, and S. Wanless. 2007. From cradle to early grave: juvenile mortality in European shags *Phalacrocorax aristotelis* results from inadequate development of foraging proficiency. Biology Letters FirstCite e-publishing.

Forchhammer, M. C., T. H. Clutton-Brock, J. Lindstrom, and S. D. Albon. 2001. Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. Journal of Animal Ecology 70: 721-729.

Frederiksen, M., and T. Bregnballe. 2001. Conspecific reproductive success affects age of recruitment in a great cormorant, *Phalacrocorax carbo sinensis*, colony. Proceedings of the Royal Society of London B 268: 1519-1526.

Gaillard, J-M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison, and C. Toigo. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. Annual Review of Ecology and Systematics 31: 367-393.

Gaillard, J-M., M. Festa-Bianchet, and N. G. Yoccoz.1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. Trends in Ecology & Evolution 13: 58-63.

Gaillard, J-M., and N. G. Yoccoz. 2003. Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? Ecology 84: 3294-3306.

Green, D. J., and A. Cockburn. 2001. Post-fledging care, philopatry and recruitment in brown thornbills. Journal of Animal Ecology 70: 505-514.

Greig, S.A., J. C. Coulson, and P. Monaghan. 1983. Age-related differences in foraging success in the Herring Gull (*Larus argentatus*). Animal Behaviour 31: 1237-1243.

Haywood, S., and C. M. Perrins. 1992. Is clutch size in birds affected by environmental conditions during growth? Proceedings of the Royal Society of London B 249: 195-197.

Kendall, W., and J. D. Nichols. 2002. Estimating stage-transition probabilities for unobservable states using capture-recapture/resighting data. Ecology 83: 3276-3284.

Klomp, N. I., and R. W. Furness. 1992. Non-breeders as a buffer against environmental stress: Declines in numbers of great skuas on Foula, Shetland, and prediction of future recruitment. Journal of Applied Ecology 29:341-348.

Kwok, R., and J. C. Comiso. 2002. Southern Ocean climate and sea ice anomalies associated with the Southern Oscillation. Journal of Climate 15:487-501.

Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. Ecological Monographs 62: 67-118.

Lebreton, J. D., and J. Clobert. 1991. Bird population dynamics, management, and conservation: the role of mathematical modelling. Pages 105-125 *in* C. M. Perrins, J. D. Lebreton, and G. J. M. Hirons, editors. Bird population studies: relevance to conservation and management. Oxford University Press, Oxford.

Lebreton, J. D., J. E. Hines, R. Pradel, and J. A. Spendelow. 2003. Estimation by capture-recapture of recruitment and dispersal over several sites. Oïkos 101: 253-264.

Lebreton, J. D., and R. Pradel. 2002. Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. Journal of Applied Statistics 29: 353-369.

Lindström, J. 1999. Early development and fitness in birds and mammals. Trends in Ecology & Evolution 14: 343-348.

Marchant, S., and P. J. Higgins. 1990. Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic birds - ratites to ducks. Oxford University Press, Oxford.

Naef-Daenzer, B., F. Widmer, and M. Nuber. 2001. Differential post-fledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date. Journal of Animal Ecology 70: 730-738.

Nevoux, M., H. Weimerskirch, and C. Barbraud. 2007. Environmental variation and experience-related differences in the demography of the long-lived black-browed albatross. Journal of Animal Ecology 76: 159-167.

Olsson, O. 1997. Effects of food availability on fledging condition and post-fledging survival in king penguin chicks. Polar biology 18: 161-165.

Oro, D., and R. Pradel. 2000. Determinants of local recruitment in a growing colony of Audouin's gull. Journal of Animal Ecology 69: 119-132.

Pinaud, D., and H. Weimerskirch. 2002. Ultimate and proximate factors affecting the breeding performance of a marine top-predator. Oïkos 99: 141-150.

Porter, J. M., and J. C. Coulson. 1987. Long-term changes in recruitment to the breeding group, and the quality of recruits at a kittiwake *Rissa tridactyla* colony. *Journal of Animal Ecology* 56: 675-690.

Pradel, R. 1993. Flexibility in survival analyses from recapture data: handling trap-dependence. Pages 29-37 *in* J.-D. Lebreton, and P. M. North editors. Marked individuals in the study of bird population. Birkhauser, Verlag Basel, Switzerland.

Pradel, R., A. Viallefont, R. G. Nager, and F. Cézilly. 1997. Local recruitment in the Greater Flamingo: a new approach using capture-mark-recapture data. Ecology 78:1431-1445.

Reed, E. T., G. Gauthier, R. Pradel, and J. D. Lebreton. 2003. Age and environmental conditions affect recruitment in Greater Snow Geese. Ecology 84: 219-230.

Reynolds, R. W., and T. M. Smith. 1994. Improved global sea surface temperature analyses. Journal of Climate 7: 929-948.

Sæther, B-E. 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. Trends in Ecology & Evolution 12: 143-149.

Sæther, B.-E., and Ø. Bakke. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. Ecology 81:642-653.

Schreiber, E. A., P. F. Doherty, and A. Schierer. 2004. Dispersal and survival rates of adult and juvenile Red–tailed tropicbirds (*Phaethon rubricauda*) exposed to potential contaminants. Animal Biodiversity and Conservation 27: 1-11.

Skalski, J. R., A Hoffmann, and S. G. Smith. 1993. Testing the significance of individual- and cohort-level covariates in animal survival studies. Pages 9-28 *in* J. D. Lebreton, and P. M. North, editors. Marked individuals in the study of bird population. Birkhäuser Verlag, Basle, Switzerland.

Stenseth, N. C., G. Ottersen, J. W. Hurrell, A. Mysterud, M. Lima, K-S. Chan, N. G. Yoccoz, and B. Ådlandsvik. 2003. Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. Proceedings of the Royal Society of London B 270: 2087-2096.

Thompson, P. M., and J. C. Ollason. 2001. Lagged effects of ocean climate change on fulmar population dynamics. Nature 413: 417-420.

Van De Pol, M., L. W. Bruinzeel, D. Heg, H. Van Der Jeugd, and S. Verhulst. 2006. A silver spoon for a golden future: long-term effects of natal origin on fitness prospects of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). Journal of Animal Ecology 75: 616-626.

Verhulst, S., C. M. Perrins, and R. Riddington. 1997. Natal Dispersal of Great Tits in a Patchy Environment. Ecology 78: 864-872.

Warham, J. 1990. The petrels. Their ecology and breeding systems, Academic Press, London, UK.

Weimerskirch, H., J.A. Barthle, P. Jouventin, and J. C. Stahl. 1988. Foraging ranges and partitioning of feeding zones in three species of southern albatrosses. The Condor 90: 214-219.

Weimerskirch, H., J. Clobert, and P. Jouventin. 1987. Survival in five southern albatrosses and its relationship with their life history. Journal of Animal Ecology 56: 1043-1055.

Weimerskirch, H., and P. Jouventin. 1997. Changes in population sizes and demographic parameters of six albatross species breeding on the French sub-Antarctic islands. Pages 84-91 *in* G. J. Robertson, and R. Gales, editors. Albatross biology and conservation. Surry Beatty & Sons, Chipping Norton, UK.

Weimerskirch, H., P. Jouventin, J. L. Mougin, J. C. Stahl, and M. Van Beveren. 1985. Banding recoveries and the dispersal of seabirds breeding in French Austral and Antarctic territories. Emu 85: 22-33.

Weimerskirch, H., T. Mougey, and X. Hindermeyer. 1997. Foraging and provisioning strategies of black-browed albatrosses in relation to the requirements of the chick: natural variation and experimental study. Behavioral Ecology 8: 635-643.

Weimerskirch, H. 1992. Reproductive effort in long-lived birds: age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the wandering albatross. Oïkos 64: 464-473.

Tables

Table 1. Decomposition of the goodness of fit test on the single-state Cormack-Jolly-Seber model for known and unknown-age individuals (respectively group 1 and group 2).

		3.SR	3.SM	2.CT	2.CL	Sum of tests
	χ^2	44.75	9.04	23.9	8.25	85.94
Group 1	*df*	16	15	14	11	56
	P	< 0.001	0.875	0.047	0.691	0.006
	χ^2	17.33	29.91	210.59	67.24	325.07
Group 2	*df*	22	28	22	31	103
	P	0.745	0.368	< 0.001	< 0.001	< 0.001

Table 2. Modeling capture probability, survival probability and probability to start breeding (transition from *imm* to *ad*) and the effects of covariates on these parameters ($\hat{c}$ = 1.463).

