HAL
open science

IMPACT DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES ET DISTRIBUTION SPATIALE DES OISEAUX MARINS DE L'OCÉAN AUSTRAL

Clara Péron

To cite this version:

Clara Péron. IMPACT DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES ET DISTRIBUTION SPATIALE DES OISEAUX MARINS DE L'OCÉAN AUSTRAL. Sciences de l'environnement. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2011. Français. NNT : . tel-00660322

HAL Id: tel-00660322

https://theses.hal.science/tel-00660322v1

Submitted on 27 Apr 2012

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.

THÈSE DE DOCTORAT DE
L'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE

Spécialité : Écologie marine
École doctorale : Diversité du Vivant

Présentée par

Melle Clara PÉRON

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR de l'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE

IMPACT DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES ET DISTRIBUTION SPATIALE DES OISEAUX MARINS DE L'OCÉAN AUSTRAL

---

soutenue le 1er février 2011

devant le jury composé de :

M. Vincent RIDOUX	Professeur, Université de La Rochelle	Rapporteur
M. Yan ROPERT-COUDERT	Chargé de recherche, CNRS	Rapporteur
M. Frédéric JIGUET	Maître de Conférence , MNHN	Examinateur
M. François SARRAZIN	Professeur, Université Pierre et Marie Curie	Examinateur
M. Henri WEIMERSKIRCH	Directeur de recherche, CNRS	Directeur de thèse

"C'est une triste chose de songer que la nature parle et que le genre humain n'écoute pas." Victor Hugo (1802-1885)

« Les espèces qui survivent ne sont pas les espèces les plus fortes, ni les plus intelligentes, mais celles qui s'adaptent le mieux aux changements. »
Charles Darwin (1809-1882) L'Origine des espèces.

REMERCIEMENTS

Je remercie **Vincent Bretagnolle** de m'avoir accueilli au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé pour réaliser ce travail de thèse.

Je remercie **l'école doctorale Diversité du Vivant** pour le financement de cette thèse et du voyage m'ayant permis d'assister à une conférence internationale en Afrique du Sud. Je remercie **Hervé Le Guyader** et très chaleureusement **Marie Donatien** pour sa gentillesse et sa disponibilité tout au long de la thèse.

Je remercie bien évidemment le « terrifiant» **Henri Weimerskirch** pour la confiance dont il m'a témoigné en m'accordant de travailler sur des données à long terme d'une valeur inestimable. J'espère avoir été à la hauteur. Je te remercie pour ta disponibilité et les échanges scientifiques que nous avons eu. J'ai appris énormément de choses. Je dois aussi te remercier pour ta patience, car je n'ai pas toujours respecté les timings… Merci pour les 2 mois de rab' m'ayant permis de rédiger ce manuscrit dans de bonnes conditions et merci pour ton implication dans ce sujet et les relectures du manuscrit. Pour finir, Merci de m'avoir mis le pied à l'étrier et donné confiance lorsque je doutais.

Je voudrais ensuite remercier **Karine** pour les nombreux échanges que nous avons eu à tout points de vue. Merci pour les échanges de données, de scripts, et de combines RRRRRrrrrrr. Merci pour tes conseils avisés et tes intuitions… qui m'ont aidé à progresser et mûrir dans ma réflexion.

Je remercie **Charly** pour son soutien et son initiation au modèle « manchot », en fin de thèse… Je te remercie de m'avoir aiguillé lors de ce dernier projet. Je suis consciente de la valeur des données que tu m'as mise entre les mains et je t'en suis reconnaissante. Un grand Merci également pour la relecture de ce manuscrit de thèse dans les derniers moments, pour tes conseils précieux et tes encouragements.

Merci **Nounours**, pour ton écoute et ton enthousiasme. Merci pour la simplicité et le naturel de nos échanges. Tu as su me faire partagé tes connaissances et notamment ton expérience de terrain en répondant à mes questions, parfois naïves… J'ai adoré ressortir de ton bureau avec des idées plein la tête !! Merci également pour la dégustation de Napoléon, xO et autres breuvages exquis, une après-midi du mois d'août…

Je remercie **Yves Cherel** pour son enthousiasme, sa curiosité et ses commentaires toujours constructifs. Je remercie également les autres chercheurs de l'équipe qui se sont intéressé à mon travail et **Richard Phillips** du « British Antarctic Survey » pour ses encouragements et ses relectures d'article.

Je remercie également la belle **Dominique** pour son accueil dans l'équipe, son aide avec la base de données « obs en mer »… et sa bonne humeur !

Je dois ensuite bien évidemment remercier le grand **Matthieu**, le roi du Bayésien ! Merci pour ton amitié et ton aide technique m'ayant permis de sortir de l'impasse obs en mer… merci pour tout ! nos longues heures passées devant winbugs, en salle SIG avec les 10 PCs en

marche, les plantages, les « random sur la slope » et j'en passe… La 'vendange tardive' te remercie pour ta patience et ton acharnement. Tu m'as énormément appris.

Un remerciement tout spécial à **Monsieur Jean-Baptiste Thiebot**…….. Tellement de bons moments passés ensemble. Sur des îles, des montagnes, des bateaux,... Je réalise la chance que j'ai eu de partager mes émerveillements, mes doutes et mes coups de gueule avec toi pendant ces 3 ans de thèse. Merci d'avoir été là, tout simplement. De m'avoir supporté, écouté, conseillé et surtout fais rire !!

..... Je crois qu'il est temps d'aller faire un p'ti tour dans les TAAFs :

Je remercie l'**IPEV** et le programme 109 d'Henri W. de m'avoir permis de découvrir les Terres Australes et Antarctiques Françaises et le travail de terrain sur les oiseaux marins. Ma campagne de terrain à Kerguelen m'a permis de réaliser la beauté mais aussi la difficulté physique du terrain. Ce fût une expérience inoubliable.

Yohan, je ne te remercierai jamais assez pour tout ce que tu m'as apporté pendant notre campagne d'été à Kerguelen. Merci de m'avoir fais partager ta passion pour les oiseaux et ta vision du travail de terrain. Merci pour ta bonne humeur et ton soutien sans failles.
J'en profite pour remercier **JB popchat,** le poisson-pilote qui m'a sauvé la mise pendant le fameux transit entre sourcils noirs et PJDA. Le plus débile et de loin ! des nombreux VCATs que j'ai eu l'occasion de rencontrer. Merci pour les crises de rire et nos chamailleries.

Un grand merci et tout mon respect à tous les **VCATs** qui partent dans les TAAF guidés par une passion hors du commun. Merci pour les longues heures passées en passerelles à faire les comptages en mer, et pour la pose ou la récupération des balises qui m'ont permis de travailler pendant cette thèse.
Parmi eux, tous ceux avec qui me transportent un peu là bas à chaque visite: **Céline, Hélène, Maud, Elodie, Julien, Régis, Mimine, Quentin, Ghislain, Lisa, Emeline, Guigui, Nori, Aurélien, Brigitte**,… Je vous adore !

..... Retour dans les Deux-Sèvres, pour remercier :

Maïté, ma collègue de bureau, pour son amitié, son aide précieuse, nos discussions sur les modèles d'habitat et les prises de tête RRRRrrrr… !!

Janos, mon second collègue de bureau, pour ses encouragements, son soutien, ses corrections en anglais,… et de me laisser gagner au manchot booling !

Toutes les personnes avec qui j'ai interagit au niveau analyse : **Cédric Cotté, Alex Villers, Amélie Lescroël, Vincent Lecomte, Patrick Pinet, Thomas Cornulier…**
Et plus particulièrement merci à **David Pinaud** et **Anne Goarant** pour leurs conseils en analyses spatiales et les scripts RICARD.

Stéphanie pour ces conseils « science » et de m'avoir supporté comme colloc'.

Thibaut, Charly, Amélie, David et mon papa pour les relectures du manuscrit de thèse…

Toutes les amis chizéens qui ont rendu la vie moins austère dans cette contrée reculée :
- la Cowboy princess' : **Aurélie Goutte**

- les mega-brain : **Fred B., Vincent L.**
- la Guiness' team : **Morgane, Paul, Flore, Cédric,…**
- les vieux de la vieille : **Amélie, Hélène G., Max, Sophie, Jim, Mich', Tim, François, Pierrot, Fred B, Alex V., Victor, Salomon**
- les p'tis nouveaux et les gens de passage: **Déborah, Sabrina, Jade, Marie R., Arzhela,…**
… et ceux que j'ai probablement oublié…

Je tiens à remercier tout particulièrement…

Audrey J. et Annette, les sages et philosophes, pour leur profonde amitié et leur soutien en cette fin de thèse. Merci à Audrey pour le coaching « word » et à Annette pour ses encouragements, sa compréhension et son aide au quotidien pendant les derniers jours de rédaction.

Le grand **Thibaut**, pour ses bons petits plats, son coaching sportif et ses innombrables coups de main… notamment pendant les derniers mois de rédaction. Tu m'as rendu la vie plus douce…

Mes voisins **Lilian & Chantal**, et **Michel & Marie-Thérèse** qui m'ont accueilli comme leur petite fille à Availles sur Chizé et soutenu à coups d'os à moëlle, de paté maison et de Pinaud des Charentes !

Je remercie avec beaucoup d'émotion **Sylvain**, pour sa patience et sa compréhension pendant ces longues années d'études et de thèse. Ton soutien m'a été précieux...

Enfin, je remercie non sans un pincement au cœur mes parents, **Yves & Brigitte**, et ma sœur, **Gaëlle**… Merci de croire en moi, de me soutenir inconditionnellement dans mes choix et de me permettre de vivre mes rêves. Tout cela n'aurait pas été possible sans vous.
Merci à ma maman pour les illustrations de la page 3, son optimisme et sa joie de vivre !

COMMUNICATION ET ARTICLES

Articles présentés dans la thèse

Péron C., Authier M., Barbraud C., Delord K., Besson D., Weimerskirch H. (2010). Interdecadal changes in at-sea distribution and abundance of subantarctic seabirds along a latitudinal gradient in the Southern Indian Ocean. *Global Change Biology*.**16**, 1895-1909.

Péron C., Delord K., Phillips R.A., Charbonnier Y., Marteau C., Louzao, M. and Weimerskirch H. Seasonal variations in oceanographic preferences and foraging strategy of White-chinned Petrels (*Procellaria aequinoctialis*) breeding at Kerguelen Island. *Marine Ecology Progress Series*. **416**, 267-284.

Péron C. , Bost C., Weimerskirch H., Predicting King Penguins (*Aptenodytes patagonicus*) foraging distribution over the next century. To be submitted.

Articles présentés en annexe

Louzao M., Pinaud D., **Péron C.**, Delord K., Wiegand T. and Weimerskirch H. (2010). Conserving pelagic habitats: seascape modelling of an oceanic top predator. *Journal of Applied Ecology*. In press. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2010.01910.x.

Delord K., Cotté C., **Péron C.**, Marteau C., Duhamel G., Cherel Y. and Weimerskirch H. At-sea distribution and diet of an endangered top predator: relationship between white-chinned petrels and commercial longline fisheries (2010). *Endangered Species Research*. **13**, 1-16

Communications

Péron C., Authier M., Barbraud ., Delord K., Besson D., Weimerskirch H. (2010). Decadal changes in at-sea distribution and abundance of subantarctic seabirds in the Southern Indian Ocean. Oral presentation – BOU Conference “Birds and Climate Change”. 6-8 April 2010 - Leicester –UK.

Péron C., Authier M., Barbraud ., Delord K., Besson D., Weimerskirch H. (2008). Decadal changes in at-sea distribution and abundance of subantarctic seabirds in the Southern Indian Ocean. Oral presentation - “4th International Albatrosses and Petrels Conference”. 11-15 August 2008, Cap Town – South Africa.

Louzao M., Goarant A., **Péron C.**, Thiebot J.B. - Extracting oceanographic data via R: An application to habitat modelling of marine species. UseR! Conference. 8-10 July 2009, Rennes - France.

Cotté C., Delord K., **Péron C.,** Bost C., Duhamel G., Pruvost P., Gasco N., Martin A, Weimerskirch H. – Interactions between seabirds and fisheries in the French EEZs: implications for conservation and management. **1st international Science Symposium on the Kerguelen Plateau. 14-16 April 2010. Concarneau- France.**

SOMMAIRE

Chapitre 1 : Introduction générale 19

I. IMPACT DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES SUR LES POPULATIONS ANIMALES 19
1. *Les changements climatiques à l'échelle mondiale 19*
1.1. Le réchauffement climatique 19
1.2. L'hétérogénéité régionale des changements climatiques 20
1.3. Les causes des changements climatiques récents 21
1.4. Les prédictions climatiques futures 22
2. *Impact des changements climatiques sur les écosystèmes 23*
3. *Prédire l'impact des changements climatiques futurs sur les populations 27*
II. LE CAS DE L'OCÉAN AUSTRAL 30
1. *Présentation 30*
1.1. L'hydrologie de l'océan Austral 30
1.2. Le réseau trophique 32
1.3. Les oiseaux marins de l'océan Austral 35
2. *Les changements climatiques et océanographiques passés et présents 36*
2.1. Le réchauffement climatique et la glace de mer 36
2.2. Le phénomène ENSO 38
2.3. La variabilité du 'Southern Annular Mode' (SAM) 39
3. *Prédictions futures des changements climatiques 39*
4. *Impact des changements climatiques sur les différents échelons du réseau trophique de l'océan Austral 41*
4.1. La production primaire 41
4.2. Les échelons trophiques intermédiaires 42
4.3. Les prédateurs marins de l'océan Austral 42
III. DÉTERMINANTS DE LA DISTRIBUTION EN MER DES OISEAUX MARINS 44
1. *Les déterminants intrinsèques 44*
1.1. La capacité de déplacement 44
1.2. Les contraintes liées à la reproduction 45
1.3. La stratégie alimentaire 45
1.4. Les effets « mémoire » ou « culturels » 45
2. *Déterminants extrinsèques/ sélection d'habitat 46*
2.1. L'environnement physique 46
2.2. La distribution des ressources alimentaires (proies) 47
2.3. La compétition intra et inter-spécifique 47
2.4. Les interactions avec les bateaux 47
IV. OBJECTIFS ET PLAN DE LA THÈSE 48

Chapitre 2 : Outils et méthodes d'analyse 51

I. SITES D'ÉTUDE 51
II. BIOLOGIE DES ESPÈCES 52
1. *Généralités 52*
2. *Le Pétrel à menton blanc 53*
3. *Le manchot royal 54*

III. MÉTHODES D'ÉCHANTILLONNAGE I : LES OBSERVATIONS EN MER PAR BATEAU 55
1. Les protocoles d'observation en mer 56
2. Les sources de biais..... 58
3. Comparaison décennale d'abondance et de distribution..... 60
IV. MÉTHODE D'ÉCHANTILLONNAGE II : LA TÉLÉMÉTRIE ET LA GÉOLOCALISATION 61
1. Le suivi satellitaire - les balises Argos..... 62
2. La géolocalisation par la lumière 64
3. Analyse de trajectoires – paramètres de déplacement..... 68
V. LES DONNÉES D'ACTIVITÉ..... 68
VI. LES MODÈLES D'HABITAT..... 70
1. Stratégie d'acquisition des ressources et sélection d'habitat 70
2. Les différents indices d'utilisation de l'habitat..... 71
3. Bilan sur les méthodes d'analyse actuelles et justification de nos choix méthodologiques 73
4. Méthodologie employée..... 75
5. Le choix des variables océanographiques 79
6. Variables océanographiques prédites par les modèles climatiques futurs 83

Chapitre 3 : Comparaison décennale de la distribution et de l'abondance en mer des oiseaux marins de l'océan Indien Austral..... 87

I. PROBLÉMATIQUE ET OBJECTIFS 89
II. RÉSULTATS PRINCIPAUX 92
III. DISCUSSION - CONCLUSION 93
IV. PERSPECTIVES 95
V. ARTICLE 1..... 97

Chapitre 4 : Variation saisonnière de l'habitat océanographique et du comportement en mer du Pétrel à menton blanc (*Procellaria aequinoctialis)* nichant à Kerguelen 113

I. PROBLÉMATIQUE ET OBJECTIFS 115
II. RÉSULTATS PRINCIPAUX 116
III. DISCUSSION – CONCLUSION 117
IV. RÉSULTATS COMPLÉMENTAIRES..... 121
V. PERSPECTIVES..... 125
VI. ARTICLE 2 : 127

Chapitre 5 : Prédictions futures de la distribution des zones d'alimentation du manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) de Crozet 147

I. PROBLÉMATIQUE ET OBJECTIFS 149
II. RÉSULTATS PRINCIPAUX 151
III. DISCUSSION - CONCLUSION..... 154
IV. PERSPECTIVES 156
V. ARTICLE 3..... 159

Chapitre 6 : Discussion générale et perspectives..... 179

I. CHANGEMENTS À LONG TERME DE DISTRIBUTION ET D'ABONDANCE 180
1. *Changements d'abondance en mer 180*
2. *Changements de distribution en mer..... 181*
3. *Les causes des changements d'abondance et de distribution dans l'océan Austral182*
3.1. L'effet des changements climatiques..... 182
3.2. L'effet des pêcheries..... 182
4. *Les limites méthodologiques 184*
5. *Perspectives..... 185*

II. SÉLECTION D'HABITAT ET PRÉFÉRENCES OCÉANOGRAPHIQUES 187
1. *L'échelon manquant..... 187*
2. *Déterminants océanographiques de la distribution des zones d'alimentation 188*
3. *Variabilité interannuelle et prévisibilité des ressources..... 192*
4. *La notion de bio-indicateurs 193*
5. *Limites des modèles d'utilisation d'habitat et avancées actuelles..... 194*
5.1. Limites liées aux données environnementales..... 194
5.2. Les effets « retard »..... 195
5.3. La complexité de la dynamique trophique 195
5.4. La forme des relations entre effort de recherche alimentaire et environnement197
5.5. La généralisation spatiale des modèles 198
5.6. La généralisation à l'échelle populationnelle..... 198
6. *Perspectives..... 198*
6.1. Comparer les modèles issus des comptages en mer et les suivis télémétriques. 198
6.2. Prédire la distribution du krill antarctique..... 199
6.3. Utiliser d'autres covariables pouvant améliorer les capacités de prédictions des modèles d'habitat..... 199
6.4. Comparaison entre les colonies 200

III. INFLUENCE DES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE SUR LA SENSIBILITÉ DES ESPÈCES AU CHANGEMENT CLIMATIQUE 201
1. *Les stratégies alimentaires..... 202*
2. Les a*ffinités biogéographiques – préférences thermiques 204*
3. *La fidélité au site de reproduction 204*
4. *La fidélité aux zones d'alimentation 205*

IV. PRÉDICTIONS FUTURES 206
1. *Réponses des manchots royaux au réchauffement climatique futur 206*
2. *Réponses des pétrels à menton blanc aux changements climatiques futurs 210*
3. Les l*imitations..... 212*
4. *Perspectives..... 213*

V. CONCLUSION 215

Bibliographie..... 217

Annexes..... 243

Liste des Annexes

Annexe 1 : Informations supplémentaires de l'article 1. Compléments méthodologiques.

Annexe 2 : Informations supplémentaires de l'article 2. Compléments méthodologiques.

Annexe 3 : Informations supplémentaires de l'article 3. Compléments méthodologiques.

Annexe 4 : Article complémentaire, mentionné dans la thèse.
Louzao M., Pinaud D., **Péron C.**, Delord K., Wiegand T. and Weimerskirch H. (2010). Conserving pelagic habitats: seascape modelling of an oceanic top predator. *Journal of Applied Ecology*. In press. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2010.01910.x.

Annexe 5 : Article complémentaire, mentionné dans la thèse.
Delord K., Cotté C., **Péron C.**, Marteau C., Duhamel G., Cherel Y. and Weimerskirch H. At-sea distribution and diet of an endangered top predator: relationship between white-chinned petrels and commercial longline fisheries (2010). *Endangered Species Research*. **13**, 1-16.

Chapitre 1 : Introduction générale

I. Impact des changements climatiques sur les populations animales

1. Les changements climatiques à l'échelle mondiale

1.1. Le réchauffement climatique

A l'échelle des temps géologiques, la température de la surface du globe a largement fluctué (Fig I.1). Les changements climatiques se traduisent par des cycles glaciaires-interglaciaires pendant lesquels la température et la couverture de glace oscillent vers des conditions extrêmes avec une périodicité d'environ 100 000 ans (Bard 2003 ; Vimeux *et al.* 1999). Plusieurs facteurs sont à l'origine de ces variations climatiques selon les échelles de temps considérées. A l'échelle des temps géologiques, la tectonique des plaques, les perturbations orbitales, l'activité volcanique, la collision d'objets célestes de grande taille et l'activité solaire sont responsables de la majeure partie des variations climatiques observées ou reconstituées (Zachos *et al.* 2001 ; Meehl *et al.* 2004). Bien que les transitions entre les périodes glaciaires et interglaciaires soient prédites par les cylces de Milankovitch, liés aux variations de la position de la Terre par rapport au soleil, leurs vitesse et amplitude résultent d'interactions complexes entre l'océan, l'atmosphère et la cryosphère (Hays *et al.* 1976 ; Jouzel *et al.* 2007). Les données paléoclimatiques indiquent qu'au cours du dernier million d'années le climat a été particulièrement instable pendant les périodes de glaciation et d'une stabilité remarquable depuis environs 10 000 ans (Bard 2003).

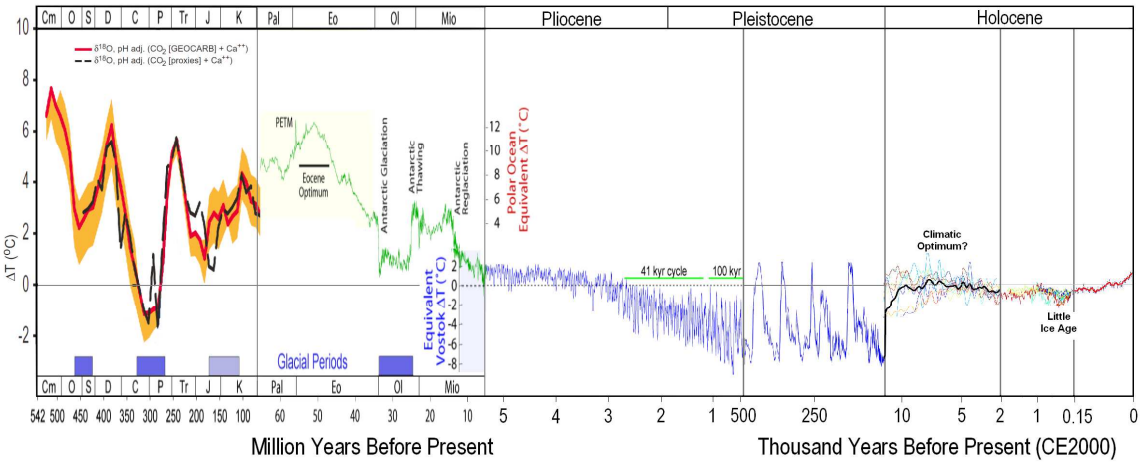


Figure I.1 : Reconstitutions paléoclimatiques des variations de température à la surface du globe à différentes échelles temporelles (échelle logarithmique). Source : http://en.wikipedia.org/wiki/Geologic-temperature-record.

Au cours du dernier millénaire, le climat planétaire a été marqué par un réchauffement pendant l'optimum climatique médiéval (11ème et 12ème siècle) et un refroidissement

correspondant au « petit âge glaciaire » (du 14ème au 19ème siècle) (Fig I.2a ; Jansen *et al.* 2007). Depuis 1850, avec l'aire industrielle, les températures ont augmenté à un taux sans précédent (Petit *et al.* 1999).

D'après le dernier rapport du Intergouvernemental d'Experts sur l'Evolution du Climat (GIEC), la réalité d'un réchauffement majeur des conditions climatiques est maintenant sans équivoque.
A l'échelle du globe, ce réchauffement se traduit par :
- une hausse des températures moyennes de l'atmosphère et de l'océan,
- une fonte massive des glaciers et de la banquise et
- une élévation du niveau moyen de la mer (GIEC 2007).
Entre 1906 et 2005 la température atmosphérique moyenne a augmenté de 0.74°C [0.56°C-0.92°C] et les 15 dernières années figurent parmi les plus chaudes depuis 1850, date à laquelle ont commencé les relevés instrumentaux (Fig. I.2b).

(a) (b)

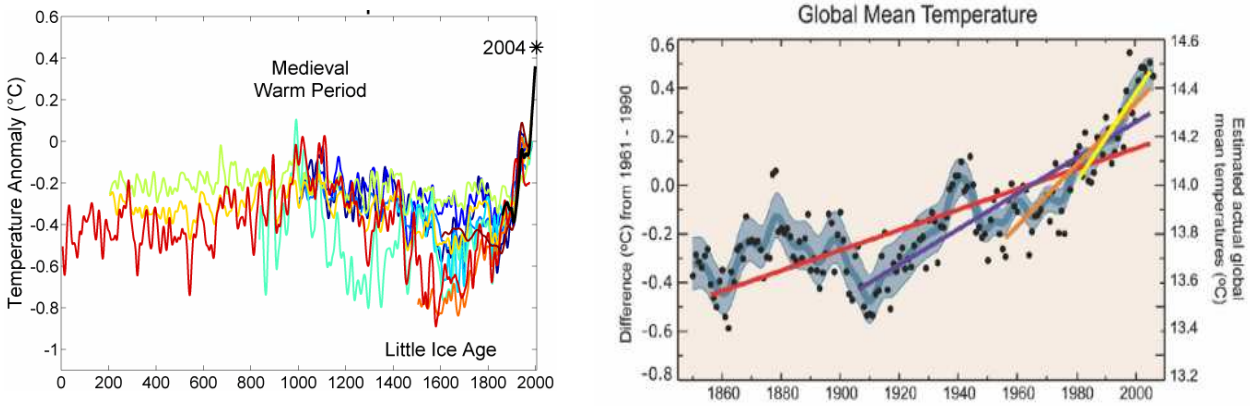


Figure I.2 : (a) Série paléoclimatiques des anomalies de températures reconstituées par différents proxies (http://en.wikipedia.org/wiki/Temperature-record), (b) Réchauffement obsevé depuis 1850 l'échelle du globe et tendances moyennes estimées sur différentes périodes (d'après GIEC 2007).

Cependant, cette valeur moyenne masque la complexité des changements climatiques car il existe une forte hétérogénéité régionale, ayant des implications plus importantes sur les écosystèmes que le réchauffement moyen à l'échelle globale.

1.2. L'hétérogénéité régionale des changements climatiques

En effet, l'intensité et la nature des changements climatiques varient en fonction des régions du globe (Fig I.3). Au cours des 50 dernières années, l'hémisphère nord a subit le plus fort réchauffement, en particulier les milieux continentaux des hautes latitudes (Fig I.3). Trois régions ont subi un réchauffement particulièrement rapide depuis les années 1950 : le Nord ouest de l'Amérique du Nord et la mer de Beaufort, une aire autour du plateau sibérien, la Péninsule Antarctique et la mer de Bellingshausen (Fig I.3).

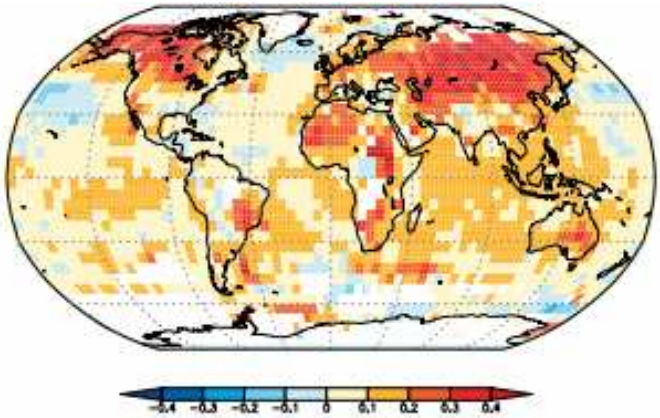


Figure I.3 : Anomalies de températures (°C/décennie) calculées sur la période 1950 à 2005. Source: GIEC 2007.

En milieu marin, une des conséquences les plus évidentes du changement climatique est l'augmentation de température des eaux de surface (Sea Surface Temperatures, SST). D'après le dernier rapport du GIEC, la SST moyenne à l'échelle du globe a augmenté de 0.67°C au cours du dernier siècle (Trenberth *et al.* 2007) et ce réchauffement est commun à la plupart des grands écosystèmes marins depuis le début des années 1990 (Belkin 2009). Le réchauffement global des océans modifie les modes de variabilité des indices climatiques à large échelle spatiale et temporelle telles que l'oscillation ENSO dans le Pacifique sud (Collins *et al.* 2010) ou l'oscillation NAO dans l'Atlantique nord (Ottersen *et al.* 2001 ; Stenseth *et al.* 2002). Ces indices climatiques reflètent la variabilité inter-annuelle, inter-decénnale du climat. Les événements « El Niño » ont été plus fréquents, plus longs et plus intenses de 1980 à 2000 dans le Pacifique sud (Kaplan *et al.* 1998 ; Timmermann *et al.* 1999). Les évènements El Niño de 1983, 1988 et 1998 ont participé au réchauffement global du climat (Lenton *et al.* 2008). D'autres modifications du climat telles que le changement de régime du vent ou des précipitations, l'augmentation des phénomènes extrêmes et la réduction de la glace de mer sont de portée régionale (Lenton *et al.* 2008).

1.3. Les causes des changements climatiques récents

Selon le GIEC, le terme « changement climatique » se rapporte à tout changement du climat dans le temps, qu'il soit dû à la variabilité naturelle ou à l'activité humaine. Les causes de l'évolution du climat sont multiples car le bilan énergétique du système climatique dépend à la fois des variations de la concentration de gaz à effet de serre et d'aérosols dans l'atmosphère, des modifications de la couverture végétale et des fluctuations naturelles du rayonnement solaire et de l'activité volcanique. Cependant, il est maintenant évident que la cause majeure du changement brutal des conditions climatiques est la quantité croissante de gaz à effet de serre (dioxyde de carbone, méthane, protoxyde d'azote,…) émis dans l'atmosphère, suite au développement des activités industrielles depuis les années 1850 (GIEC 2007). **Les émissions de gaz à effet de serre imputables aux activités humaines ont augmenté de 70 % entre 1970 et 2004** (GIEC 2007). A l'heure actuelle l'origine

anthropique du réchauffement climatique actuel est soutenue par ~97% des climatologues (Anderegg *et al.* 2010).

1.4. Les prédictions climatiques futures

Prévoir le climat des prochains siècles est une tâche extrêmement ardue compte tenu **des incertitudes scientifiques concernant la compréhension du climat, l'évolution de la population mondiale et sa consommation d'énergie.** Néanmoins, la plupart des modèles climatiques actuels établis par les climatologues convergent vers **une augmentation probable de la température globale de 2 à 4.5 °C à l'échelle des 100 prochaines années**, une accentuation de la disparité régionale des précipitations, une augmentation de la fréquence des évènements extrêmes et une acidification croissante des océans (Meehl *et al.* 2007). Par exemple, on estime que, d'ici le milieu du 21ème siècle, le débit annuel des cours d'eau et la disponibilité des ressources en eau augmenteront aux hautes latitudes (et dans certaines régions tropicales humides) et diminueront dans certaines régions sèches des latitudes moyennes et des tropiques (GIEC 2007).