Id	Capture	Immature survival	Adult survival	Transition (imm to ad)	np	Dev	ΔQAIC	P_{Anodev}
Time-dependent models								
	initial model							
③	$g_1*a_{5+}*t$, g_2*m*t	t	t	$a_{5+}*t$	120	10956.9	55.4	
	modeling capture probability							
1	$g_1*a_{5+}*t$, g_2*m+t	t	t	$a_{5+}*t$	100	11017.0	56.5	
2	g_1*a_{5+}, g_2*m*t	t	t	$a_{5+}*t$	80	11071.6	52.7	
3	$(g_1*a_{5+}=g_2*m_2)*t$, g_2*m_1*t	t	t	$a_{5+}*t$	99	11000.5	43.2	
	modeling survival probability							
4	$(g_1*a_{5+}=g_2*m_2)*t$, g_2*m_1*t	c	t	$a_{5+}*t$	92	11046.6	62.7	
5	$(g_1*a_{5+}=g_2*m_2)*t$, g_2*m_1*t	t	c	$a_{5+}*t$	78	11047.6	33.4	
	modeling recruitment probability							
6	$(g_1*a_{5+}=g_2*m_2)*t$, g_2*m_1*t	t	c	$a_{5+}*coh$	69	11158.6	91.2	
7	$(g_1*a_{5+}=g_2*m_2)*t$, g_2*m_1*t	t	c	a_{5-25}	78	11021.3	15.4	
8	$(g_1*a_{5+}=g_2*m_2)*t$, g_2*m_1*t	t	c	a_{5-13}, $a_{14}=1$	67	11044.6	9.3	
9	$(g_1*a_{5+}=g_2*m_2)*t$, g_2*m_1*t	t	c	$a_{5-13}*T$, $a_{14}=1$	60	11081.8	20.7	
10	$(g_1*a_{5+}=g_2*m_2)*t$, g_2*m_1*t	t	c	$a_{5-13}*T^2$, $a_{14}=1$	61	11081.8	9.3	
11	$(g_1*a_{5+}=g_2*m_2)*t$, g_2*m_1*t	t	c	$(a_{5-13}*T^2)+t$, $a_{14}=1$	78	11030.5	21.7	
Models with covariates								
	modeling immature survival							
12	$(g_1*a_{5+}=g_2*m_2)*t$, g_2*m_1*t	SOI	c	$(a_{5-13}*T^2)$, $a_{14}=1$	53	11111.6	27.1	0.119
13	$(g_1*a_{5+}=g_2*m_2)*t$, g_2*m_1*t	SSTA	c	$(a_{5-13}*T^2)$, $a_{14}=1$	54	11099.8	15.1	0.118
14	$(g_1*a_{5+}=g_2*m_2)*t$, g_2*m_1*t	BS	c	$(a_{5-13}*T^2)$, $a_{14}=1$	53	11094.0	21.0	0.013
	modeling recruitment (initial conditions)							
15	$(g_1*a_{5+}=g_2*m_2)*t$, g_2*m_1*t	t	c	$a_{5+}*coh*SOI$, $a_{14}=1$	60	11163.6	76.7	1.000
16	$(g_1*a_{5+}=g_2*m_2)*t$, g_2*m_1*t	t	c	$a_{5+}*coh*SSTA$, $a_{14}=1$	60	11163.4	76.5	0.555
17	$(g_1*a_{5+}=g_2*m_2)*t$, g_2*m_1*t	t	c	$a_{5+}*coh*BS$, $a_{14}=1$	62	11162.8	80.1	0.286
	modeling recruitment (present conditions)							
18	$(g_1*a_{5+}=g_2*m_2)*t$, g_2*m_1*t	t	c	$(a_{5-13}*T^2)+SOI$, $a_{14}=1$	62	11045.6	0.0	<0.001
19	$(g_1*a_{5+}=g_2*m_2)*t$, g_2*m_1*t	t	c	$(a_{5-13}*T^2)+SSTA$, $a_{14}=1$	62	11061.2	10.7	0.461
20	$(g_1*a_{5+}=g_2*m_2)*t$, g_2*m_1*t	t	c	$(a_{5-13}*T^2)+BS$, $a_{14}=1$	62	11061.1	10.6	0.437
21	$(g_1*a_{5+}=g_2*m_2)*t$, g_2*m_1*t	t	c	$(a_{5-13}*T^2)+N$, $a_{14}=1$	64	11060.2	14.0	0.564

np: number of parameters estimated, Dev: deviance, P_{Anodev}: p-value of the Anodev test on covariates. Notation for effects: t: time, c: constant, coh: cohort, a_{5+}: individuals older than 5 pooled together (one age class), a_{5-13}: age effect between 5 and 13 (9 age classes), T and T^2: linear and quadratic trend, "*" and "+" respectively interaction and additive effect. Notation for covariates: SOI: winter Southern Oscillation Index, SSTA: summer Sea Surface Temperature Anomaly, BS: breeding success of the colony, N: number of breeding pairs on the colony.

Figure legends

Figure 1. Observed age at first breeding of black-browed albatrosses at Kerguelen Islands: frequency (grey bars) and cumulative frequency (solid line) of age at first breeding.

Figure 2. Estimates of survival probability and probability to start breeding in the black-browed albatross at Kerguelen Islands from the selected time dependent model. a) Adult survival probability (open circles ± 95% CI; Table 2, model 10), and immature survival probability for cohorts 1 to 11 (full circles ± 95% CI; model 10). b) Age dependent probability to start breeding. Estimates for the age dependent model (full circles ± 95% CI; model 7) and the selected model with a quadratic effect on age (solid line ± 95% CI: dotted lines; model 10).

Figure 3. Relationships between immature survival probability and the probability to start breeding in the black-browed albatross at Kerguelen Islands and external covariates. a) Immature survival from the time dependent model (full circles ± 95% CI; Table 2, model 10) and immature survival modeled as a function of the breeding success the year of birth (solid line ± 95% CI: dotted lines; model 14, $P_{\text{Anodev}} = 0.013$, $R^2 = 0.52$). b) Probability to start breeding at 9 years old from the time dependent model (full circles ± 95% CI; model 11) and probability to start breeding at 9 years modeled as a function of the Southern Oscillation Index (solid line ± 95% CI: dotted lines; model 18, $P_{\text{Anodev}} < 0.001$, $R^2 = 0.56$).

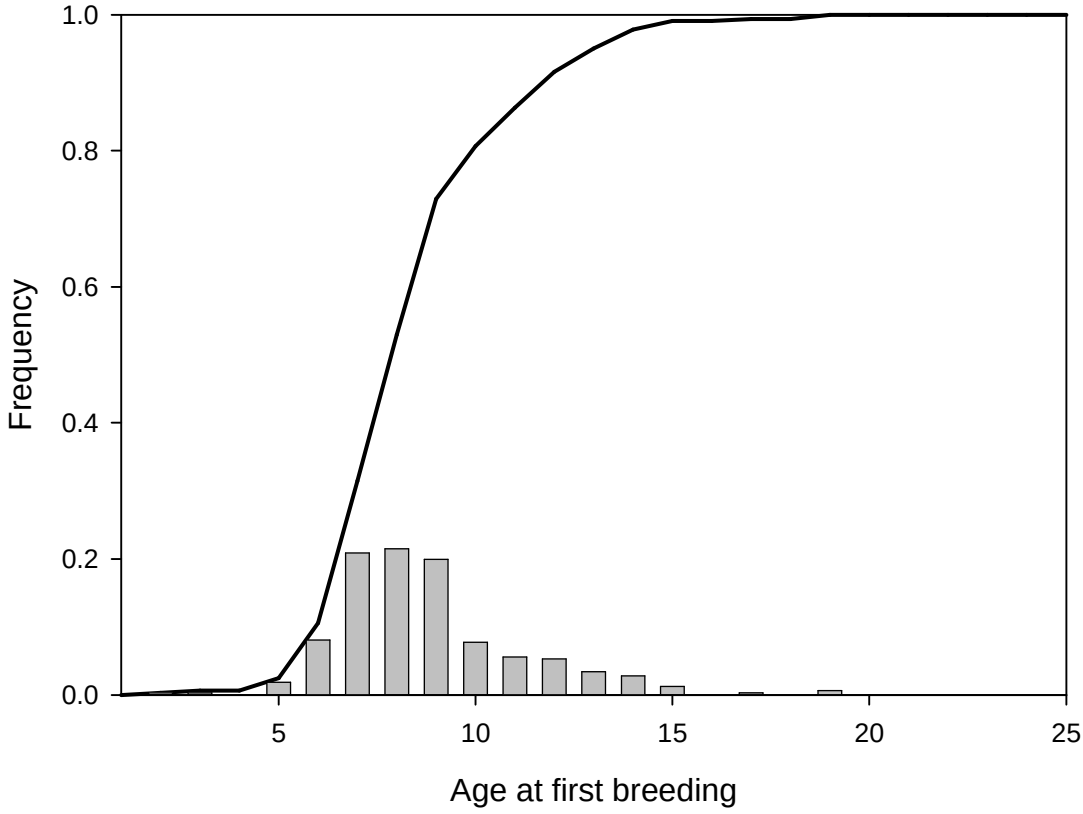


Figure 1.