Dans le cadre du GIEC, différents scénarios d'émission de gaz à effet de serre ont été envisagés (GIEC 2007) afin de prédire l'évolution du climat d'ici à 2100. Ils sont classés en 4 grandes familles (A1, A2, B1 et B2), qui simulent différentes voies de développement en fonction d'un large éventail de facteurs démographiques, économiques et technologiques qui influent sur les émissions de gaz à effet de serre. On distingue les modèles de circulation générales (GCMs) dont sont issues les projections du climat futur et 3 rapports spéciaux (SRES) sur les scénarios d'émissions (A1B, B1, A2). Les GCMs représentent les processus physiques de l'atmosphère, de l'océan, de la cryosphère et de la surface terrestre, alors que les SRES reflètent les impacts potentiels de différentes hypothèses concernant les développements démographique, socio-économique et technologique sur les émissions de gaz à effet de serre.

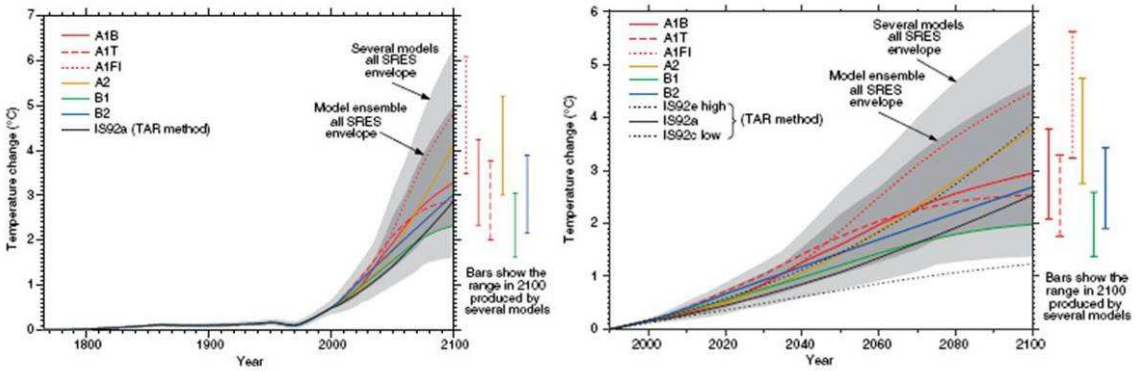


Figure I.4 : Valeurs moyennes du réchauffement climatique, estimées à partir de différents scénarios de concentration de gaz à effet de serre pour le 21ème siècle. Le réchauffement est quantifié par rapport la période 1980-1999. D'après IPCC (2007b).

Quelque soit le scénario d'émission de gaz à effet de serre retenu pour le 21ème siècle, tous les modèles climatiques prédisent :

- une augmentation de la température moyenne de la surface de la Terre (Fig I.4),
- un changement du régime des vents et des précipitations,
- une forte réduction de la banquise en Arctique et
- des évènements extrêmes plus intenses et plus fréquents (vagues de chaleur, inondations).

D'après le GIEC, la température devrait augmenter de 0.2°C par décennie, au minimum, au cours des 20 prochaines années (GIEC 2007) et les évènements de type El Niño devraient devenir de plus en plus fréquents (Timmermann *et al.* 1999). Cependant, les prédictions futures révèlent également une forte disparité régionale de ce réchauffement (Fig I.5). Le réchauffement serait plus prononcé en Arctique (Hansen *et al.* 2006).

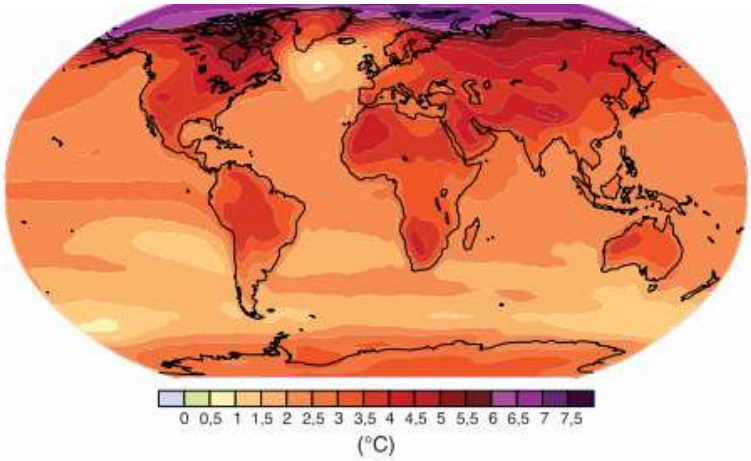


Figure I.5 : Évolution projetée des anomalies de température en surface pour la fin du 21ème siècle (2090-2099) par rapport à la période 1980-1999. Il s'agit d'une projection moyenne obtenue grâce à plusieurs modèles de circulation générale couplés atmosphère-océan pour le scénario A1B du SRES.

Les experts considèrent que 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 de nombreuses années.

2. Impact des changements climatiques sur les écosystèmes

La relation de cause à effet entre les changements climatiques et les récents bouleversements à différents niveaux d'organisation biologique est difficile à mettre en évidence du fait de la rareté des données biologiques à long terme et de la complexité des mécanismes de réponse des populations aux fluctuations de l'environnement (Parmesan & Yohe 2003). De plus, la plupart des études visant à évaluer l'impact des changements climatiques sur les écosystèmes reposent sur des approches corrélatives alors que les liens mécanistiques sous-jacents peuvent expliquer une part importante des réponses (Kearney & Porter 2009). D'autre part, les activités anthropiques (transformation et destruction des habitats, introduction d'espèces invasives, sur-exploitation…) affectent simultanément les populations et complique les interprêtations.

Néanmoins, des perturbations liées aux changements climatiques récents ont été observées dans un grand nombre de systèmes physiques et biologiques différents (Parmesan 2006). Lorsque les populations sont soumises à une nouvelle pression de sélection telle que les changements climatiques en cours, elles peuvent répondre de 4 façons (Davis *et al.* 2005 ; Møller & Merilä 2004 ; Gienapp *et al.* 2008), non exclusives:

- (1) se déplacer vers une région plus favorable (migration-dispersion),
- (2) évoluer afin d'adapter leur norme de réaction phénotypique au nouvel environnement (plasticité phénotypique) ou bien
- (3) s'adapter aux nouvelles conditions par des changements génétiques au travers de la micro-évolution.
- (4) s'éteindre.

La micro-évolution modifie la composition génétique des populations en diminuant la fréquence des génotypes qui ont la plus faible « fitness », alors que la plasticité phénotypique apparaît lorsque le même génotype exprime différents phénotypes sous différentes pressions environnementales (Gienapp *et al.* 2008 ; Visser 2008).

Malheureusement, il est très difficile de dissocier des changements morphologiques ou comportementaux liés à la plasticité phénotypique de changements résultant d'un réel processus de sélection par microévolution car cette dernière nécessite des analyses génétiques poussées. Contrairement à la plasticité phénotypique et à l'adaptation qui permettent de subsister dans des conditions environnementales variables, la dispersion conduit à une extinction locale des populations (Gienapp *et al.* 2008). En bref, si une espèce n'est pas assez flexible pour adopter une de ces trois réponses, elle s'éteindra (Gienapp *et al.* 2008).

D'un point de vu micro-évolutif, les espèces avec un temps de génération court et un taux d'accroissement de la population élevé ont un potentiel plus important à s'adapter à des changements climatiques rapides que les espèces longévives (Hughes 2000).

Etant donné que les espèces interagissent au sein d'un même écosystème, les changements climatiques vont entrainer une modification globale de la structure et du fonctionnement des écosystèmes (Hughes 2000 ; Walther *et al.* 2002 ; Fig I.6). La réponse des communautés au changement climatique est dépendante de la nature des interactions inter-spécifiques, des capacités de dispersion et du taux de changement climatique (Brooker *et al.* 2007).

Différents types de réponses ont été documentées chez de nombreuses espèces animales et végétales (Hughes 2000 ; Parmesan 2006). Elles concernent des changements physiologiques, phénologiques ou de distribution (Fig I.6).

Le réchauffement global peut agir de façon directe sur **la physiologie** des organismes en modifiant leur métabolisme et leur développement. Par exemple, l'augmentation de température et de la concentration en $C0_2$ de l'air influence de façon directe l'activité photosynthétique des végétaux (Hughes 2000). Les organismes vivent dans un environnement leur permettant de conserver leur température corporelle dans une certaine fenêtre thermique, forcée par des contraintes d'ordre physiologique. Le réchauffement climatique peut avoir des conséquences directes sur les performances de croissance, de reproduction et de recherche

alimentaire des organismes ainsi que sur leur compétence immunitaire, leur comportement ou leur compétitivité (Pörtner & Farrell 2008). De nombreuses études ont montré l'importance des contraintes physiologiques sur la sensibilité des espèces au réchauffement climatique, particulièrement chez les espèces ectothermes (Pörtner & Farrell 2008). En effet, l'amplitude du réchauffement actuel est faible comparé aux fenêtres de tolérance thermique des espèces endothermes, donc leur physiologie est moins sensible au réchauffement du climat (Porter & Kearney 2009).

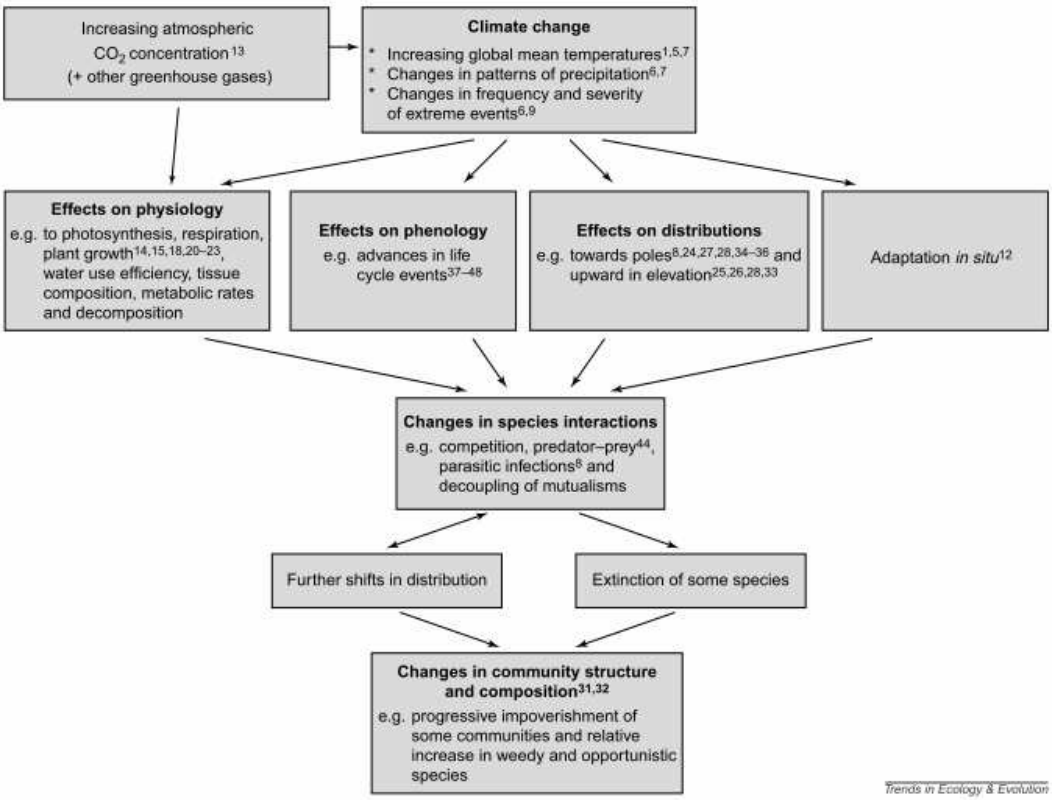


Figure I.6 : Effets potentiels des changements climatiques sur les communautés et importance des relations inter-spécifiques. Ces changements peuvent conduire à l'extinction ou au déplacement des aires de distribution et donc de façon ultime à des changements de structure et composition des communautés. (D'après Hughes 2000).

L'augmentation des températures est également responsable de **changements phénologiques** aussi bien chez les plantes que chez les animaux. Il a été constaté un avancement moyen de 5.1 jours par décennie des événements phénologiques au printemps, tout taxa confondus (Root *et al.* 2003). Ces changements concernent aussi bien la date de floraison des plantes (Abu-Asab *et al.* 2001) que les dates de migration (Cotton 2003) ou de ponte chez les oiseaux (Both *et al.* 2004 ; Visser *et al.* 2004). Ils peuvent avoir des conséquences importantes sur les populations car cela peut engendrer un découplage des interactions inter-spécifiques telles que la prédation (match-mismatch, Cushing 1990). On sait par exemple que la date de début de reproduction conditionne le succès reproducteur. Or, celui-ci est maximisé lorsque le pic de demande énergétique des jeunes coincide avec le pic de disponibilité des proies (Visser *et al.* 2006 ; Durant *et al.* 2003).

Les changements climatiques affectent également **l'abondance** des espèces et plus particulièrement celles des espèces vivants en hautes altitudes ou latitudes et en milieu marin (Hughes 2000). Une augmentation des températures de surface de 1.2-1.6°C entre 1951 et 1993 dans le courant de Californie a causé une diminution de 70% de l'abondance du zooplancton (McGowan *et al.* 2003). Parallèlement, la communauté d'oiseaux marins s'est modifiée ; en une décennie, l'abondance des espèces ayant une préférence pour les eaux chaudes a augmenté tandis que les espèces ayant une affinité pour les eaux plus froides ont largement décliné (McGowan *et al.* 2003 ; Hyrenbach & Veit 2003). Ces changements d'abondance peuvent être attribués à différents mécanismes tels des modifications de la phénologie de la migration, des changements de distribution, une altération des paramètres démographiques.

En effet, le climat influence **l'aire de répartition** des espèces et des changements de distribution ont été montré chez un grand nombre d'espèces animales et végétales en réponse aux changements climatiques. La tempérture influence de façon directe les espèces ectothermes contraintes physiologiquement et le plus souvent de façon indirecte, via la disponibilité des proies, chez les espèces endothermes. La température s'élevant en moyenne d'un degré tous les 160 m en altitude et tous les 140 km en latitude, les espèces devraient se déplacer d'autant en direction des pôles ou des sommets pour retrouver des conditions thermiques optimales (Hughes 2000). Ainsi, si les changements climatiques globaux continuent au rythme actuel, les isothermes se déplaceront vers les pôles à une vitesse de 3.8-5.9 km par an en moyenne (Hansen *et al.* 2006).
En principe, les animaux qui ont les capacités physiologiques de répondre à ces changements de température en se déplaçant à un rythme comparable ou en suivant le déplacement de la communauté d'espèces dont ils dépendent, pourraient minimiser l'impact des changements climatiques. En effet, les espèces d'un même écosystème n'ont pas nécessairement les mêmes optimaux thermiques, par conséquent, toutes ces espèces ne vont pas opérer leur déplacement dans la même direction et cela peut conduire à d'importants changements de composition des communautés (Walther *et al.* 2002). A l'heure actuelle, de nombreuses espèces ont déjà opéré des changements de distribution géographique (Walther *et al.* 2002 ; Root *et al.* 2003). Dans l'hémisphère nord, la limite nord de l'aire de répartition de 99 espèces d'oiseaux, papillons et plantes alpines s'est décalée de 6.1 km par décennie en moyenne et de 6.1 m par décennie en altitude (Parmesan & Yohe 2003). Seul un tiers des espèces ont montré une stabilité de leurs aires de répartition (Parmesan & Yohe 2003). L'amplitude de ces déplacements d'aires de répartition varient de 200 km (papillons) à 1,000 km (copépodes). Chez les oiseaux, les changements de distribution ont été observés à la fois pendant le saison de reproduction et pendant l'hiver, notamment chez les espèces migratrices (Austin & Rehfisch 2005 ; La Sorte & Thompson 2007).