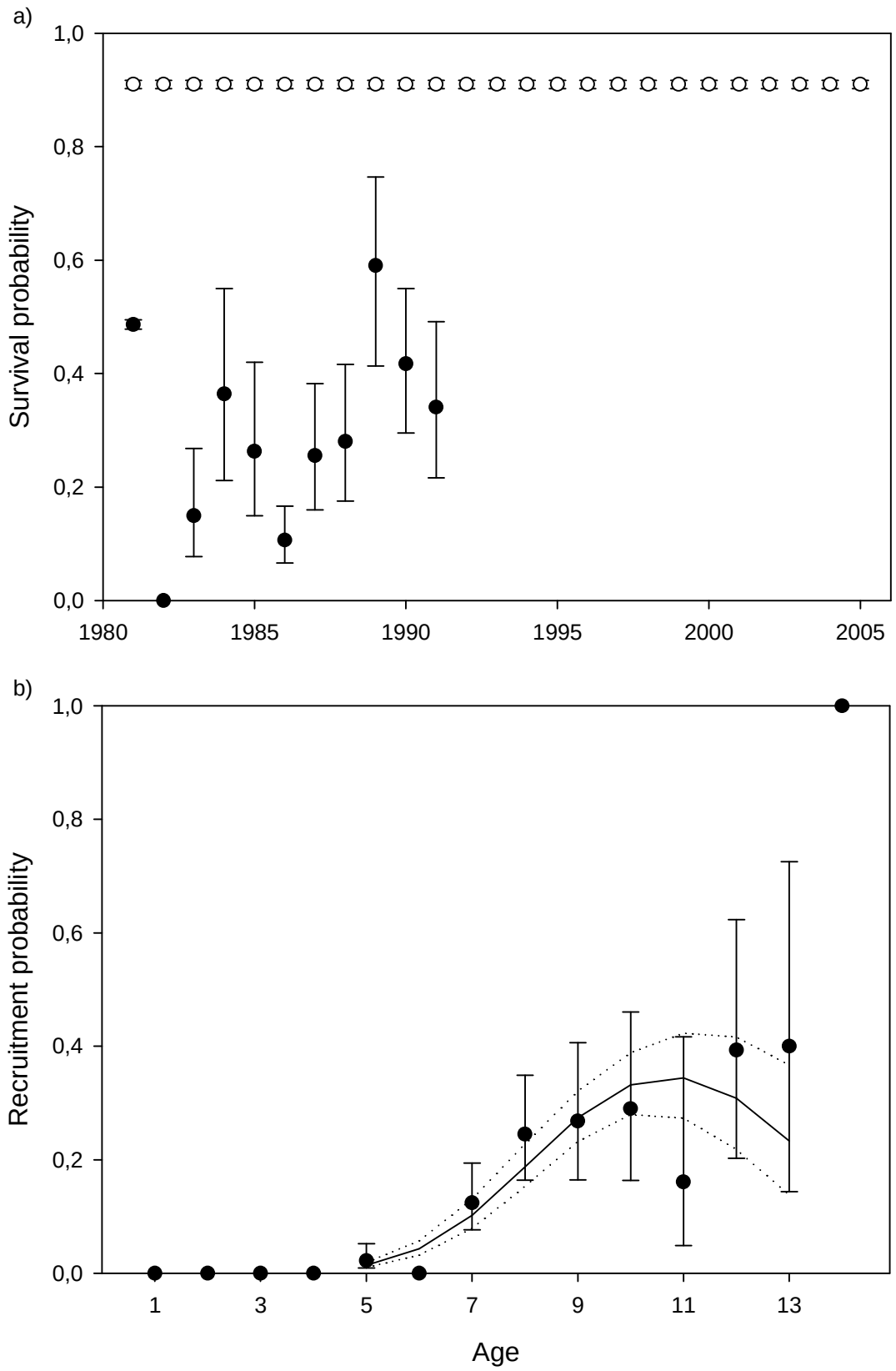

a)
1,0
0,8
0,6
0,4
0,2
0,0
Survival probability
1980
1985
1990
1995
2000
2005
b)
1,0
0,8
0,6
0,4
0,2
0,0
Recruitment probability
1
3
5
7
9
11
13
Age

Figure 2.

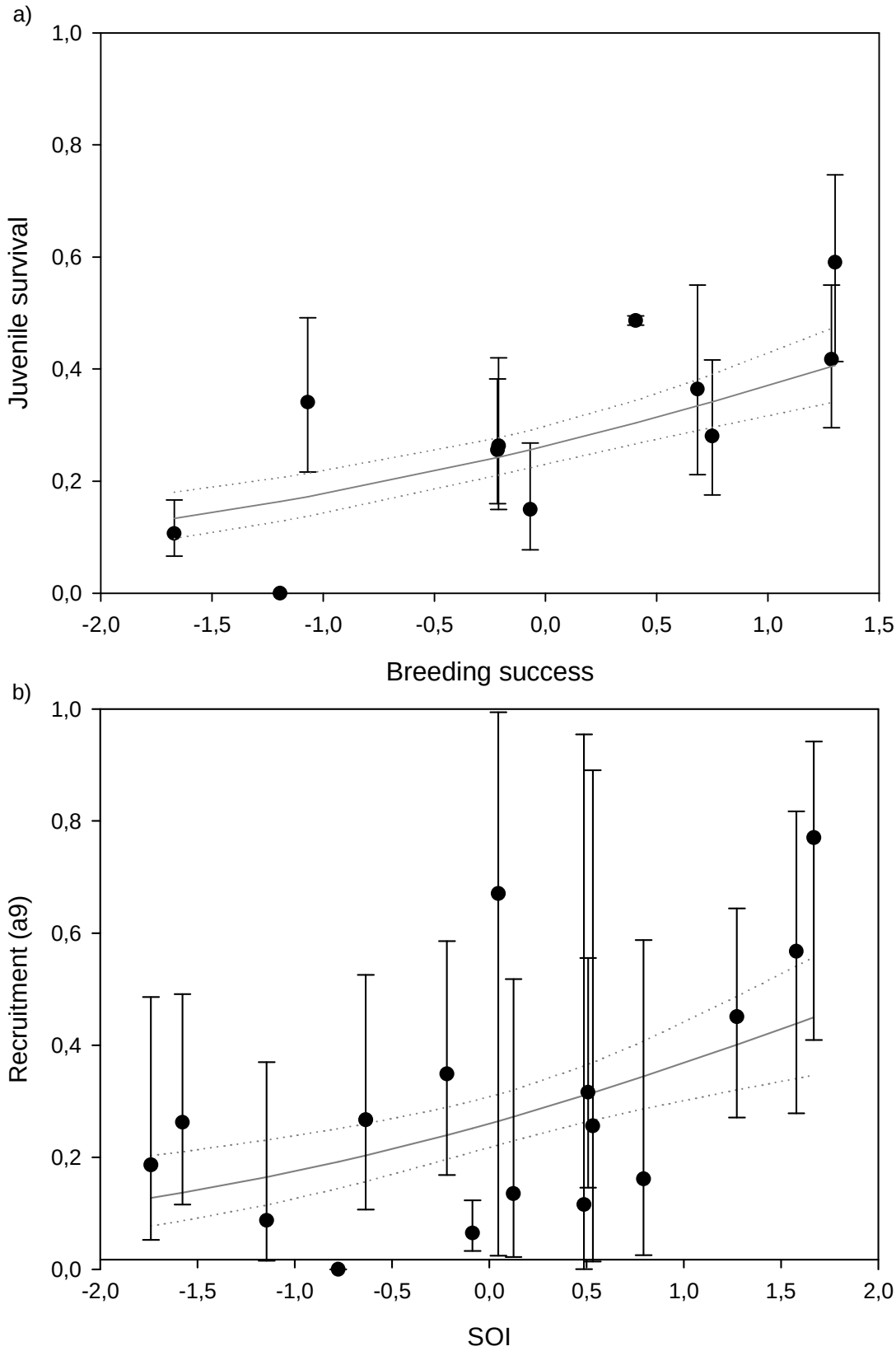

a)
Juvenile survival
1,0
0,8
0,6
0,4
0,2
0,0
-2,0
-1,5
-1,0
-0,5
0,0
0,5
1,0
1,5
Breeding success
b)
Recruitment (a9)
1,0
0,8
0,6
0,4
0,2
0,0
-2,0
-1,5
-1,0
-0,5
0,0
0,5
1,0
1,5
2,0
SOI

Figure 3.

Annexe 5. Influence de la variabilité environnementale sur l'évolution des paramètres démographiques, comparaison de deux populations d'Albatros à sourcils noirs.

Nevoux M., Forcada J., Barbraud C., Croxall J., & Weimerskirch H. (en preparation) Demographic response to environmental variability, an intra-specific comparison. *Proceedings of the Royal Society of London B.*

Title

Demographic response to environmental variability, an intra-specific comparison

Authors

Marie Nevoux[1]*, Jaume Forcada[2], Christophe Barbraud[1], John Croxall[2,3], Henri Weimerskirch[1]

Affiliations

[1] Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UPR 1934, 79360 Villiers en Bois, France

[2] British Antarctic Survey, Natural Environment Research Council, High Cross, Madingley Road, Cambridge CB3 0ET, United Kingdom

[3] current address BirdLife International, Wellbrook Court, Girton Road, Cambridge CB3 0NA, United Kingdom

* corresponding author, email: stagbarb@cebc.cnrs.fr

Running head

Life history traits under variable environment

Abstract

A major question in ecology is to predict the impact of increased variability on populations and ecosystems. Environmental variability is expected to lead to the evolution of longer lifespan, resulting from a bet-hedging strategy. However, such a change in life history would be considered as adaptive only if it reduced the impact of a highly variable environment on population dynamics. We compared life histories and ability to face climatic fluctuations of two black-browed albatross (*Thalassarche melanophris*) populations subject to contrasting environmental variability. As predicted, the population from the more variable environment showed a lower reproductive output but higher adult survival. In addition, correlations between adult survival and standardized climatic indices indicated that the strength of the response to environment was comparable between the two populations, supporting the hypothesis of an evolutionary change in life history traits in response to environmental variability.