3. Prédire l'impact des changements climatiques futurs sur les populations

Prédire l'impact des changements climatiques futurs sur les populations intéresse de nombreux champs de recherche dans les domaines de la conservation, de l'agriculture (gestion des espèces nuisibles) ou de la médecine, notamment en épidémiologie (Joyner *et al.* 2010). Par exemple, le réchauffement futur et l'augmentation des précipitations prédits par les modèles climatiques pourrainet entrainer l'apparition de nouvelles zones de paludisme en Afrique du fait d'une modification de l'aire de répartition des moustiques (Epstein *et al.* 1998).

De plus en plus d'études visent **à prédire l'effet des changements climatiques futurs** sur la **distribution spatiale** (Durner *et al.* 2009 ; Lawler *et al.* 2009 ; Lehodey *et al.* 2010), l'**abondance** (Jarema *et al.* 2009) ou la **dynamique des populations** (Jenouvrier *et al.* 2009 ; Hunter *et al.* 2010) des espèces en extrapolant des **modèles corrélatifs ou mécanistiques** aux **projections des modèles climatiques futurs** issus des scénarios du GIEC.

Jenouvrier *et al.* (2009) ont relié pour la première fois **des modèles démographiques aux projections climatiques du GIEC** afin de prédire les tendances futures de taille de population du manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*) en Terre Adélie et évaluer le risque de quasi-extinction[1]. Cette étude prédit une diminution de la taille de population de 6000 à 400 couples reproducteurs d'ici 2100, correspondant a une probabilité de quasi-extinction de 36%. Cette approche basée sur des modèles de dynamique des populations est en plein essor chez les oiseaux marins (le starique de Cassin, Wolf *et al.* 2010 ; l'albatros d'Amsterdam, l'albatros à sourcils noirs et le pétrel des neiges, Barbraud *et al.* 2010) permet d'anticiper la trajectoire future des populations et le risque d'extinction. Des modèles de dynamique de population spatialisés sont en plein développement dans le domaine de l'halieutique, pour prédire l'impact du climat futur sur les effectifs pêchés et la distribution des poissons d'intérêt commercial (Hare *et al.* 2010 ; Lehodey *et al.* 2010).

Parallèlement, de plus en plus d'études cherchent à prédire l'effet des changements climatiques sur la biodiversité ou l'aire de répartition des espèces (Peterson 2003).
Les modèles à enveloppes bioclimatiques aussi connus sous le nom de modèles de niches écologiques sont les plus largement utilisés. Ces modèles sont basés sur des relations statistiques établies entre les données d'occurrence (présence-absence) de l'espèce et les variables climatiques associées (Pearson & Dawson 2003). Etant donné le nombre important de méthodes permettant de modéliser la probabilité de présence d'une espèce (modèles linéaires, GLM, ou additifs, GAM, Artificial Neural Networks, ANN, Boost Tree Regression, BTR, Random Forests, RF, Classification and Regression Tree, CART, etc…), l'approche dite « concensus » est maintenant de plus en plus utilisée (Marmion *et al.* 2009). Elle consiste

[1] un déclin de plus de 95%

à appliquer ces différentes techniques de modélisation à un même jeu de données, à comparer les performances prédictives des différents modèles et à utiliser une prédiction moyenne issue des meilleurs modèles. **Cette approche est largement utilisée pour prédire des changements de distribution futurs en milieu terrestre sur les plantes et les animaux** (Thuiller 2003 ; Barbet-Massin *et al.* 2009). Grâce à ce type de méthode, il a été estimé que 18 à 37% des espèces vivant sur 20% de la surface terrestre étaient destinées à s'éteindre d'ici 2050 (Thomas *et al.* 2004).

Ces modèles sont souvent purement corrélatifs et bien que leur pouvoir prédictif soit parfois aussi bon que des modèles mécanistiques (Robertson *et al.* 2003), l'incorporation des liens mécanistiques entre les traits fonctionnels des organismes et leur environnement (physiologie) dans les modèles de distribution spatiale permet de faire des prédictions plus robustes dans un contexte de changements climatiques (Kearney & Porter 2009).

Une nouvelle génération de modèles permet de coupler ces modèles à enveloppe bioclimatique avec des modèles de dynamique de populations (Cheung *et al.* 2008). Ils ont été utilisé pour prédire l'impact les changements climatiques futurs sur la distribution des communautés de poissons et d'invertébrés marins à l'échelle globale (Cheung *et al.* 2009 ; Cheung *et al.* 2010) et en déduire des taux d'invasion ou d'extinction (Fig I.7).

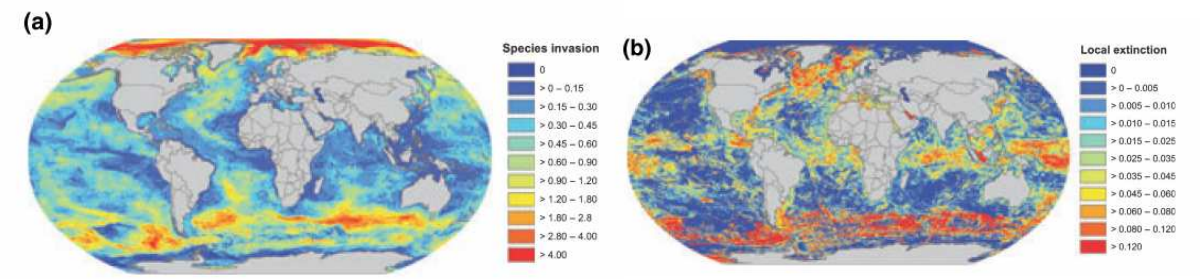


Figure I.7 : Impact des changements climatiques futurs sur la biodiversité marine au travers des changements de distribution. L'impact sur la biodiversité est estimé par (a) l'intensité d'invasion; (b) l'intensité des extinctions locales, en 2050 (par rapport à la moyenne 2000-2005) pour 1066 espèces de poissons et invertébrés. L'intensité est exprimée proportionnellement à la richesse spécifique initiale (source : Cheung *et al.* 2010).

Récemment, des modèles d'habitats basés sur des suivis de déplacements individuels et des indices d'utilisation de l'habitat ont été utilisés pour prédire la perte d'habitat associée aux futurs changements climatiques (Durner *et al.* 2009). En utilisant les projections futures des concentrations de glace de mer en Arctique et des modèles de sélection de ressources (Ressource Selection Functions, RSF), Durner *et al.* (2009) ont prédit une diminution de 68% de l'habitat préférentiel des ours polaires pendant l'été et 17% pendant l'hiver d'ici 2090-2099.

II. Le cas de l'océan Austral

1. Présentation

1.1. L'hydrologie de l'océan Austral

L'océan Austral est l'océan le plus productif au monde et constitue un puits important de chaleur et de dioxide de carbone (Smith *et al.* 1999). Les eaux froides et denses qui s'y forment et les vents d'ouest qui entrainent le courant circumpolaire Antarctique (ACC), participent de façon importante à la circulation globale des océans (Mayewski *et al.* 2009). Le moteur principal du courant circumpolaire est le régime de vents d'ouest permanent qui circulent sans obstacle autour du continent antarctique. Ce courant occupe une place centrale dans l'évolution des changements climatiques passés, présents et futurs. L'océan Austral s'étend du nord de la convergence subtropicale au continent Antarctique (Orsi *et al.* 1995). Il se compose de masses d'eau séparées latitudinalement par des frontières hydrologiques (Fig. I.8) dont la position varie en fonction des régions et des saisons sous l'effet des vents, des courants et du réchauffement (Fig. I.9).

- Le **front subtropical** constitue la limite nord de l'ACC (Orsi *et al.* 1995), il sépare les eaux tropicales des eaux subtropicales (18°C).
- Le **front subantarctique**, défini par l'isotherme 8°C, est caractérisé par d'importants gradients de température et de salinité séparant les eaux subantarctiques des eaux subtropicales plus chaudes et salées (Orsi *et al.* 1995). Le mélange des eaux froides et chaudes induit une grande richesse en nutriments et donc, en phytoplancton, zooplancton, oiseaux et mammifères marins.
- Les eaux subantarctiques et les eaux glacées issues de l'Antarctique se rencontrent au niveau du **front polaire**. La température de l'eau chute à nouveau, passant de 4°C à 2°C, en moyenne. Le front polaire est défini par l'isotherme 2°C à 200 m, qui correspond aux isothermes 4°C-5°C en surface pendant l'été austral (Park *et al.* 1993).
- La **divergence antarctique** marque la zone où les eaux très froides et salées, plongent en profondeur, faisant remonter en surface à des eaux mixtes issues des moyennes latitudes (Fig I.8).
- La **limite sud de l'ACC** (Southern Boundary of the ACC, SB-ACC) marque la limite sud du flux circumpolaire. Souvent associée à la limite nord de la glace de mer en été, cette zone est connue pour sa forte productivité primaire et secondaire et concentre une grande diversité de prédateurs marins supérieurs (Tynan 1998).

La position des fronts présente une variabilité saisonnière associée au réchauffement des masses d'eau pendant l'été austral. Hunt *et al.* (2001) ont montré que la position du front subantarctique pouvait se déplacer d'~120 km en 2 semaines dans la région de Prince Edward Is. (38°E -47°S).

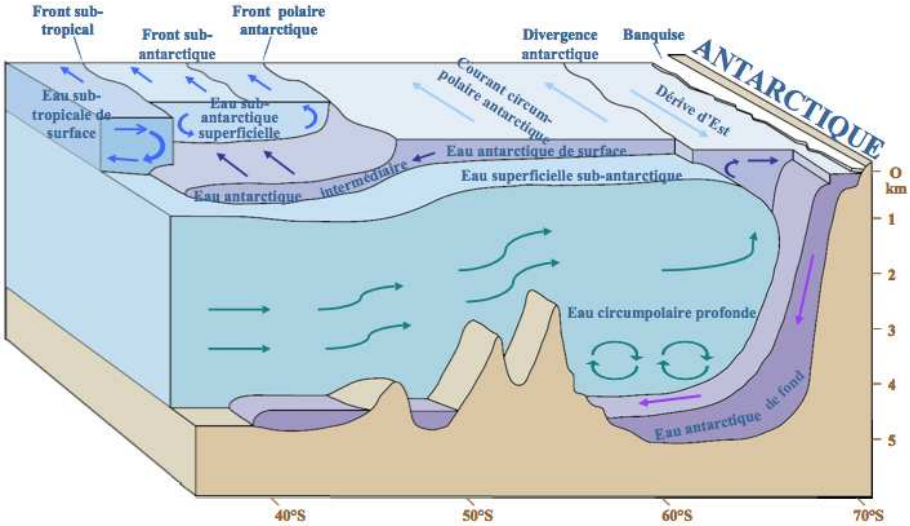


Figure I.8 : Bloc diagramme présentant les différentes masses d'eau et structures océaniques de l'océan Austral (en coupe nord-sud jusqu'au continent antarctique). EAF : eau antarctique de fond, EAS : eau antarctique de surface, EAI : eau antarctique intermédiaire, ESaS : eau subantarctique de surface, EStS : eau subtropicale de surface.

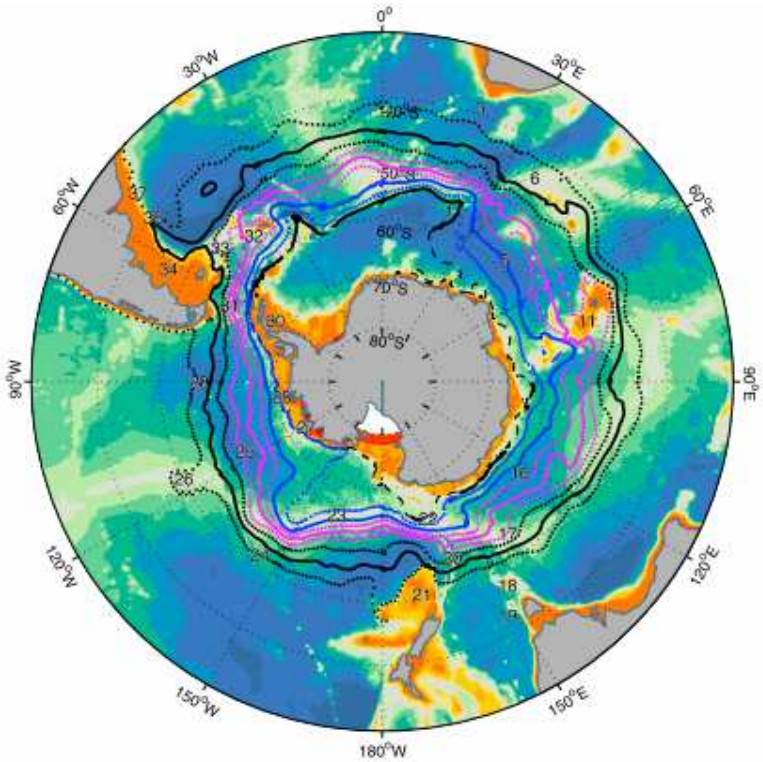


Figure I.9: Positions moyennes des fronts du courant antarctique circumpolaire (ACC) obtenues grâce aux hauteurs d'eau (source: Sokolov and Rintoul 2009). Du sud au nord, la limite sud de l'ACC (SB) en noir ; le front sud de l'ACC (SACCF) en bleu ; le front polaire (PF) en magenta ; le front subantarctique (SAF) en noir. La branche moyenne est indiquée avec une ligne continue alors que les branches sud et nord apparaissent en lignes pointillées.

Le continent Antarctique est entouré de glace de mer (la banquise) dont l'étendue présente une forte variabilité saisonnière. La banquise se forme durant l'hiver austral lorsque la température de l'eau de mer descend en dessous de -1.8°C. Elle atteint son étendue maximale en septembre et va progressivement fondre pendant l'été austral (Fig I.10). Une partie de la banquise ne fond jamais (banquise permanente) mais une autre est saisonnière. Cette zone couverte de manière saisonnière par l'avancée de la glace est appelée « Seasonal Ice Zone » (SIZ).

Cette stratification latitudinale des masses d'eaux s'accompagne d'une stratification verticale. Les eaux de surface sont géneralement plus chaudes et moins denses que les eaux plus profondes. Elles sont comprises entre la surface et la thermocline, discontinuité liée à un fort gradient vertical de température. La profondeur de cette couche de surface, appelée « couche de mélange » présente une forte variabilité spatiale et saisonnière (Fig I.11). La profondeur et les propriétés de la couche de mélange jouent un rôle important sur la productivité biologique car elles conditionnent la disponibilité en lumière et en nutriments influençant la croissance du phytoplancton (Sallée *et al.* 2010). Il s'agit donc d'un facteur déterminant de la structuration verticale du réseau trophique et de l'accessibilité aux ressources pour les oiseaux plongeurs (Charrassin & Bost 2001).

1.2. Le réseau trophique

La communauté de prédateurs supérieurs (oiseaux marins, phoques, cétacés) de l'océan Austral est probablement la plus importante numériquement au monde car elle bénéficie de fortes biomasses de leurs proies principales: le krill, les poissons et les céphalopodes (Croxall 1992). Cette abondance repose sur la simplicité des réseaux trophiques qui permet à une plus grande partie de la productivité totale d'atteindre des niveaux trophiques supérieurs par rapport aux autres écosystèmes (Warham 1996).

En été, les conditions sont favorables à la productivité primaire (lumière, température) et permettent le développement du phytoplancton (Smetacek *et al.* 2004). Cette saisonnalité se propage dans les réseaux trophiques et les consommateurs mettent à profit ce court été austral pour se reproduire.