Key-words

Black-browed albatross, environmental variability, life history traits, evolutionary strategy

Introduction

In the context of global climate change, it has been shown that climatic conditions affect the dynamics of many populations (Hughes 2000; Stenseth *et al.* 2002; Walther *et al.* 2002; Root *et al.* 2003; Parmesan 2006). In large vertebrates, rather than a direct impact of temperature or precipitation, effects of climate changes were mainly attributed to changes in the abundance, quality or predictability of food resources (Harrington *et al.* 1999; Durant *et al.* 2007). Scenarios already predict an increase of environmental variability as a result of more frequent extreme climatic events (IPCC 2007). A major question in ecology is to predict the impact of such increased variability on populations and ecosystems (Drake 2005; Boyce *et al.* 2006). More variability would correspond to a higher probability of encountering poor resource conditions and a lower probability of successful reproduction or survival. Semelparity would be very risky in a variable world and selection processes would favor iteroparous strategies (Murphy 1968). Reducing annual fecundity but living longer to invest in more reproductive events, a strategy known as bet-hedging (Stearns 1976; Gillespie 1977), would be selected to avoid potential null fitness due to poor environmental conditions. Thus, environmental variability is expected to lead to the evolution of longer lifespan (Murphy 1968; Roff 2002). However, this theoretical assumption has rarely been tested using empirical data and its effects appear very difficult to detect in wild populations (Roff 2002). Evolution in life history has been observed in guppies (*Poecialia retucilata*) in response to predation pressure or resource availability, leading to greater age and size at maturity when predation is on immatures or when predation increases in general as well as when food resources decreased (Reznick 1990; Reznick *et al.* 1990; Reznick *et al.* 2001). So, would it be possible for a long-lived species to live even longer under more variable conditions? In long-lived species, adult survival is assumed to be the trait most strongly related to fitness and optimization of population growth rate requires maintaining survival against external variability (Stearns & Kawecki 1994; Pfister 1998; Gaillard & Yoccoz 2003; Grether 2005). In that context, evolution towards longer lifespans might only be possible if it reduced the impact of a highly variable environment on survival, supporting adaptive mechanisms linking life history evolution and environmental variability.

The goal of this study was to test whether populations living in environments with contrasted variability show differences in their life histories and in their ability to face climatic constraints. Theory predicts an increase in longevity with increasing stochasticity. However,

to consider it as a consequence of a selective process driven by a strategy like bet-hedging, the demographic response toward environmental fluctuations should be comparable between populations whatever the intensity of the fluctuations they have to deal with.

We considered two black-browed albatross (*Thalassarche melanophris*) populations breeding respectively at South Georgia (Southern Atlantic Ocean) and Kerguelen (Southern Indian Ocean). From an environmental point of view, South Georgia is characterized by highly variable oceanographic conditions partly due to large-scale processes, in particular the El Niño – La Niña oscillation (Trathan & Murphy 2003). The marine ecosystem around South Georgia is extensively dependent upon Antarctic krill *Euphausia superba* , whose abundance of shows strong interannual heterogeneity (Croxall 2006; Quetin *et al.* 2007). The fluctuations of this major resource have important repercussions on the community of top predators, mainly caused by repeated seasons with low prey availability (Reid & Croxall 2001). At Kerguelen, black-browed albatrosses do not rely on krill, but on fish, and breeding success is high and less variable (0.627 CV = 0.163, (Weimerskirch & Jouventin 1997; Pinaud & Weimerskirch 2002)) than at South Georgia (0.29 CV = 0.76, Prince *et al.* 1994).

Analysing the long-term datasets from South Georgia and Kerguelen with a single capture-mark-recapture model, we compared demographic traits and response of the two black-browed albatross populations to climatic variability. The addition of standardized climatic indices in the model permitted characterization of some of the observed variance in survival and comparison of the impact of environment on both populations. In this approach, linking life history traits and environment reduces problems arising from the fact that changes in life histories may often result from processes non-related to environmental variations (Cooch & Ricklefs 1994). We predicted that if differences in life history traits result from an evolutionary response to variable environments: i) adult survival should be higher at South Georgia than at Kerguelen, as the population from South Georgia inhabits a more variable environment; and ii) the demographic impact of climatic fluctuations should not differ between the two populations.

Material and methods

Study species, area and data

The black-browed albatross is a large procellariform seabird inhabiting the Southern Ocean. During the austral summer, it breeds in dense colonies on some Sub-Antarctic Islands, producing a single egg per year (Marchant & Higgins 1990). In this long-lived species,

recruitment into the breeding part of the population is highly delayed, with a mean age at first reproduction at about 10 years of age (Weimerskirch *et al.* 1987; Prince *et al.* 1994).

In this study, we compared two populations breeding respectively at Bird Island, South Georgia and at Cañon des Sourcils Noirs, Kerguelen archipelago (see Figure 1). In the Kerguelen population, birds consistently foraged over the north-east and south-east parts of the Kerguelen shelf (Weimerskirch *et al.* 1997; Pinaud & Weimerskirch 2002), feeding mainly on fish and squid (Cherel *et al.* 2000). During winter, band recoveries (Weimerskirch *et al.* 1985) and stable-isotope analyses (Cherel *et al.* 2000) revealed that this population migrated to waters off southern Australia. By contrast, the population from Bird Island was highly dependent on krill (*Euphausia superba*) (Prince 1980; Veit & Prince 1997; Xavier *et al.* 2003). Tracking during the breeding season revealed foraging zones that fluctuated from one year to the other in relation to krill availability (Veit & Prince 1997). During the non-breeding season, most (80%) individuals migrated to the Benguela Current, off the west coast of South Africa (Phillips *et al.* 2005).

Data collection

Data analyzed in this study came from the long-term monitoring of the two black-browed albatross colonies at Bird Island and Kerguelen. Similar field protocols resulted in highly comparable datasets. Each summer, all chicks as well as all new adults found in the study colonies were banded with a unique numbered stainless steel rings and all breeding pairs were retrapped on nests during the breeding season and their breeding success recorded, (Prince *et al.* 1994; Weimerskirch & Jouventin 1997).

Estimation of the demographic parameters

In this study, analyses were conducted on the capture histories of the breeding population, that is to say that the first capture occasion was represented by the first event where a bird was recorded as breeder on the colony, for the seasons 1979-80 to 2004-05 (thereafter named 1980 to 2005). It represented 2615 individuals on 25 time intervals (1461 from Bird Island and 1154 from Kerguelen) among which 752 known age individuals (banded as chicks).

The estimation of adult survival and transitions probabilities between different breeding states was done with a multi-state CMR model integrating the two populations at the same time, to allow inter-population comparisons. The two populations were coded as two groups. In each group, known age birds (banded as chicks) were disentangled from unknown age individuals (banded as adults). In known age breeders, we considered the first capture occasion to be the

first breeding attempt of the individual, which permitted to model an effect of the breeding experience (first-time breeders vs experienced breeders) on demographic traits, previously highlighted in the Kerguelen population (Nevoux *et al.* 2007). Thus, experience was modeled through coding survival of the first age-class, that is to say the probability to survive from the first occasion to the following season, corresponded in our data to the probability to survive from the first breeding attempt to the following season. Using the unknown aged individuals of the dataset (on which first capture occasion was deleted to be sure to only consider birds that bred for at least the second time) permitted to produce more powerful estimates for the experienced part of the population (>1 reproductive event).

Individuals were defined as a function of their breeding status at each occasion, coded with three states in the model (Lebreton & Pradel 2002): adults who had still bred at least once but that do not reproduce on the present occasion (non-breeders NB), breeders that failed to produce fledgling (FB), and breeders that reproduced successfully (SB). By coupling theses states with an experience effect we obtained a life cycle with five stages as described in Figure 2. Note that there is no possible experience effect on non-breeders as this state considers only experienced breeders by definition.

We obtained the general Arnason-Schwarz (AS) model [p (st*g*t) Φ (st*g*t) Ψ ((st->st)*g*t)] where the probability to capture individuals (p) and to survive (Φ) were modeled as a function of the breeding state (st, respectively NB, FB and SB), group (g, respectively known and unknown aged individuals from South Georgia and from Kerguelen) and time (t)) and where the probability that an individual in state st at time *t*, and that survives to time *t*+1, is in state st at time *t*+1 (Ψ (st->st)) varied with group and time (Lebreton & Pradel 2002). The fit of the general AS model was assessed with the goodness of fit (GOF) test for multi-states models (Pradel *et al.* 2003) using the U-Care software (Choquet *et al.* 2003). As we wanted to test for the effect of experience, which imply using two age classes in the model, we would be able to directly correct for potential trap-dependence effect in the model (the split of the data do no conserve a biologically coherent first-age class (Choquet *et al.* 2003)). Thus, we used a variance inflation factor (Lebreton et al. 1992).

We used the M-Surge software (Choquet *et al.* 2004) to estimate capture, survival and transition probabilities between the different breeding states. First, analyses were conducted to define a relevant time dependent model to compare the demographic characteristics of the two populations. Then, we focused on the impact of environmental conditions (integrated as external covariates in models) on survival probability for each population.