La productivité primaire de l'océan Austral présente une forte hétérogénéité spatiale (Fig I.12) en liaison avec des structures océaniques complexes, la configuration géomorphologique et la dynamique de la glace de mer (Smetacek & Nicol 2005). En milieu pélagique, les blooms phytoplanctoniques persistants apparaissent le long des fronts (de Baar *et al.* 1995) et sont généralement initiés par des upwellings issus des interactions entre le courant circumpolaire antarctique et les structures topographiques de large échelle (Sokolov & Rintoul 2007). On distingue les zones oligotrophes (peu de nutriments, Concentration CHLA<0.1 mg/m^3), mésotrophiques (niveau de nutriments intermédiaire, CHLA=0.1–0.3 mg/m^3), eutrophiques (niveau élevé de nutriments, CHLA=0.3–1mg/m^3), et les eaux enrichies (CHLA>1 mg/m^3) (Kahru & Mitchell 2000).

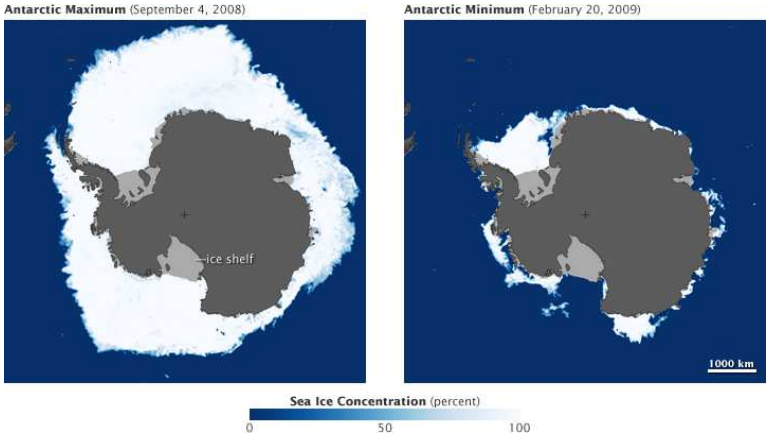


Figure I.10 : Variabilité saisonnière de l'étendue de glace de mer autour du continent Antarctique (source : http://earthobservatory.nasa.gov/).

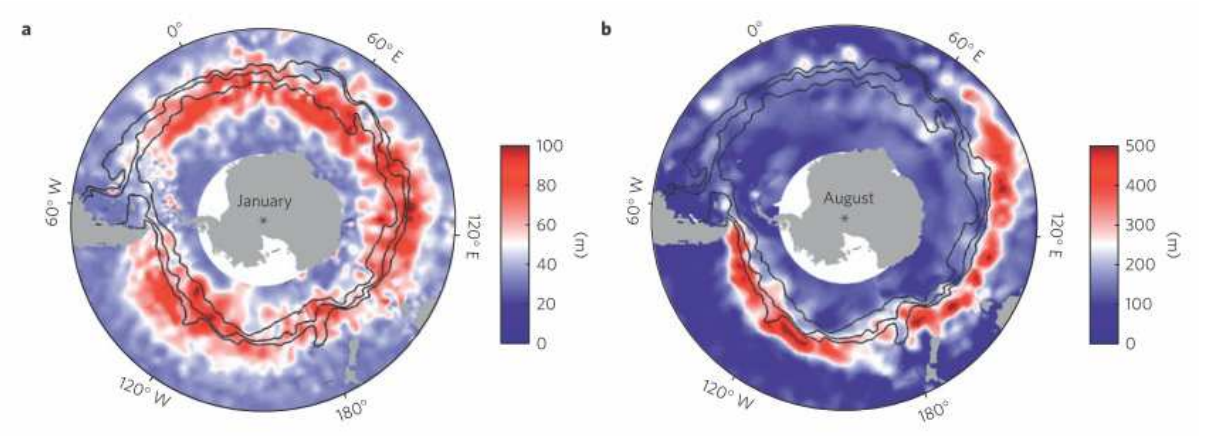


Figure I.11 : Hétérogénéité spatiale et saisonnière de la profondeur moyenne de la couche de mélange dans l'océan Austral (a) pendant l'été (janvier) et (b) pendant l'hiver (août). La position des principaux fronts est représentée. Source : Sallée *et al.* 2010

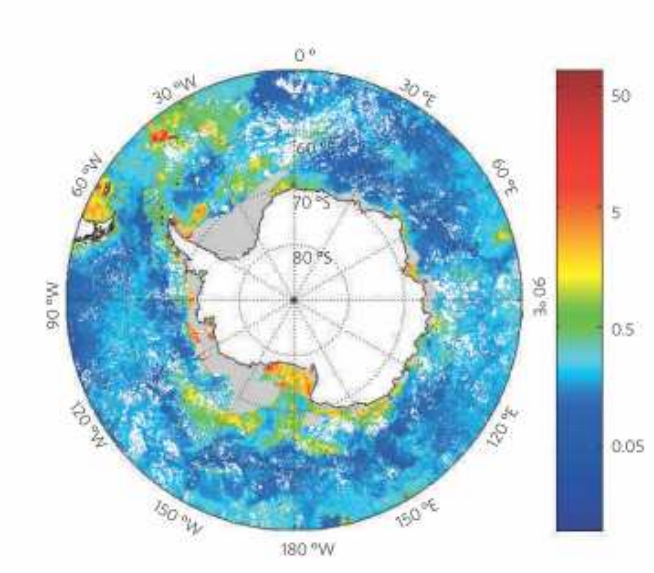


Figure I.12 : Image SeaWifs de la concentration en chlorophylle *a* de surface (mg/m^3) dans l'océan Austral, pendant l'été 2002 (source: Smetacek & Nicol 2005).

La production primaire des zones frontales (front polaire et front subantarctique) est associée à l'instabilité de moyenne échelle (Abbott *et al.* 2001 ; Strass *et al.* 2002) mettant à disposition des nutriments en surface, où les conditions de lumière sont favorables, par le mélange vertical associé aux tourbillons. Le fer mis à disposition lors des remontées d'eaux profondes ou la fonte des glaces joue un rôle clé sur la production primaire et l'initiation des blooms (de Baar *et al.* 1995).

A la variabilité spatiale s'ajoute une forte variabilité saisonnière marquée par des blooms phytoplanctonnique au printemps, lors du réchauffement et de la fonte de la glace de mer (Moore & Abbott 2002). Les concentrations en chlorophylle *a* sont maximales pendant l'été et minimales au milieu de l'hiver austral.

La production primaire de l'océan Austral supporte des biomasses élevées de copépodes, de salpes et petits euphausiacés. Les calmars, les poissons mésopélagiques bioluminescents de la famille des Myctophidés et les juvéniles de certains poissons benthiques sont également bien représentés en terme de biomasse et jouent un rôle important dans le réseau trophique (Fig I.13). Les myctophidés sont des proies bioluminescentes qui migrent verticalement dans la colonne d'eau et constituent la biomasse nectonique la plus importante en milieu subantarctique et subtropical et donc les proies préférentielles de nombreuses espèces de mammifères marins (éléphants de mer, otaries) et d'oiseaux plongeurs (manchots).

Les zones frontales sont généralement associées à une grande richesse spécifique d'oiseaux et de mammifères marins (Bost *et al.* 2009b).

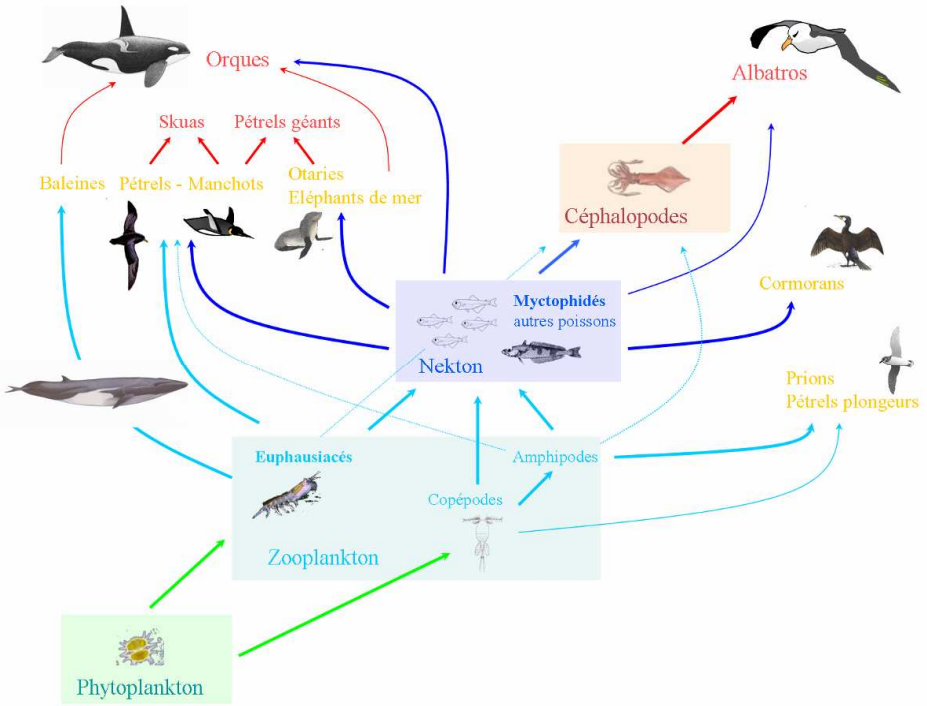


Figure I.13 : Représentation schématique simplifiée illustrant les principaux flux du réseau trophique de l'écosystème de l'océan Indien Austral, montrant l'importance des poissons myctophidés et des euphausiacés (Ridoux 1994).

En bordure du continent Antarctique, la SIZ est la région où la productivité primaire est la plus importante (Smetacek & Nicol 2005) car des micro-organismes et des éléments traces (comme le fer) sont relâchés pendant la fonte des glaces et stimulent la productivité primaire (Smetacek & Nicol 2005). Le réseau trophique comprend des salpes, des copépodes, des euphausiacés (krill), des larves de poissons, des poissons, des oiseaux et des mammifères marins. En été, le krill se rassemble en essaims, contenant des millions d'individus, qui se nourrissent du phytoplancton qui se développe dans les eaux ensoleillées et riches en nutriments en bordure de la banquise. Il joue un rôle clé dans cet écosystème car il constitue la base du régime alimentaire de nombreux poissons, oiseaux, phoques et baleines (Fig I.13 ; Hopkins *et al.* 1993) et domine les chaînes trophiques locales (Kerry & Hempel 1990). Nicol *et al.* (2000) ont montré que la production primaire, l'abondance du krill antarctique, de baleines et d'oiseaux marins se concentrent dans les zones ou l'étendue de la banquise est maximale en hiver, alors que les salpes sont plus abondants là où l'étendue de glace est minimale. Ils ont mis en evidence une forte activité biologique au sud de la SB-ACC.

1.3. Les oiseaux marins de l'océan Austral

L'océan Austral supporte une avifaune marine parmi les plus importantes en termes de biomasse et de diversité.

- Totalisant plus de 360 millions d'individus reproducteurs (Van Franeker *et al.* 1997), ces oiseaux sont répartis en 4 ordres principaux:
- les sphénisciformes (manchots),
- les procellariiformes (albatros, pétrels, pétrels plongeurs et océanites),
- les charadriiformes (skuas, sternes et goélands) et
- les pélécaniformes (cormorans).

Les deux premiers ordres dominent très largement la communauté, les procellariiformes en terme de diversité spécifique (Warham 1990) et les sphénisciformes en terme de biomasse (Williams 1995).

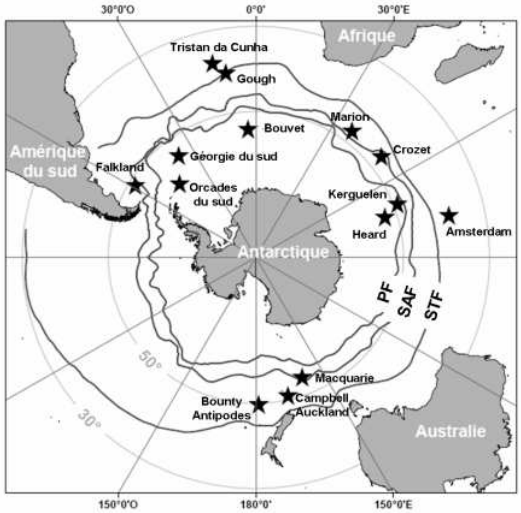


Figure I.14 : Carte représentant les terres et îles de l'océan Austral où nichent des populations d'oiseaux marins et leur position par rapport aux fronts (PF : front polaire, SAF : front subantarctique, STF : front subtropical).

Ces populations d'oiseaux marins nichent sur les continents bordant l'océan Austral mais aussi sur une vingtaine d'îles ou archipels situés en milieu subantarctique ou subtropical (entre 37°S et 60°S) (Fig I.14).

2. Les changements climatiques et océanographiques passés et présents

2.1. Le réchauffement climatique et la glace de mer

Les écosystèmes marins polaires sont particulièrement sensibles aux changements climatiques car une faible différence de température peut avoir des effets importants sur la dynamique de la glace de mer et ainsi déstabiliser tout l'écosystème (Smetacek & Nicol 2005).

Contrairement à la situation en Arctique, les tendances de concentration et d'étendu de glace de mer sont contrastées en Antarctique (Zwally *et al.* 2002). Les analyses basées sur des observations de localisation des baleiniers montrent que l'étendue de la glace s'est réduite de 2.8° de latitude entre les années 1950 et 1970 (de la Mare 1997). Cependant, cette étude est basée sur deux périodes distinctes pendant lesquelles des espèces différentes de baleines ont été chassées, introduisant probablement un biais dans les analyses. Une étude récente, basée sur un indice de l'activité phytoplanctonique, elle-même influencée par l'étendue de la glace, corrobore toutefois ces résultats, suggérant un déclin de 20% de l'étendue de glace depuis 1950 (Curran *et al.* 2003).

Cependant, il existe de fortes variations régionales (Fig I.15a). L'étendue de glace de mer a augmenté entre 1978 et 1998 en mer de Weddel, dans l'océan Pacifique et la mer de Ross alors qu'elle a diminué légèrement dans l'océan Indien et fortement dans le secteur de la mer de Bellingshausen-Amundsen (Zwally *et al.* 2002 ; Meredith & King 2005). L'ouest de la péninsule Antarctique est l'un des environnements qui subit les changements les plus rapides sur la planète (Turner *et al.* 2005). Dans cette région, la température des eaux de surface et des eaux de sub-surface a augmenté de 0.56°C par décennie entre 1951 et 2000 (Fig I.15b, Mayewski *et al.* 2009) et l'étendue de la glace de mer a fortement diminué (Gille 2002 ; Meredith & King 2005).

a b

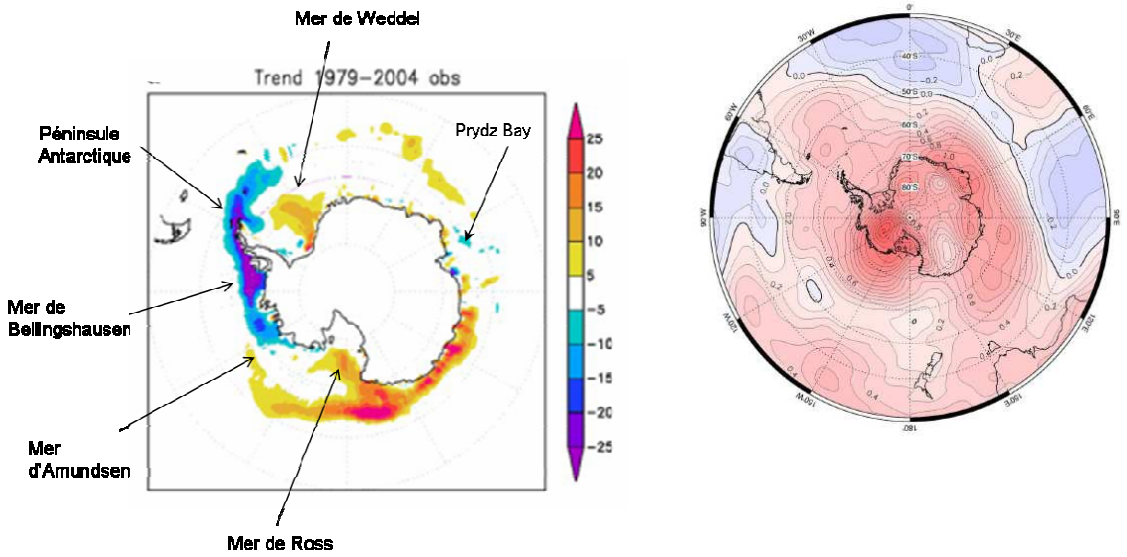


Figure I.15: Tendance moyenne annuelle de la concentration en glace de mer (en %) intégrée sur la période 1979–2004. (b) Tendances des températures à la pression 500 hPa montrant un réchauffement de la troposphère à 5 km entre 1979 et 2001. Les contours sont en °C/décennie. source :Turner *et al.* 2006.