The most appropriate model to describe the data was selected using Akaïke's Information Criterion corrected for lack of fit (QAIC; (Burnham & Anderson 1998)). The lower the QAIC, the better the fit of the model, with two models assumed to be not different from each other when the difference in their QAIC (ΔQAIC) is lower than 2. Hypotheses about climatic covariates were tested using analysis of deviance (Anodev, Skalski *et al.* 1993).

Climatic covariates

Some covariates were included in models to assess the part of the interannual variability on survival explained by climatic indices, as a proxy of the impact of environmental variability on populations. We used standardized indices to be able to compare the intensity of the signal between indices and between populations. Climatic indices were selected in accordance to the annual distribution of both populations. The global Southern Oscillation Index (SOI), characteristic of the El Niño / La Niña phenomenon (National Oceanic & Atmospheric Administration), has been demonstrated to interact with adult survival in the Kerguelen population (Nevoux *et al.* 2007) and was also suspected to influence the South Georgian ecosystem with one-year lag (Forcada *et al.* 2005). Sea Surface Temperature (SST) was used to characterize the oceanographic environment of main foraging grounds at a smaller spatial scale (Reynolds 2002, Integrated Global Ocean Services System). In accordance with the summer distribution of breeding black browed albatrosses from South Georgia, two areas were selected, respectively off South Georgia (SSTsg) and around South Orkneys (SSTso) (Phillips *et al.* 2004). For the winter period, we selected the region of the Benguela upwelling along the coast of Namibia (SSTbeng) where South Georgian birds migrate (Phillips *et al.* 2005). For the Kerguelen population, we chose a sector over the Kerguelen shelf (SSTker), which was a main foraging ground during summer (Weimerskirch *et al.* 1997; Pinaud & Weimerskirch 2002), as well as a larger region south of Australia representing the winter distribution of the population (SSTaus) (Weimerskirch *et al.* 1985). Each variable was averaged and standardized over three periods per season in relation to the annual life cycle of albatrosses: October to January for the incubation, February to May for the chick rearing and fledging periods and June to September for the non-breeding period.

Results

Goodness of fit test

The GOF test indicated that the general AS model fit poorly the data ($\chi^2 = 2449.95$, df = 1280, $P < 0.001$), an effect mainly attributed to the population of Bird Island (South Georgia: $\chi^2 =$

1842.71, df = 652, $P < 0.001$; Kerguelen: $\chi^2 = 607.24$, df = 628, $P = 0.967$). Transience was non significant (test 3G) but we observed in all groups a strong trap-dependent effect (test M) as well as non-random transitions between states (test WBWA), the FB state appeared to be over-represented in the dataset from South Georgia whereas the SB seemed to be dominant at Kerguelen. We obtained a variance inflation factor equal to 1.914 (Lebreton *et al.* 1992).

Time dependent model

Model selection began with the most general AS model (Table 1, model 1). No differences were found between the known age and unknown age group on capture, survival and transitions probabilities in South Georgia (models 2, 7 and 16) as well as in Kerguelen (models 5, 13 and 18). Note that, non-breeders are experienced birds by definition (Figure 1) and the combination "first-time breeder" * "non-breeder" was fixed to zero in models. The best time-dependent model (model 19) can be written as follow: $[p\ (FB = SB, NB*t)\ \Phi\ (FB = SB*exp, NB*t)\ \Psi\ ((FB, SB, NB \rightarrow FB, SB, NB)*t)]_{South\ Georgia} + [p\ ((FB, SB, NB)+t)\ \Phi\ ((FB,SB)*exp, NB)\ \Psi\ ((FB, SB \rightarrow FB, SB, NB)*t, (NB \rightarrow FB, SB))]_{Kerguelen}$, that is to say: in South Georgia capture differed between breeders (constant) and non-breeders (time dependent), survival differed between inexperienced- (constant), experienced- (constant) and non-breeders (time dependent) and transitions between the breeding stages varied over time whatever the experience of birds; in Kerguelen, capture varied in an additive way over time between the breeding states, survival of breeders depended on success and experience and differed from survival of non-breeders, transitions from breeding states to any other states was time dependent whereas transition from the non-breeder state was constant.

Using a single model permitted to test whether the apparent survival probabilities were similar between the black-browed albatross populations from South Georgia and Kerguelen. Model selection highlighted that survival probabilities differed for all stages of the life cycle between the two populations (Table 2). Survival was higher in South Georgia for a given experience and a given state (Table 3). However, a common pattern emerged: first-time breeders had a lower survival probability than experienced ones. Interestingly, non-breeders had the lowest adult survival probability in South Georgia, coupled with an important probability to stay non-breeder (Ψ (NB->NB), Table 3), which represented the most probable transition. By contrast, survival of non-breeders appeared intermediate between inexperienced- and experienced breeders in Kerguelen, and the probability to become or to stay a non-breeder was low. At Kerguelen, the main transitions highlighted that successful

breeders had a high probability to become successful again the following season and non- or failed breeders had also a good chance to become successful breeders.

Models with covariates

Population of South Georgia

Results highlighted that survival of first-time breeders was negatively affected by SST over the Benguela region during the non-breeding season (Table 4, slope = -0.866, SE = 0.308, 95% CI [-1.470; -0.261]), explaining up to 32% of the interannual variability on this trait. We also detected a strong negative effect of SST around South Orkneys on the survival of non-breeders during summer (slope = -1.593, SE = 0.171, 95% CI [-1.928; -1.258]), and to a lesser extend during the non-breeding season (slope = -0.597, SE = 0.101, 95% CI [-0.794; -0.399]), explaining respectively 25% and 23% of the variability. No statistically significant relationship was obtained between the survival of experienced birds and the selected climatic covariates.

Population of Kerguelen

In the black-browed albatross population from Kerguelen, individuals that failed to produce fledglings in their first reproductive occasion appeared to be negatively affected by SST occurring south of Australia during the incubation period (Table 5, slope = -0.572, SE = 0.235, 95% CI [-1.033; -0.110]). It accounted for 36% of the variability on the survival probability of this group of individuals. In successful first-time breeders, SOI during rearing period was able to describe 25% of the interannual fluctuations on survival (slope = -0.372, SE = 0.208, 95% CI [-0.779; 0.035]). By contrast, climatic indices did not seem to influence the survival probability of experienced breeders.

Comparisons

The intensity of the effect of climate on survival, described through the absolute value of the slope of the relationships between survival and the standardized covariates tended to be lower in successful first-time breeders than in first-time breeders that failed in the population from Kerguelen and also tended to be higher in South Georgia. However, 95% confidence intervals overlapped, making no differences between them. The effect of summer SSTso on non-breeders from South Georgia appeared to be higher than all of the effects observed in the Kerguelen population.

Discussion

Comparison of life history traits

This study highlighted important differences in the life history traits of these two black-browed albatross populations breeding respectively at South Georgia and at Kerguelen. The South Georgia population was characterized by a very low breeding success and frequency (Prince *et al.* 1994) underlined in this study by the high probability for a breeder to fail or to become a non-breeder. By contrast, the adult survival probability was very high. Interestingly, even if we were able to detect an effect of the breeding experience on survival probability, the effect appeared less important at South Georgia than at Kerguelen where first-time breeders stand as poor performers, as previously illustrated in (Nevoux *et al.* 2007). The Kerguelen population could be distinguished by a higher probability to become a successful breeder. This distinction was also perceptible on survival estimates of experienced breeders as successful breeders, supposed to be of higher quality, had a higher probability to survive up to the next season than either failed and non-breeders.

In general, these two populations presented life-history traits characteristic of a long-lived strategy, with a reduced and variable fecundity and with a high and constant adult survival (Stearns 1992). However, individuals from the population of South Georgia appeared even longer-lived than the Kerguelen ones. As predicted, differences in life histories could be related to contrasted variability of environmental conditions, the population submitted to a higher environmental variability showing a longer-lived strategy (Murphy 1968; Roff 2002).

Relation between life history traits and response to climate

Adult survival is considered to be the trait the most strongly related to the fitness in long-lived species (Sæther & Bakke 2000). The canalization of life history theory predicts that this trait should be highly preserved (canalized) against environmental variability in order to maximize population growth rate (Stearns & Kawecki 1994; Gaillard & Yoccoz 2003). So, any change in life history traits could reasonably be attributed to an evolutionary process driven by environmental variability only if it permitted to decrease the relative impact of environment on adult survival and by extend on population dynamics. Adding some climatic covariates in models permitted to quantify one part of the demographic response of populations to environmental variability.

We observed that the climatic conditions faced by birds affected the survival of breeders in both populations. The negative relationship between survival and sea surface temperature over the Benguela region reveals that cold temperatures over the non-breeding ground,

characteristic of an intense activity of the Benguela upwelling enhancing the primary production, presented favorable oceanographic conditions for South Georgian albatrosses on non-breeding grounds. In the same way, cold temperatures during breeding in foraging grounds at South Orkneys as well as on non-breeding grounds in South Australia appeared also favorable for the survival of individuals from both populations.

We observed that climatic conditions in South Australia during the breeding season were related to the survival of first-time breeders, which were supposed to be strictly distributed around Kerguelen during that period. From a biological point of view, such a relationship might be explained by a few month lag between climatic index and its impact on albatrosses during the non-breeding season due to the time needed for the integration of a given oceanographic situation throughout the trophic web up to top predators (Stenseth *et al.* 2004). The delay appeared even longer in failed breeders than in successful breeders from the Kerguelen population but this difference may be related to an earlier arrival of failed breeders on non-breeding grounds as most of the breeding failure seemed to occur during the incubation period in Procellariiforms (Warham 1990; Chaurand & Weimerskirch 1994).

However in both populations climatic conditions impacted the first-time breeders, and the survival of experienced breeders appeared extremely constant over time. This pattern was consistent with the canalization of life history as the contribution of first-time breeders, poorer performers in a state lasting one year only, was supposed to be much lower than the contribution of experienced adults to the population growth rate. These inexperienced breeders were thus more susceptible to be affected by external forcing. One of the main interests of this study was to be able to compare the strength of the environmental forcing acting on both populations. Indeed, climatic indices explained a comparable amount of variability on the survival of inexperienced breeders at South Georgia and at Kerguelen (r^2 around 30%), suggesting a similar intensity in the impact of climate on first-time breeders (value of the slope of the relationship between a standardized index and survival), whatever the intensity of environmental variability. We observed that under a highly variable environment, the population from South Georgia was able to maintain a constant adult survival and a limited impact of climatic perturbations on first-time breeders by comparison to the Kerguelen population, suggesting that these two populations had evolved in a way to reduce the constraints of their environment through contrasted balance of the trade-off between reproduction and survival. The main difference between the two populations was the strong impact of climatic conditions on the survival of South Georgian non-breeders. A large part of these non-breeders (individuals that had bred at least once, who were skipping the

present breeding occasion) would not reproduce again the following year and might skip several breeding seasons (Ψ(NR->NR) = 0.681, SE = 0.008), so their contribution to the population growth rate should be extremely low as they do not take part to the reproduction. However, this non-breeder state should have persisted in this population as such skipping tactics may allow individuals to use optimally changing environment by waiting for more favorable conditions to start breeding.

In this study, the intra-specific comparison of the link between climate and survival in two seabird populations subjected to contrasted resource variability permitted to support the hypothesis of an evolutionary change in life history traits to respond to environmental variability, largely supported by theoretical studies (Murphy 1968; Cooch & Ricklefs 1994; Roff 2002).

Acknowledgments

We are grateful to all the field workers involved in the long-term monitoring studies at Bird Island (South Georgia) and Kerguelen, respectively supported by the British Antarctic Survey and the Terres Australes et Antarctiques Françaises, the Institut Polaire Français.

Literature cited

Boyce M.S., Haridas C.V., Lee C.T. & the NCEAS Stochastic Demography Working Group (2006) Demography in an increasingly variable world. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 141-148.

Burnham K.P. & Anderson D.R. (1998) *Model selection and inference: a practical information-theoric approach*. Springer-Verlag, New-York.

Chaurand T. & Weimerskirch H. (1994) Incubation routine, body mass regulation and egg neglect in the Blue Petrel *Halobaena caerulea*. *Ibis* 136, 285-290.

Cherel Y., Hobson K.A. & Weimerskirch H. (2000) Using stable-isotope analysis of feathers to distinguish moulting and breeding origins of seabirds. *Oecologia* 122, 155-162.

Choquet R., Reboulet A.M., Pradel R., Gimenez O. & Lebreton J.D. (2003) User's manual for U-Care. Mimeographed document, CEFE/CNRS, Montpellier.

Choquet R., Reboulet A.M., Pradel R., Gimenez O. & Lebreton J.D. (2003) User's manual for M-SURGE 1.4. Mimeographed document. 2004. Montpellier, CEFE/CNRS.

Cooch E.G. & Ricklefs R.E. (1994) Do variable environments significantly influence optimal reproductive effort in birds? *Oïkos* 69, 447-459.

Croxall J.P. (2006) Monitoring predator-prey interactions using multiple predator species: the South Georgia experience. *In* Boyd, I.L., Wanless, S. & Camphuysen, C.J., *eds*. *Top predators in marine ecosystems: their role in monitoring and management*, pp 157-176. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Drake J.M. (2005) Population effects of increased climate variation. *Proceedings of the Royal Society of London B* 272, 1823-1827.

Durant J.M., Hjermann D.Ø., Ottersen G. & Stenseth N.C. (2007) Climate and the match or mismatch between predator requirements and ressource availability. *Climate Research* 33, 271-283.

Forcada J., Trathan P.N., Reid K. & Murphy E.J. (2005) The effects of global climate variability in pup production of Antarctic fur seals. *Ecology* 86, 2408-2417.

Gaillard J.-M. & Yoccoz N.G. (2003) Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology* 84, 3294-3306.

Gillespie J.H. (1977) Natural selection for variances in offspring numbers: a new evolutionary principle. *American naturalist* 111, 1010-1014.

Grether G.F. (2005) Environmental change, phenotypic plasticity, and genetic compensation. *The American Naturalist* 166, E115-E123.

Harrington R., Woiwod I. & Sparks T. (1999) Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 146-150.

Hughes L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution* 15, 56-61.

IPCC (2007) Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Lebreton J.D., Burnham K.P., Clobert J. & Anderson D.R. (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62, 67-118.

Lebreton J.D. & Pradel R. (2002) Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics* 29, 353-369.

Marchant S. & Higgins P.J. (1990) Procellariiformes, Diomedeidae. In: *Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic birds - ratites to ducks*, pp. 263-354. Oxford University Press, Oxford, UK.

Murphy G.I. (1968) Pattern in life history and the environment. *American naturalist* 102, 391-403.

Nevoux M., Weimerskirch H. & Barbraud C. (2007) Environmental variation and experience-related differences in the demography of the long-lived black-browed albatross. *Journal of Animal Ecology* 76, 159-167.

Parmesan C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37, 637-669.

Pfister C. (1998) Patterns of variance in stage-structured populations: Evolutionary predictions and ecological implications. *Proceeding of the National Academy of Sciences of USA* 95, 213-218.

Phillips R.A., Silk J.R.D., Croxall J.P., Afanasyev V. & Bennett V.J. (2005) Summer distribution and migration of nonbreeding albatrosses: individual consistencies and implications for conservation. *Ecology* 86, 2386-2396.

Phillips R.A., Silk J.R.D., Croxall J.P., Afanasyev V. & Briggs D.R. (2004) Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 266, 265-272.

Pinaud D. & Weimerskirch H. (2002) Ultimate and proximate factors affecting the breeding performance of a marine top-predator. *Oïkos* 99, 141-150.

Pradel R., Winterbert C.M.A. & Gimenez O. (2003) A proposal for a goodness-of-fit test to the Arnason-Schwarz multisite capture-recapture model. *Biometrics* 59, 43-53.

Prince P.A. (1980) The food and feeding ecology of grey-headed albatross *Diomedea chrysostoma* and black-browed albatross *D. melanophris*. *Ibis* 122, 476-487.

Prince P.A., Rothery P., Croxall J.P. & Wood A.G. (1994) Population dynamics of the black-browed and grey-headed albatrosses *Diomedea melanophris* and *D. chrysostoma* at Bird Island, South Georgia. *Ibis* 136, 50-71.

Quetin L.B., Ross R.M., Fritsen C.H. & Vernet M. (2007) Ecological responses of Antarctic krill to environmental variability: can we predict the future? *Antarctic Science* 19, 253-266.

Reid K. & Croxall J.P. (2001) Environmental response of upper trophic-level predators reveals a system change in an Antarctic marine ecosystem. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268, 377-384.

Reznick D.A. (1990) Plasticity in age and size at maturity in male guppies (Poecilia reticulata): An experimental evaluation of alternative models of development. *Journal of Evolutionary Biology* 3, 185-203.

Reznick D.A., Bryga H. & Endler J.A. (1990) Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature* 346, 357-359.

Reznick D.A., Butler M.J. & Rodd H. (2001) Life-History Evolution in Guppies. VII. The Comparative Ecology of High- and Low-Predation Environments. *American naturalist* 157, 126-140.

Roff D.A. (2002) *Life history evolution*. Sinauer Associates Inc, Sunderland, Massachusetts, USA.

Root T.L., Price J.T., Hall K.R., Schneider S.H., Rosensweig C. & Pounds J.A. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421, 57-60.

Sæther B.-E. & Bakke Ø. (2000) Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81, 642-653.

Skalski J.R., Hoffmann A. & Smith S.G. (1993) Testing the significance of individual- and cohort-level covariates in animal survival studies. In: *Marked individuals in the study of bird population* (eds Lebreton J.D. & North P.M.), pp. 9-28. Birkhäuser Verlag, Basle, Switzerland.

Stearns S.C. (1976) Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quartely Review of Biology* 51, 3-47.

Stearns S.C. (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.

Stearns S.C. & Kawecki T.J. (1994) Fitness sensitivity and canalization of life-history traits. *Evolution* 48, 1438-1450.

Stenseth N.C., Mysterud A., Ottersen G., Hurrell J.W., Chan K.S. & Lima M. (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297, 1292-1296.