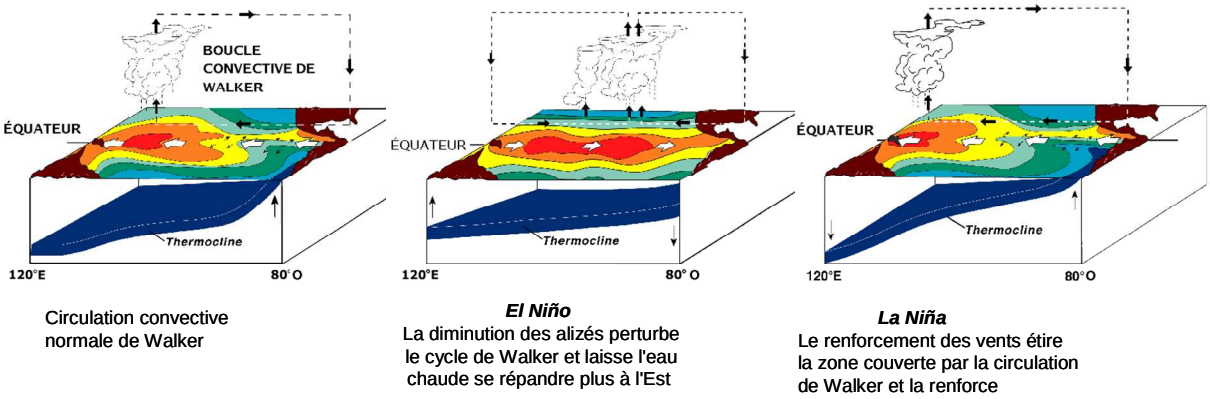


Figure I.16 : Schéma explicatif illustrant les différentes phases du phénomène ENSO dans l'océan Pacifique équatorial.

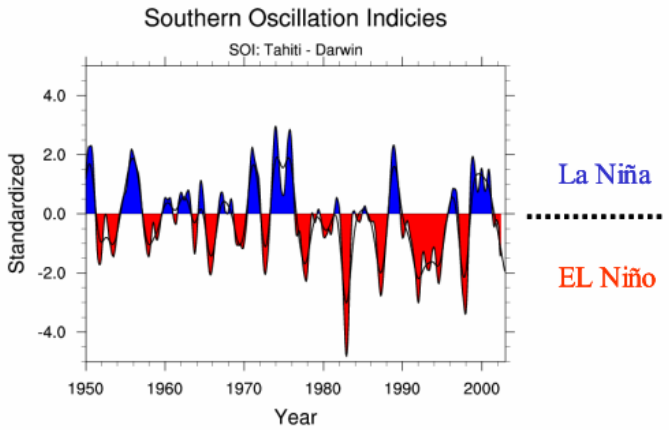


Figure I.17 : Série temporelle du SOI (source : http://www.cru.uea.ac.uk/cru/data/soi.htm.)

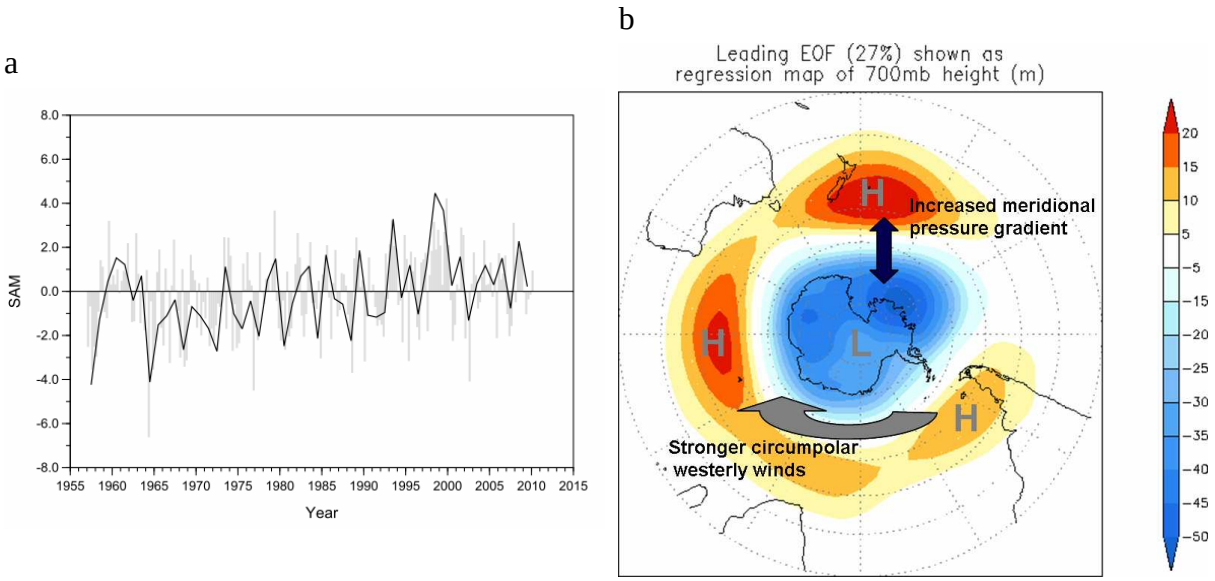


Figure I.18 : Evolution du SAM : moyennes annuelles (en noir) et mensuelles (en histogrammes grisés) (gauche) ; Différences de pression atmosphériques à l'origine su SAM et des régimes de vents d'ouest dans l'océan Austral (droite).

Ces variations inter-annuelles de la SST et de l'étendue de glace de mer sont intimement liées au phénomène ENSO (El Niño Southern Oscillation, Park 2004 ; Terray 2010).

2.2. Le phénomène ENSO

Le phénomène ENSO a pour origine le déplacement périodique de la circulation atmosphérique de Walker au dessus du Pacifique équatorial. Cette circulation à large-échelle est issues des différences de pressions atmosphériques entre le Pacifique Sud-Ouest (basses pressions) et la partie Est du Pacifique (hautes pressions) qui guident les alizés d'Est en Ouest dans le Pacifique, le long de l'équateur (Fig I.16A).
La situation El Niño correspond à un réchauffement de la température des eaux de surface de l'Océan Pacifique près de l'équateur. Ce phénomène contribue à des changements significatifs du climat à l'échelle globale. En temps normal, un anticyclone situé au milieu du Pacifique génère des vents de sud-est. Dans la zone équatoriale du Pacifique, ces alizés soufflant de l'Est entraînent les eaux chaudes superficielles vers l'Ouest tandis que les eaux froides profondes remontent au niveau des côtes du Pérou, c'est le phénomène d'upwelling.
Les eaux chaudes de surface (29°C sur 100 m d'épaisseur) réchauffent l'atmosphère : l'air monte et son humidité se condense en forte précipitations (Fig I.16B) ; les basses pressions produites entretiennent le flux des alizés. Le système s'auto-entretient et paraît stable. Le phénomène El Niño commence dès que ces alizés faiblissent. Il peut donc être relié à un affaiblissement temporaire, et très prononcé, de l'anticyclone présent au milieu du pacifique. Les eaux « chaudes » du Pacifique Ouest envahissent celle du Pacifique Est dont le niveau est plus bas si bien que le contraste thermique entre l'Ouest et l'Est s'atténue et le mécanisme d'upwelling s'arrête. Les hautes pressions tropicales diminuent et les alizés faiblissent encore plus. Les pluies se déplacent vers l'Est et le phénomène s'amplifie de lui-même. Les alizés peuvent même s'inverser et souffler alors vers l'Est. Cette situation dure environ 18 mois. Les côtes du Pérou s'appauvrissent en poissons et la pêche est sinistrée. Passé ce délai, les eaux froides se propagent vers l'ouest, c'est alors la fin du phénomène et le retour à la norme. La Nina correspond à une situation normale amplifiée, avec des upwellings plus intenses et des sécheresses ou des précipitations accrues Fig I.16C).

Le SOI (Southern Oscillation Index) est l'indice climatique permettant de suivre la variabilité inter-annuelle d'ENSO. Il est défini par la différence de pressions normalisées entre Tahiti et Darwin. Lors d'un évènement El Niño, le SOI est négatif, tandis que pendant La Niña il est positif (Fig I.17). Des connections entre l'oscillation ENSO et le climat austral ont été identifiées mais elles sont largement discutées car elles semblent faire intervenir plusieurs systèmes de dipôles (Kwok & Comiso 2002 ; Izumo et al. 2010). Terray 2010) a récemment démontré que ces connections se faisaient par l'intermédiaire des dipôles subtropicaux de l'océan Indien et Atlantique, qui seraient des précurseurs de la mise en place du phénomène El Niño avec un décalage d'environ 10 mois.
Le phénomène ENSO modifie considérablement l'équilibre océanique et s'étend à tout l'océan Austal à travers l'oscillation australe (Southern Oscillation).

Le dipôle Antarctique est un mode de variabilité dependent d'ENSO, responsable d'anomalie de glace de mer contrastée entre la mer de Bellingshausen–Weddell et les mers de Amundsen-Ross. Pendant les évènements La Nina, les tempêtes sont plus fréquentes, les températures sont plus chaudes et l'étendue de glace dans la mer de Bellingshausen-Weddell est réduite alors que les conditions sont plus froides en mer de Ross.
Le climat de l'océan Austral est complexe car aux oscillations du phénomène ENSO s'additionnent la variabilité du 'Southern Annular Mode' (SAM). Ces deux modes de variabilité covarient (Liu *et al.* 2004).

2.3. La variabilité du 'Southern Annular Mode' (SAM)

Le SAM est un indice climatique qui caractérise les modifications de la circulation troposphérique entre les hautes et moyennes latitudes de l'océan Austral. Il est défini par la différence de pressions entre ~65°S et 40°S (Fig I .18b) et reflète les modifications de la position méridionale et de l'intensité des vents d'ouest (Thompson & Wallace 2000). Les variations du SAM s'expliquent à la fois par la variabilité naturelle du système climatique atmosphérique et par l'augmentation des gaz à effet de serre agissant sur la température de l'air et la SST (Mayewski *et al.* 2009). Depuis les dernières décennies, le SAM montre une tendance significative à l'augmentation et les anomalies positives sont de plus en plus fréquentes (Fig I.19a), en particulier depuis les années 1970 (Thompson & Solomon 2002). Cette tendance a pour conséquence une intensification et un déplacement vers le sud des vents d'ouest aux hautes latitudes (50-60°S), ainsi qu'une intensification des upwellings vers 60°S et des turbulences atmosphériques et océaniques (Fyfe *et al.* 1999 ; Butler *et al.* 2007 ; Meredith & Hogg 2006 ; Lovenduski & Gruber 2005).

L'augmentation du SAM a conduit à un déplacement latitudinal vers le sud et une augmentation du transport de l'ACC et/ou de l'activité tourbillonnaire circumpolaire (Meredith & Hogg 2006 ; Fyfe & Saenko 2006). Les indices de polarité élevés indiquent des années où les SST sont relativement plus froides, l'étendue de glace de mer plus importante (Lovenduski & Gruber 2005) et les concentrations en chorophylle *a* plus faibles aux hautes latitudes de l'océan Austral (Butler *et al.* 2007). Il excerce également une influence sur les anomalies de profondeur de la couche de mélange, ce qui a des conséquences directes sur la productivité biologique (Sallée *et al.* 2010).

3. Prédictions futures des changements climatiques

Etant donné la complexité des interactions entre les différents paramètres physiques du système océan-atmosphère dans l'océan Austral (Fig I.19), prédire l'impact des changements climatiques et océanographiques sur les processus biologiques est un exercice périlleux (Clarke *et al.* 2007). On remarque que la glace de mer occupe une place centrale dans cet écosystème et que des modifications de sa dynamique pourraient avoir des conséquences sur tous les compartiments de l'écosystème.

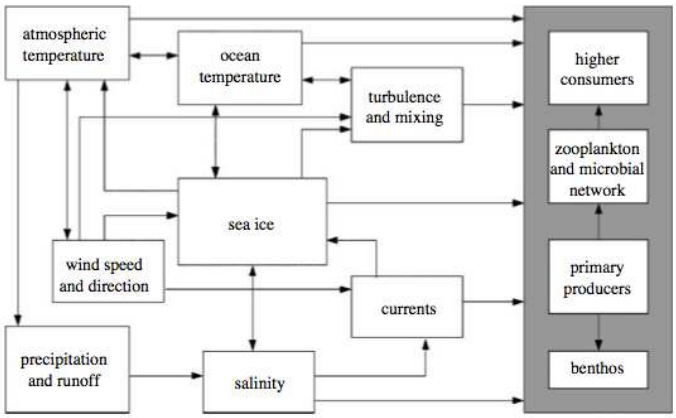


Figure I.19: Diagramme conceptuel illustrant les interactions à l'intérieur du système océan-atmosphère et le rôle des paramètres physiques sur la structuration des processus biologiques de l'océan Austral. source : Clarke *et al.* 2007

Les prédictions futures présentent une forte hétérogénéité spatiale et saisonnière car les forçages climatiques diffèrent d'une région à l'autre et en fonction des saisons. Par exemple, le réchauffement estival de l'Est de la péninsule Antarctique, attribué aux variations du SAM, est relativement bien pris en compte dans les modèles climatiques ; alors que le réchauffement hivernal à l'Ouest de la péninsule Antarctique est plus compliqué à modéliser car il fait intervenir un plus grand nombre de processus climatiques (Mayewski *et al.* 2009).

Les projections issues des modèles climatiques futurs forcés par les scénarios d'émission de gaz à effet de serre prédisent une augmentation des températures au cours du 21ème siècle, qui pourrait conduire à :

- Une **diminution de 33 % (± 9%) de l'étendue de glace de mer** et une augmentation de l'amplitude du cycle saisonnier d'étendue de glace de mer (Arzel *et al.* 2006 ; Liu & Curry 2010).
- Une augmentation de 25-50% des précipitations neigeuses dans plusieurs régions de l'Antarctique (Mayewski *et al.* 2009).
- Un affaiblissement (Gregory 2005) ou une intensification (Toggweiler & Russell 2008) de la circulation thermohaline. En effet, le devenir de la circulation océanique est actuellement débattu par les climatologues.
- Une élévation globale du niveau de la mer de 1 m d'ici 2100 en réponse à l'extension thermique des océans et à la fonte des glaciers aux moyennes latitudes et dans les régions polaires (IPCC 2007). Cependant, les modèles actuels ne permettent pas encore de connaître précisément l'effet du réchauffement prédit sur l' équilibre de masses d'eau et le niveau de la mer car cela fait intervenir des phénomènes complexes, difficiles à modéliser comme la dynamique régionale de la glace de mer (Mayewski *et al.* 2009 ; Hansen *In press*).