Stenseth N.C., Ottersen G., Hurrel J.W. & Belgrano A. (2004) *Marine ecosystems and climate variation*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Trathan P.N. & Murphy E.J. (2003) Sea surface temperature anomalies near South Georgia: Relationships with the Pacific El Niño regions. *Journal of Geophysical Research* 108, SOV 2.1-SOV 2.10.

Veit R.R. & Prince P.A. (1997) Individual and population level dispersal of black-browed albatrosses *Diomedea melanophris* and grey-headed albatrosses *D. chrysostoma* in response to antarctic krill. *Ardea* 85, 129-134.

Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.-M., Hoegh-Guldberg O. & Bairlein F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389-395.

Warham J. (1990) *The petrels. Their ecology and breeding systems*. Academic Press, London.

Weimerskirch H., Clobert J. & Jouventin P. (1987) Survival in five southern albatrosses and its relationship with their life history. *Journal of Animal Ecology* 56, 1043-1055.

Weimerskirch H. & Jouventin P. (1997) Changes in population sizes and demographic parameters of six albatross species breeding on the French sub-Antarctic islands. In: *Albatross biology and conservation* (eds Robertson G.J. & Gales R.), pp. 84-91. Surry Beatty & Sons, Chipping Norton.

Weimerskirch H., Jouventin P., Mougin J.L., Stahl J.C. & Van Beveren M. (1985) Banding recoveries and the dispersal of seabirds breeding in French Austral and Antarctic territories. *Emu* 85, 22-33.

Weimerskirch H., Mougey T. & Hindermeyer X. (1997) Foraging and provisioning strategies of black-browed albatrosses in relation to the requirements of the chick: natural variation and experimental study. *Behavioral Ecology* 8, 635-643.

Xavier J.C., Croxall J.P. & Reid K. (2003) Interannual variation in the diets of two albatross species breeding at South Georgia: implications for breeding performance. *Ibis* 145, 593-610.

Tables

Table 1. Modeling capture, survival and transition probabilities in two black-browed albatross populations from South Georgia and Kerguelen between 1980 and 2005. Parameters were modeled as a function of the group (known age vs unknown age individuals), the breeding state (NB: non-breeder, FB: failed breeder, SB: successful breeder), the breeding experience (first-time breeder vs experienced breeder) and the time. A reduced selection of models is presented below.

ID	Description of the constraints on models	np	deviance	QAIC	ΔQAIC
1	general AS model	897	45843,9	25745,9	1120,5
Capture probability in South Georgia					
2	known age group = unknown age group	857	45777,2	25631,0	1005,7
3	(FB, SB) * constant	807	45118,1	25186,7	561,3
4	FB = SB	803	45132,1	25186,0	560,6
Capture probability in Kerguelen					
5	known age group = unknown age group	755	45173,4	25111,6	486,2
6	time additive on states	724	45249,7	25089,4	464,1
Survival probability in South Georgia					
7	known age group = unknown age group	692	45289,1	25046,0	420,7
8	(NB, FB, SB) * constant	633	45515,1	25046,1	420,7
9	(FB, SB) * experience	634	45503,1	25041,8	416,5
10	FB = SB in first-time breeders	631	45504,6	25036,6	411,2
11	FB = SB in experienced breeders	630	45505.6	25035.1	409.8
12	NB * time	641	45449,2	25027,7	402,3
Survival probability in Kerguelen					
13	known age group = unknown age group	613	45414,6	24953,6	328,2
14	(NB, FB, SB) * constant	556	45498,9	24883,6	258,3
15	(FB, SB) * experience	560	45472,5	24877,8	252,5
Transitions probability in South Georgia					
16	known age group = unknown age group	474	45660,9	24804,3	178,9
Transitions probability in Kerguelen					
17	known age group = unknown age group	395	45791,9	24714,7	89,3
18	NB = constant	316	45923,3	24625,4	0,0

Table 2. Testing for differences in survival probabilities between the two black-browed albatross populations from South Georgia and Kerguelen between 1980 and 2005. Models with survival constrained to be equal between the two populations were compared to the best time-dependent model (Table 1, model 18 = Table 2, model 18) where survival probabilities were all different.

ID	Description of the models	np	deviance	QAIC	ΔQAIC
18	**Different survival probabilities**	**316**	**45923,3**	**24625,4**	**0,0**
19	Equal survival of first-time breeders in failure	316	45943,1	24635,7	10,3
20	Equal survival of first-time breeders in success	315	45956,8	24640,9	15,5
21	Equal survival of (experienced) non-breeders	293	46098,1	24670,7	45,3
22	Equal survival of experienced breeders in failure	294	46106,9	24677,3	51,9
23	Equal survival of experienced breeders in success	294	46129,1	24688,9	63,5

Table 3. Estimation of survival and transitions probabilities as a function of the breeding state and the experience for the black-browed albatross populations from South Georgia and Kerguelen between 1980 and 2005 (mean annual estimate ± SE). Exp 0: first-time breeders and Exp 1: experienced breeders (> 1 breeding event).

	South Georgia	Kerguelen
Adult survival probability		
Φ (FB_{exp0})	0.925 (0.016)	0.781 (0.034)
Φ (SB_{exp0})	0.925 (0.016)	0.758 (0.033)
Φ (NB_{exp1})	0.898 (0.005)	0.838 (0.020)
Φ (FB_{exp1})	0.959 (0.003)	0.894 (0.009)
Φ (SB_{exp1})	0.959 (0.003)	0.925 (0.004)
Transition probability		
Ψ (NB->NB)	0.681 (0.008)	0.083 (0.015)
Ψ (NB->FB)	0.221 (0.007)	0.235 (0.023)
Ψ (NB->SB)	0.098 (0.005)	0.682 (0.025)
Ψ (FB->NB)	0.243 (0.006)	0.045 (0.005)
Ψ (FB->FB)	0.546 (0.007)	0.282 (0.011)
Ψ (FB->SB)	0.211 (0.006)	0.673 (0.012)
Ψ (SB->NB)	0.127 (0.007)	0.049 (0.003)
Ψ (SB->FB)	0.600 (0.010)	0.210 (0.006)
Ψ (SB->SB)	0.272 (0.009)	0.741 (0.006)

Table 4. Modeling the effect of climatic indices on the survival probability of the black-browed albatross population from South Georgia between 1980 and 2005.

Period	Incubation		Rearing		Non-breeding	
	Anodev	*P*	Anodev	*P*	Anodev	*P*
Covariates on the survival probability of first-time breeders						
SOI-1	-	-	1,356	0,257	2,260	0,147
SOI	0,151	0,702	0,000	1,000	0,603	0,446
SSTbeng	0,000	1,000	0,822	0,375	6,301	**0,021**
SSTsg	2,863	0,107	1,233	0,280	0,548	0,468
SSTso	2,055	0,167	1,370	0,256	2,466	0,132
Covariates on the survival probability of experienced non-breeders						
SOI-1	-	-	0,644	0,431	0,011	0,916
SOI	0,158	0,695	0,271	0,608	1,830	0,190
SSTbeng	0,954	0,341	0,918	0,349	1,612	0,219
SSTsg	3,739	0,068	1,227	0,281	0,416	0,526
SSTso	2,948	0,102	4,995	**0,037**	4,664	**0,043**
Covariates on the survival probability of experienced breeders						
SOI-1			0,000	1,000	0,101	0,753
SOI	0,000	1,000	0,101	0,753	0,355	0,557
SSTbeng	2,326	0,144	0,230	0,636	0,046	0,832
SSTsg	2,940	0,103	0,415	0,527	0,046	0,832
SSTso	0,044	0,836	0,691	0,416	1,935	0,179

Table 5. Modeling the effect of climatic indices on the survival probability of the black-browed albatross population from Kerguelen Islands between 1980 and 2005.

Period	Incubation		Rearing		Non-breeding	
	Anodev	*P*	Anodev	*P*	Anodev	*P*
Covariates on the survival probability of first-time breeders in failure						
SOI	1,391	0,251	2,023	0,169	2,402	0,135
SSTaus	6,770	**0,018**	0,575	0,457	3,908	0,062
SSTker	0,546	0,469	0,115	0,738	0,115	0,738
Covariates on the survival probability of first-time breeders in success						
SOI	3,745	0,066	5,461	**0,029**	1,404	0,249
SSTaus	0,270	0,610	0,142	0,710	1,135	0,299
SSTker	0,270	0,610	0,142	0,710	0,000	1,000
Covariates on the survival probability of experienced non-breeders						
SOI	1,712	0,204	0,710	0,409	0,125	0,727
SSTaus	2,393	0,138	0,687	0,417	0,420	0,524
SSTker	0,145	0,708	0,229	0,637	0,229	0,637
Covariates on the survival probability of experienced breeders in failure						
SOI	0,119	0,734	0,000	1,000	0,178	0,677
SSTaus	2,561	0,126	0,647	0,431	0,162	0,692
SSTker	1,418	0,248	0,000	1,000	1,671	0,211
Covariates on the survival probability of experienced breeders in success						
SOI	1,337	0,260	0,390	0,539	0,668	0,422
SSTaus	0,048	0,829	0,000	1,000	0,506	0,485
SSTker	0,914	0,351	0,000	1,000	0,000	1,000

Figure legend

Figure 1. The Southern Ocean, situation of the main foraging grounds of the black-browed albatross populations from South Georgia and Kerguelen during the breeding season (circle) and the non-breeding season (hatched area) respectively.

Figure 2. Representation of the adult life-cycle of the black-browed albatross used to build models. Reproductive states: NB = non-breeder, FB = failed breeder, SB = successful breeder; experience classes: Exp 0 = first-time breeder, Exp 1 = experienced breeder (>1 reproductive event); demographic parameters: Φ^{NB} = survival probability of non-breeders, $\Psi^{NB,SB}$ = probability that an individual that survived between *t* and *t+1* transit from the non-breeder to the successful breeder state.

Figure 1.

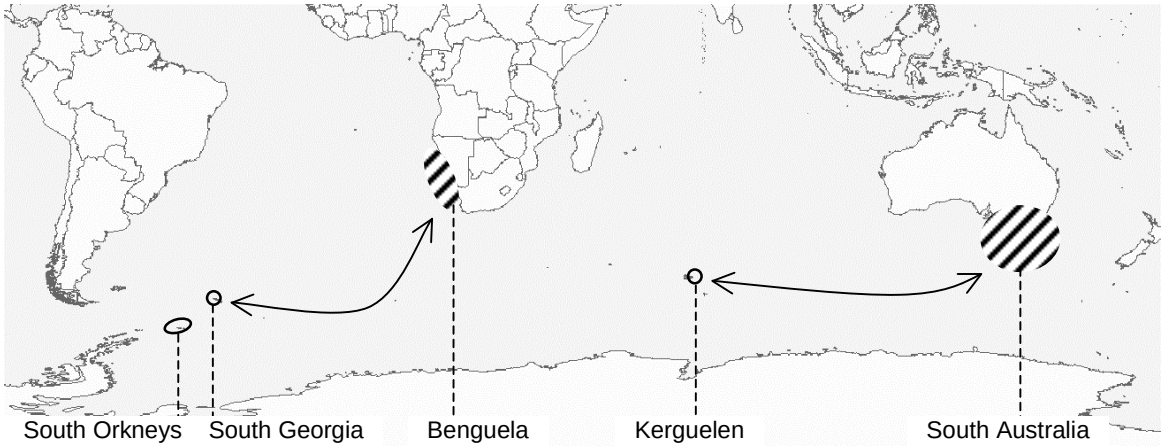
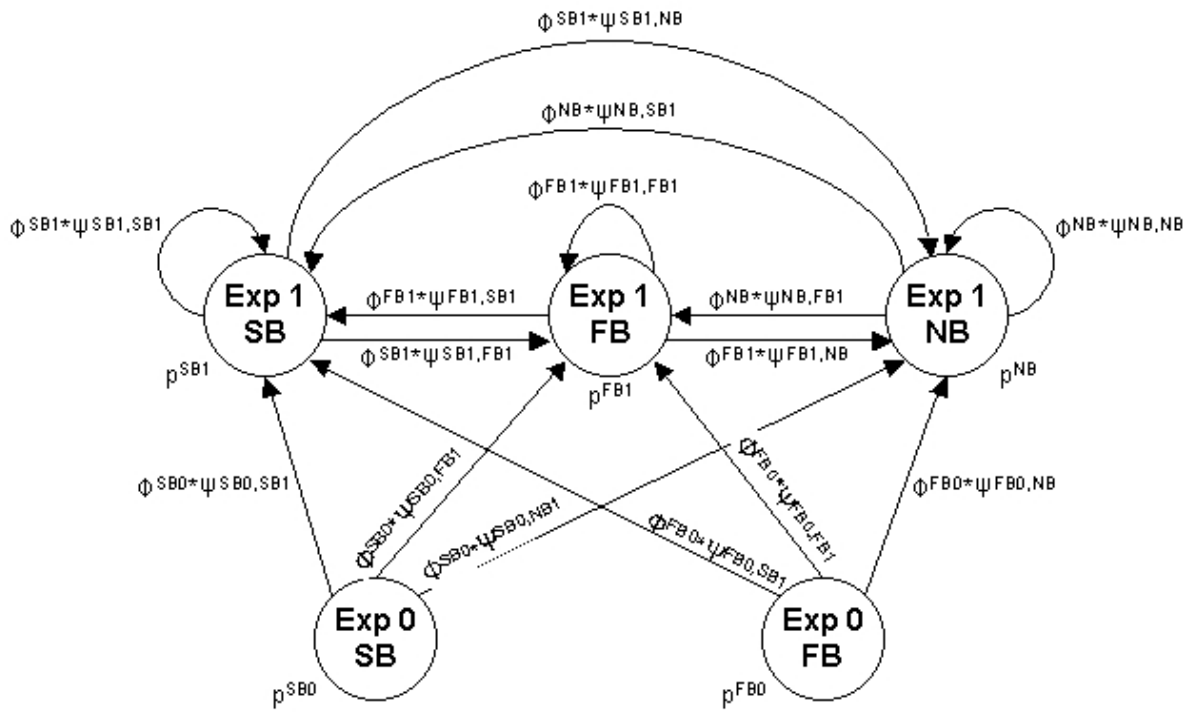

South Orkneys
South Georgia
Benguela
Kerguelen
South Australia

Figure 2.


ϕSB1*ψSB1,NB
ϕNB*ψNB,SB1
ϕFB1*ψFB1,FB1
ϕSB1*ψSB1,SB1
ϕNB*ψNB,NB
Exp 1 SB
Exp 1 FB
Exp 1 NB
ϕFB1*ψFB1,SB1
ϕNB*ψNB,FB1
ϕSB1*ψSB1,FB1
ϕFB1*ψFB1,NB
pSB1
pFB1
pNB
ϕSB0*ψSB0,SB1
ϕSB0*ψSB0,FB1
ϕSB0*ψSB0,NB1
ϕFB0*ψFB0,SB1
ϕFB0*ψFB0,FB1
ϕFB0*ψFB0,NB
Exp 0 SB
Exp 0 FB
pSB0
pFB0

Abstract

The main goal of this PhD was to study the impact of environmental variability on the demography of long-lived species. We focused on the influence of spatio-temporal variability as well as on the importance of individual quality in the response of populations to environmental changes. This study was based on the demographic analysis of two long-lived and migrant species: one population of white stork (*Ciconia ciconia*) and two black-browed albatross populations (*Thalassarche melanophris*), using climatic indices as indicators of the environmental variability faced by individuals. The parallel analysis of these populations revealed some general patterns linking the demographic response to climate to the life history strategy. Indeed, we obtained negative relationships between the impact of climate on a trait and its contribution to the population growth rate, illustrated in these long-lived species by a pronounced canalization of adult survival. However, whether this relation might presuppose a unique response of all individuals to any given climatic parameters, a detailed analysis highlighted a more complex situation supporting contrasted responses. Seasonal conditions, related to the spatio-temporal variability of the environmental conditions faced by these migrant populations, had distinct impacts on populations' demography. In addition, individuals in a population are not clones. By considering some individual heterogeneity (age, breeding experience), we demonstrated the necessity to consider inter-individual differences in the demographic response of populations to environmental variability, in order to better understand their dynamics. Finally, under the actual context of global changes, climatic forecasts might not support short-term decline of the studied populations. However, the relevance of such a prediction is presently limited by the difficulty to model the response of populations to a new range of climatic conditions.

Résumé de la thèse

L'objectif de cette thèse est d'étudier l'impact de la variabilité environnementale sur des populations longévives, et d'estimer le rôle de la variabilité spatio-temporelle ainsi que de l'hétérogénéité individuelle dans la réponse de ces populations aux variations de leur environnement. Cette étude s'articule autour de l'analyse démographique de trois populations longévives et migratrices : une population de Cigognes blanches (*Ciconia ciconia*) et deux populations d'Albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophris*). Les fluctuations des conditions climatiques sont utilisées comme des indices de la variabilité environnementale subie par les populations. L'analyse commune de ces populations vivant dans des environnements différents a permis de dégager des patrons généraux capables d'expliquer l'impact de la variabilité environnementale sur ces populations longévives. La réponse des populations aux fluctuations des indices climatiques semble fortement reliée à la stratégie démographique de ces populations. Cela se traduit par une relation négative entre l'impact du climat et la contribution des différents paramètres démographiques au taux de croissance des populations, à travers notamment une canalisation marquée de la survie adulte. Cependant, si cette relation peut faire croire à une réponse simple et unique de tous les individus à un indice climatique donné, une analyse plus fine met en évidence un système plus complexe de réponses diversement contrastées. En effet, les conditions saisonnières liées à la variabilité spatio-temporelle de l'environnement auxquelles sont soumises ces populations migratrices ont des effets distincts sur la démographie de ces populations. Par ailleurs, les individus ne sont pas tous identiques au sein d'une population. Cette étude souligne l'importance de prendre en compte l'hétérogénéité entre les individus (liée à l'âge et à l'expérience de reproduction) dans la réponse des populations aux fluctuations des conditions climatiques, pour en comprendre la dynamique. Enfin, les prédictions de changements climatiques n'annoncent pas de déclin à court terme des populations étudiées. Cependant, l'intérêt de ce type de prédictions est actuellement limité par la difficulté de projeter la réponse d'une population dans des gammes de conditions nouvelles.