- Une augmentation de la fréquence des années de type El Niño (Timmermann *et al.* 1999).
- Une augmentation des index du SAM, en particulier en été et en automne (Thompson & Solomon 2002) et un allongement de la durée des phases positives (Miller *et al.* 2006). Cela se traduirait par des pressions atmosphériques plus faibles au dessus de l'Antarctique et plus fortes aux latitudes moyennes, créant un plus fort gradient de pression et donc une augmentation des vents d'ouest au dessus de l'océan Austral (Fig I.21). Les modèles prédisent une augmentation de la force du vent d'environ 25% et un déplacement vers le sud de 3.5° d'ici 2100 (Yin 2005 ; Fyfe *et al.* 2007).
- Une intensification et un déplacement vers le sud de l'ACC et de l'activité tourbillonnaire (Fyfe *et al.* 2007).

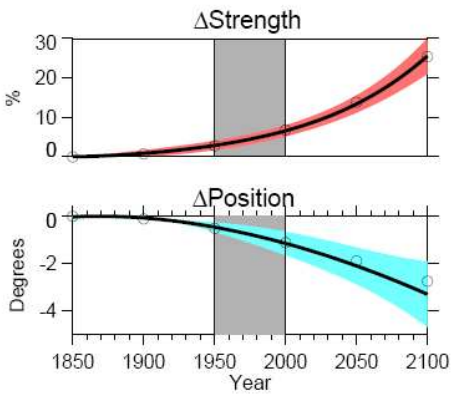


Figure I.20 : Simulations issues des modèles prédictifs futurs du GIEC montrant les changements d'intensité (haut) et de position (bas) des valeurs maximales des moyennes annuelles du vent zonal de surface dans l'hemisphère sud. La zone grisée correspond à l'intensification et à la migration vers le sud déjà obsevée pendant la période de réchauffement de l'océan Austral entre 1950 et 2000. Source : Fyfe *et al.* 2007.

4. Impact des changements climatiques sur les différents échelons du réseau trophique de l'océan Austral

L'étude de l'impact des changements climatiques sur les populations animales et végétales nécessite l'acquisition de données à long terme. Les études visant à comprendre l'effet du climat sur les populations marines en milieu pélagique ont commencé dans les années 1950 dans l'océan Austral, grâce à des campagnes en mer sur des navires océanographiques ou bien à terre sur les colonies d'oiseaux et de mammifères marins. Plus récemment, l'imagerie satellitaire a offert de nouveaux moyens de surveiller les paramètres physiques (SST, concentration en glace, etc…) et biologiques (chlorophylle *a*, couleur de l'océan) des océans de façon systématique.

4.1. La production primaire

La production primaire est fortement dépendante des conditions de lumière, de la température de surface de l'eau et des concentrations en nutriments de la zone euphotique. Le réchauffement actuel peut donc affecter les niveaux de production primaire en altérant certains de ces paramètres physiques. La réduction des remontées d'eaux profondes, froides et

riches en nutriments dans la zone euphotique peut entrainer une diminution de la production primaire (Behrenfeld *et al.* 2006). De même, l'apport d'eau douce provoqué par la fonte des glaces peut favoriser la formation d'une couche de faible densité en surface et réduire la production primaire en diminuant le mélange vertical (Behrenfeld *et al.* 2006). D'autre part, l'intensification des vents associée au réchauffement climatique peut favoriser la circulation verticale des masses d'eau et l'apport de nutriments en surface et donc la production primaire (Toggweiler & Russell 2008).

Dans l'océan Austral, des mesures *in situ* à long terme ont montré une diminution de la productivité primaire depuis la fin des années 1970 au niveau des îles de Prince Edward (Hunt *et al.* 2001). Bien que ces effets puissent être antagonistes et fortement variables en fonction des régions biogéographiques, les mesures de productivité primaire fournies par imagerie satellitaire indiquent une diminution à large échelle depuis 1999 (Behrenfeld *et al.* 2006). Des données *in situ* à l'échelle globale des océans suggèrent une diminution d'environ 1.5% par an depuis le début du siècle dans l'océan Austral (Boyce *et al.* 2010).

Par ailleurs, l'acidification des océans provoquée par l'augmentation du CO_2 dissout a probablement un effet important sur les communautés phytoplanctoniques, certaines espèces pouvant être favorisées au détriment d'autres (Hays *et al.* 2005).

4.2. Les échelons trophiques intermédiaires

L'impact des changements climatiques sur les échelons intermédiaires est très peu connu du fait des difficultés d'échantillonnage dans l'océan Austral. Les études se limitent presque exclusivement au krill antarctique. La sur-exploitation des grandes baleines et des phoques pendant la première moitié du 20ème siècle a probablement eu un effet positif sur cette espèce, en diminuant fortement la pression de prédation (« krill surplus hypothesis », Laws 1985). Cependant, les données à long terme indiquent une diminution de plus de 80% de l'abondance de krill en mer de Scotia[2] depuis les années 1970 (Atkinson *et al.* 2004). Cette zone abrite plus de 50% de la biomasse totale de krill et la diminution observée a été mise en relation avec le réchauffement des masses d'eau et les modifications de la dynamique de la glace de mer (Atkinson *et al.* 2004). Il semblerait que les salpes, qui occupent les régions moins productives de l'océan Austral et tolèrent des températures plus élevées, bénéficient du réchauffement actuel (Atkinson *et al.* 2004). L'étude Hunt *et al.* (2001) dans l'océan Austral Indien rapporte également une diminution d'abondance des communautés de zooplancton entre les années 1975 et 2000. En revanche, aucune tendance à long terme n'est connue sur les myctophidés.

4.3. Les prédateurs marins de l'océan Austral

L'impact des changements climatiques est mieux documenté sur les prédateurs marins de l'océan Austral. Les suivis démographiques à long terme (30-50 ans) conduits en Antarctique

[2] entre la Terre de Feu, la péninsule Antarctique et la Géorgie du Sud

et dans les îles subantarctiques ont permis de mettre en évidence des changements d'abondance, de phénologie et de distribution.
En terme d'**abondance**, de nombreuses populations d'oiseaux marins subantarctiques ont decliné dans les années 1970, suite au changement de régime provoqué par une augmentation des températures (Weimerskirch *et al.* 2003 ; Jenouvrier *et al.* 2005). Ce changement de régime est à l'origine d'un changement radical et durable d'abondance touchant différents niveaux trophiques à l'échelle régionale (Hunt *et al.* 2001 ; Weimerskirch *et al.* 2003). La plupart des populations d'oiseaux et de phoques ont fortement diminué avec un décalage temporel de 2 à 9 ans avec les changements de températures. Les populations d'éléphants de mer (*Mirounga Leonida*) ont diminué de plus de 30% entre les années 1950 et 1980 et se sont stabilisées depuis (Weimerskirch *et al.* 2003). Seules deux espèces ont vu leurs populations augmenter, l'otarie à fourrure subantarctique d'Amsterdam (*Arctocephalus tropicalis*) et le manchot royal de Crozet (Weimerskirch *et al.* 2003).
Parallèlement, de nombreuses populations d'oiseaux et mammifères marins de Géorgie du Sud se nourrissant de krill comme les otaries à fourrure antarctique (*Arctocephalus gazella*), les albatros à sourcils noirs (*Thallassarche melanophris*), les manchots papous (*Pygoscelis papua*) et les gorfous macaronis (*Eudypte chrysolophus*) ont décliné (Reid & Croxall 2001).
En Terre Adélie, la population de manchots empereurs (*Aptenodytes forsteri*) a chuté de 50% entre les années 1952 et 2000 (Barbraud & Weimerskirch 2001), suite à une période de réchauffement prolongée entrainant une diminution de l'étendue de la glace de mer.
En mer, des comptages réalisés dans la région de Prydz Bay (Antarctique) entre les années 1980/1981 et 1992/1993 ont montré une forte diminution de 5 espèces d'oiseaux marins nichant sur les îles subantarctiques (Woehler 1996).

Des changements **phénologiques** ont été observés chez les oiseaux marins antarctiques nichant en Terre Adélie (Barbraud & Weimerskirch 2006). Contrairement aux tendances observées en Hémisphère nord, ils ont tendance à arriver 9.1 jours plus tard et à pondre 2.1 jours plus tard, en moyenne, par raaport au début des années 1950 (Barbraud & Weimerskirch 2006). Ce retard a été mis en relation avec la diminution de l'étendue de glace de mer (12-20% entre 1950 et 2004) et l'augmentation de la durée d'englacement qui ont un effet négatif sur l'abondance et/ou l'accessibilité du krill et d'autres ressources marines essentielles à l'alimentation des oiseaux antarctiques (Barbraud & Weimerskirch 2006).

Des changement **d'aires de répartition** ont été mis en évidence à terre, notamment chez les manchots (Forcada & Trathan 2009). Depuis les années 1970, les colonies de manchots Adélie se sont déplacées vers le sud en Antarctique et les sites de reproduction en limite nord de répartition, ont pratiquement tous disparus (Emslie *et al.* 1998 ; Forcada & Trathan 2009). A l'inverse, les espèces de manchots à affinité plus chaudes (manchots papous et les manchots à jugulaire) ont étendu leur distribution en Péninsule Antarctique (Fraser *et al.* 1992).
Pour des raisons principalement logistiques, peu d'études ont montré des déplacements d'aires d'alimentation en mer. En effet, ceci nécessite des campagnes d'observation par

bateau à long terme ou des suivis télémétriques pluriannuels. Une étude récente conduite par Quillfeldt *et al.* (2010) a mis en évidence un déplacement vers le sud de l'aire de distribution hivernale des prions de Belcher (*Pachyptila belcheri*) nichant aux Falklands, grâce aux signatures isotopiques en carbone des plumes (une méthode indirecte de détermination des zones d'alimentation). Les ratios isotopiques en carbone ont montré que les prions passent plus de temps à s'alimenter au sud du front polaire depuis le rchauffement des masses d'eaux dans les années 2000 (92% en 2003-2005) comparé au début des années 1900 (45% en 1913-1915).

III. Déterminants de la distribution en mer des oiseaux marins

Les oiseaux marins sont totalement dépendants des ressources marines pour leur survie et leur reproduction. Ils passent 90 % de leur temps en mer à la recherche de nourriture et ne viennent à terre uniquement pour se reproduire. La distribution en mer des oiseaux marins répond à un ensemble de contraintes imposées par des facteurs écologiques intrinsèques et extrinsèques qui agissent conjointement.

1. Les déterminants intrinsèques

1.1. La capacité de déplacement

La taille des aires de répartition des espèces est fortement contrainte par leurs capacités de déplacement. Les oiseaux plongeurs ont des vitesses de déplacement 10 fois plus faibles que les oiseaux volants (Wilson *et al.* 1989), ce qui limite la taille de leurs aires de distribution. Cette limitation est compensée par leur aptitude à exploiter la dimension verticale en plongeant à la poursuite de leurs proies. Les coûts énergétiques associés aux déplacements sont très inégaux et les techniques de vol sont très diversifiées chez les oiseaux marins (Pennycuick 1982). Ils ont développé des adaptations morphologiques afin d'exploiter de façon optimale leur niche écologique. Par exemple, les albatros et les pétrels ont acquis de remarquables capacités au vol grâce à des adaptations morphologiques, comportementales et physiologiques (Pennycuick 1982) permettant de minimiser la dépense énergétique associée au vol (Weimerskirch *et al.* 2000b). La morphologie des albatros leur permet de voler en utilisant un vol plané dynamique qui utilise l'énergie du vent pour prendre de l'altitude, puis réaliser de très longs vols planés entre les vagues (Pennycuick 1982 ; Spear & Ainley 1997). Cette adaptation leur permet de se déplacer sur de longues distances comme en témoignent les déplacements circumpolaires effectuées par les albatros lors de l'année sabbatique (Croxall *et al.* 2005 ; HW données non publiées).

1.2. Les contraintes liées à la reproduction

Dans le cas d'animaux dont la biologie contraint à la dissociation spatiale entre le site de reproduction et les zones d'alimentation, on parle d'approvisionnement à partir d'une place centrale (Orians & Pearson 1979). Cette caractéristique biologique contraint les oiseaux marins à rayonner dans un périmètre autour de leur colonie pendant la période de reproduction (Weimerskirch *et al.* 1997). Ce périmètre varie d'une espèce à l'autre en fonction des capacités de déplacement et des capacités de jeûne des adultes pendant l'incubation et des poussins pendant l'élevage. Les contraintes énergétiques associées à la reproduction influencent largement les variations saisonnières de la distribution spatiale des oiseaux marins. Pendant la période de reproduction, de nombreuses espèces réduisent leur distribution pendant la période d'élevage du fait de la plus forte demande énergétique associée à l'approvisionnement du poussin (Weimerskirch *et al.* 1997).

1.3. La stratégie alimentaire

La stratégie alimentaire (type de proies, technique de pêche, etc…) détermine également leur distribution spatiale. Le grand albatros et le pétrel géant subantarctique sont deux exemples extrêmes illustrant le rôle clé des interactions trophiques sur la distribution spatiale des oiseaux. Pendant la saison de reproduction, les grand albatros se nourrissent principalement de calmars dont la distribution spatiale est très dispersée et souvent associée aux reliefs bathymétriques ; ils doivent donc parcourir de longues distances pour augmenter leur probabilité de rencontre avec les proies. Alors que les mâles de pétrels géants subantarctiques se nourrissent principalement de charognes trouvées à terre pendant la période de reproduction, ce qui restreint considérablement leur distribution spatiale (Gonzalez-Solis *et al.* 2008).

1.4. Les effets « mémoire » ou « culturels »

La distribution spatiale des oiseaux peut également être déterminée par des facteurs génétiques ou culturels, particulièrement chez les espèces longévives et philopatriques (Grémillet *et al.* 2004a). La fidélité aux zones d'alimentation d'un voyage à un autre ou d'une année sur l'autre suggèrent l'existence d'un effet « mémoire » lié à la connaissance du contexte océanographique et des zones d'alimentation les plus profitables. Pendant les premières années en mer, les jeunes individus se déplacent indépendemment des adultes et leurs déplacements sont gouvernés en partie par leur programme génétique (Sutherland 1998). Ils vont acquérir l'expérience nécessaire pour optimiser leur recherche alimentaire, avant de se reproduire. Chez les espèces qui s'alimentent en formant des groupes (les fous, les cormorants,…) l'information sociale transmise entre les individus d'une même population peut orienter la distribution des espèces vers les zones d'alimentations les plus favorables (Weimerskirch *et al.* 2010) et donner lieu à une ségrégation spatiale des zones d'alimentation de différentes populations pourtant proches géographiquement (Grémillet *et al.* 2004a). Ces effets auraient pour conséquence de limiter les aires de distribution en diminuant les trajets de types exploratoires.

2. Déterminants extrinsèques/ sélection d'habitat

2.1. L'environnement physique

Le climat influence la distribution spatiale des oiseaux marins à différentes échelles spatiales et temporelles. Une particularité des oiseaux marins est l'absence de barrières physiques à leur dispersion en mer. A large échelle, la plus forte contrainte pour les oiseaux volants de l'océan Austral est liée au régime des vents (Fig I.21).

Les vents forts soufflant dans les hautes latitudes (les 40èmes rugissants et les 50èmes hurlants) facilitent leur déplacement sur de grandes distances, alors que les oiseaux évitent les zones où les vents sont très faibles, comme le centre des gyres océaniques ou bien la zone de convergence intertropicale (Chown *et al.* 1998 ; Davies *et al.* 2010).

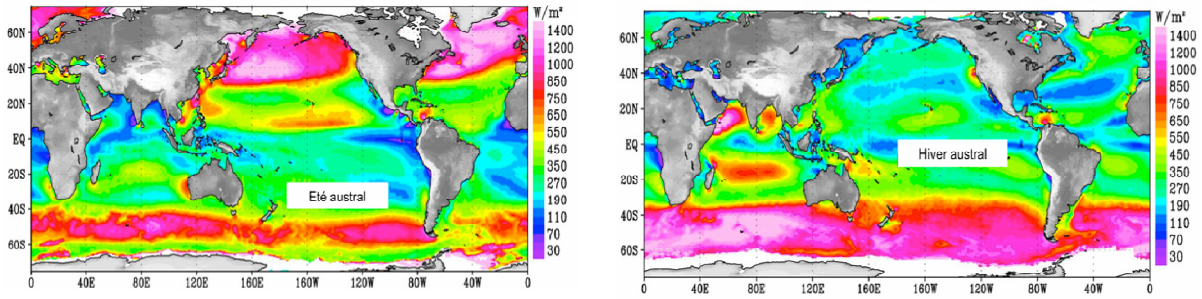


Figure I.21 : Image QuikScat de la force du vent a l'échelle mondiale pendant l'été et l'hiver austral. source: NASA/JPL, http://www.jpl.nasa.gov/

L'influence du vent est d'autant plus importante que la charge alaire (rapport entre le poids et la surface des ailes) est grande. Ainsi, il a été montré que la plus faible charge alaire des femelles de grand albatros, des albatros à sourcils noirs et des albatros à tête grise leur permet d'exploiter des zones où les vents sont moins forts (Shaffer *et al.* 2001 ; Croxall *et al.* 2005 ; Phillips *et al.* 2004). Des études récentes ont montré que les chemins de migration empruntés par certaines espèces d'oiseaux marins entre leurs zones de reproduction et leurs zones d'hivernage étaient principalement dictés par la direction et la force des vents (Gonzalez-Solis *et al.* 2009 ; Wakefield *et al.* 2009 ; Raymond *et al.* 2010).

Les préférences thermiques des espèces d'oiseaux marins déterminent également leur distribution à large échelle (Chown *et al.* 1998). On distingue des espèces à affinités chaudes, qui étendent leur répartition en milieu subtropical et des espèces à affinités froides, restreintes aux eaux antarctiques ou subantarctiques.

L'environnement influence également la distribution des oiseaux de façon indirecte et à une échelle spatiale inférieure, en structurant la distribution des ressources. Certaines structures océaniques comme les zones de fronts, de convergence ou de tourbillons favorisent l'agrégation des proies et permettent d'expliquer la distribution spatiale des oiseaux en milieu pélagique (Weimerskirch 2007 ; Bost *et al.* 2009b).

2.2. La distribution des ressources alimentaires (proies)

Les relations proies-prédateurs jouent un rôle déterminant dans la distribution spatiale des oiseaux marins. Les variations saisonnières des zones d'alimentation sont largement corrélées à la disponibilité en proies, et donc à la variabilité saisonnière de la productivité biologique de l'océan. Comme la distribution de nombreuses espèces proies est fortement dépendante des paramètres physiques dynamiques (courants, fronts, gradient thermique, etc…), les relations trophiques peuvent varier saisonnièrement et engendrer des changements de distribution.

2.3. La compétition intra et inter-spécifique

La présence de congénères ou d'individus d'espèces différentes sur les sites d'alimentation peut également jouer un rôle dans la sélection d'habitat au travers de la compétition (Schoener 1986). Dans un environnement où les ressources sont limitées, des ségrégations spatiales peuvent s'opérer sous l'effet de la compétition inter ou intra-spécifique (exclusion compétitive). Les pétrels géants sont un exemple de ségrégation spatiale intra-spécifique probablement liée à des phénomène de compétition: les femelles se nourrissent de proies pélagiques en mer alors que le mâles se nourrissent de charognes à terre (Gonzalez-Solis *et al.* 2000). L'intensité de cette compétition varie généralement en fonction de la taille des populations ; les individus nichant sur des colonies de grande taille doivent souvent voyager sur de plus longues distances pour trouver de la nourriture (Lewis *et al.* 2001). Ce phénomène est connu sous le nom de « Ashmole's halo »: les eaux entourant les colonies sont appauvries en proies du fait de la forte pression de prédation (Ashmole & Ashmole 1967; Birt *et al.* 1987).

2.4. Les interactions avec les bateaux

De nombreuses espèces d'oiseaux marins interagissent avec les bateaux et notamment les bateaux de pêche (chalutiers, palangriers) afin de se nourrir des déchets rejetés par les navires (Ryan & Moloney 1988) ou profiter de l'aspiration créée à l'arrière des bateaux. Ce comportement peut affecter la distribution en mer des oiseaux à faible échelle spatiale (10s km) et temporelle (quelques heures à quelques jours).

Pour conclure, les oiseaux marins constituent un modèle d'étude intéressant car (1) ils intègrent spatio-temporellement la variabilité du réseau trophique, (2) leur distribution est principalement gouvernée par des paramètres intrinsèques et des paramètres océanographiques associés à la distribution des ressources, (3) leur distribution en mer n'est pas contrainte par des barrières physiques ni par des phénomenes d'évitement de prédateurs et (4) les zones où ils concentrent leur effort de pêche reflètent la distribution et l'abondance de leur proies.

IV. Objectifs et plan de la thèse

Aux vues des changements climatiques en cours et des prédictions futures de l'évolution du climat, il est nécessaire de développer des méthodes permettant d'estimer l'impact des changements climatiques sur la distribution en mer des oiseaux marins de l'océan Austral. En effet, de nombreuses études menées à terre ont montré que les paramètres démographiques des populations répondent à la variations climatiques et océanographiques. Cependant, dans la plupart des cas, les mécanismes responsables de ces tendances démographiques interviennent en mer lorsque les oiseaux sont difficilement observables ; c'est pourquoi ils demeurent souvent hypothétiques. Des changements de disponibilité d'abondance ou de distribution des ressources sont souvent invoqués mais les données sont rares pour tester ces hypothèses.

Comme nous l'avons vu dans cette introduction, de nombreuses espèces de l'hémisphère nord ont répondu au réchauffement climatique passé en déplacant leurs aires de distribution vers le nord.

Dans ce contexte, mon travail de thèse a consisté à évaluer si l'impact des changements climatiques sur la distribution spatiale et l'utilisation de l'habitat des oiseaux marins était déjà détectable et/ou prévisible dans l'océan Austral. Ce travail a été possible grâce aux jeux de données uniques collectés par l'équipe « prédateurs marins » du Centre d'Etudes Biologiques de Chizé. Cette équipe coordonne de suivis à long terme d'observation en mer et de télémétrie depuis 20 ans dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) sur plusieurs espèces d'albatros, pétrels et manchots.

Les objectifs de la thèse étaient (1) d'étudier l'impact du réchauffement climatique passé sur la distribution en mer et l'abondance des oiseaux marins, (2) de caractériser les habitats exploités d'un point de vue océanographique et (3) de prédire la distribution future des habitats exploités en utilisant les projections issus des modèles climatiques futurs du GIEC. Nous nous sommes interessés à plusieurs espèces ayant des traits d'histoire de vie et des affinités climatiques contrastées afin d'évaluer leurs sensibilités aux changements climatiques.

La première étude vise à comparer la distribution et l'abondance de 12 espèces de procellariiformes entre les années 1980 et les années 2000 et d'étudier leur réponse au réchauffement des masses d'eau pendant cette période. Elle se base sur un jeu de données à long terme de comptages en mer réalisés par bateau le long de transects couvrant une distance de 4 000 km à travers un gradient latitudinal de températures très marqué entre les eaux tropicales et les eaux subantarctiques de l'océan Austral et Indien.

Les 2 études suivantes reposent sur des données acquises par télémétrie satellitaire ou géolocalisation. Les suivis de déplacements individuels permettent de caractériser les habitats océanographiques exploités afin de comprendre la réponse des oiseaux aux variations saisonnières ou inter-annuelles de l'environnement et prédire la distribution future des zones d'alimentation. L'objectif de la deuxième étude est de mettre en évidence les paramètres océanographiques qui gouvernent la stratégie de recherche alimentaire et le comportement en mer du pétrel à menton blanc (*Procellaria aequinoctialis*) de Kerguelen au cours de son cycle annuel, afin d'identifier les potentielles menaces auxquelles il doit ou devra faire face au

cours des prochaines années. La troisième étude vise à prédire la distribution future des zones d'alimentation du manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) de Crozet à partir des modèles d'habitat forcés par les projections futures des modèles climatiques.

Suivant le modèle actuel, cette thèse s'appuie sur 3 articles scientifiques rédigés en anglais, inclus sous forme de chapitres distincts car ils répondent indépendemment aux différents problématiques abordées au cours de cette thèse. Ils sont précédés d'un résumé de quelques pages en français et des perspectives de recherche et résultats complémentaires. Le chapitre 2 précédent les 3 articles est consacré à la description des données et à la justification des choix méthodologiques. Enfin, la discussion s'articule autour des principaux résultats issus des articles et s'interroge sur la sensibilité des oiseaux marins aux changements climatiques et les possibilités d'adaptation dans un monde changeant à une vitesse sans précédent.

Chapitre 2 : Outils et méthodes d'analyse

Les oiseaux marins fournissent un modèle d'étude idéal pour les études à terre car ils sont présents sur les colonies pendant toute la période de reproduction. C'est pourquoi, des suivis de populations à long terme ont été initiés depuis plus de 50 ans sur de nombreuses îles subantarctiques. En revanche les études en mer sont plus compliquées à mettre en œuvre et les séries à long terme sur la distribution des oiseaux marins sont beaucoup plus rares. Deux méthodes, complémentaires, permettent d'étudier la distribution des oiseaux en mer : les comptages par bateau en mer et le suivi télémétrique à l'aide d'appareil embarqués sur les animaux. Cette section décrit les intérêts et les limites de ces deux méthodes d'échantillonnage. Nous les avons utilisé pour répondre à des problématiques bien distinctes. Les comptages en mer nous ont permis d'étudier les variations temporelles de distribution et d'abondance d'une communauté d'oiseaux marins sur une large zone de l'océan Indien (article 1). Alors que les données de suivi télémétrique nous ont permis de caractériser l'habitat océanographique de deux espèces d'oiseaux marins de colonie et de statut reproducteur connus grâce à leurs trajets individuels (articles 2 et 3).

I. Sites d'étude

La première étude a été conduite au sud de l'océan Indien lors des traversées en bateau entre l'île de La Réunion et les archipels de Crozet et Kerguelen et les deux études présentées au chapitre 4 et 5 ont été conduites à Kerguelen et Crozet, respectivement (Fig I.1). Ces deux archipels, distants d'environ 1400 km, sont situés au sud ouest de l'océan Indien.
L'archipel de Crozet (46°15'S, 51°15'E) est constitué de 5 îles volcaniques (superficie totale de 360 km²) dans la zone polaire frontale.

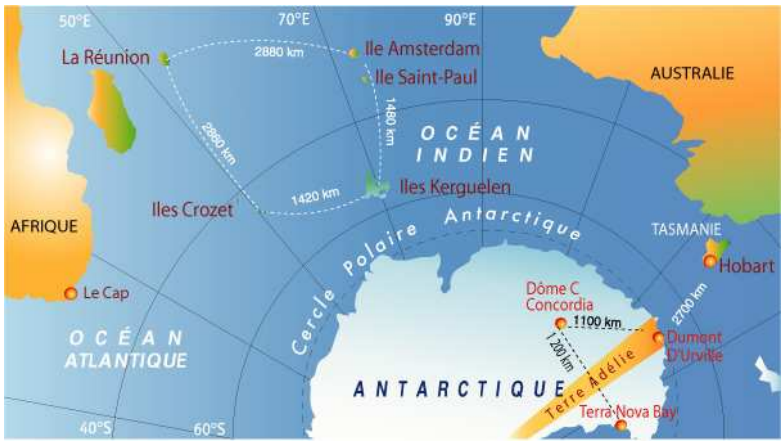


Figure II.1: Situation géographique des îles subantarctiques françaises : Crozet, Kerguelen, Amsterdam et St Paul

Beaucoup plus vaste (7000 km²), l'archipel Kerguelen (48°27'-50°S, 68°27'-70°35'E) est composé d'une île principale, la Grande Terre, couverte en partie d'une calotte glaciaire et entourée de 300 îles et îlots. Le plateau continental de l'archipel Crozet est réduit comparé à

celui de Kerguelen qui constitue le plus vaste plateau de l'océan Austral. Le climat de ces archipels est de type océanique froid, humide et particulièrement venteux.
La forte productivité et la diversité des masses d'eau entourant ces deux localités (Jacques & Tréguet 1986) sont probablement responsables de la grande richesse spécifique de ces îles, Crozet et Kerguelen abritant les communautés d'oiseaux de mer les plus diversifiées du monde (jusqu'à 36 espèces nicheuses) et parmi les plus grandes populations, estimées à plusieurs millions de couples reproducteurs (Jouventin *et al.* 1984 ; Weimerskirch *et al.* 1989).

II. Biologie des espèces

1. Généralités

Les albatros, les pétrels et les manchots sont philopatriques, c'est-à-dire qu'ils sont fidèles à leur site de reproduction. La période de reproduction (parades-accouplement-incubation-élevage du poussin) dure entre 4 et 5 mois chez la plupart des procellariiformes mais s'étend sur plus d'une année pour le grand albatros et le manchot royal. La synthèse de l'œuf unique est réalisée en mer lors de l'exode préposital (Warham 1990) qui fait suite aux visites prénuptiales (réoccupation des sites, parades, accouplements) et permet de constituer les réserves énergétiques nécessaires au jeûne lors de l'incubation. Pendant l'incubation, les parents se relayent, alternant des périodes de jeûne à terre (plusieurs jours) et des voyages alimentaires en mer pour restaurer leur condition. L'éclosion du poussin est suivie d'une période de garde, très contraignante énergétiquement, jusqu'à l'acquisition de l'indépendance thermique par le poussin (Warham 1990). Cette période est réduite à 2-3 jours pour la plupart des espèces à nidification hypogée. Pendant l'élevage du poussin, les parents alternent les voyages en mer et les périodes de garde où ils nourrissent et protègent le poussin. La durée des voyages alimentaires est plus courte que pendant la période d'incubation et s'allonge au fur et à mesure de la croissance du poussin. Ces allers-retours entre les sites d'alimentation en mer et la colonie représentent une contrainte importante. Certaines espèces adoptent une stratégie double en alternant des voyages courts destinés à nourrir leur poussin et des voyages longs pour restaurer leurs réserves (Weimerskirch *et al.* 1994). Les mâles et les femelles participent de manière égale au nourrissage du poussin. L'arrêt des soins parentaux induit le départ du poussin, qui va passer les premières années de sa vie en mer et ne reviendra sur sa colonie d'origine qu'une fois sa maturité sexuelle atteinte (4 à 6 ans).
Contrairement à la saison de reproduction, la période de non-reproduction (lorsque le poussin s'est envolé, après un échec de reproduction ou lors d'une année sabbatique) est beaucoup plus énigmatique. Non contraints par un retour à la colonie, les oiseaux se déplacent sur de plus vastes régions mais leur distribution en mer, leurs comportements et leur régime alimentaire sont peu connus. La plupart des espèces subantarctiques effectuent des migrations hivernales dans des zones éloignées de leur site de nidification.

2. Le Pétrel à menton blanc

L'étude présentée au chapitre 4 a été conduite sur l'archipel de Kerguelen, sur la colonie de pétrels à menton blanc du « Canyon des sourcils noirs » (Fig II.2).

Le pétrel à menton blanc appartient à la famille des Procellaridae (puffins et pétrels) de l'ordre des Procellariiformes.

Il niche sur la plupart des îles de l'océan Austral. Les effectifs de population ont été estimés récemment à ~106 700 individus à Crozet (Barbraud *et al.* 2008) et ~234 000 couples à Kerguelen (Barbraud *et al.* 2009). A Crozet, l'âge de première reproduction varie entre 4 et 7 ans (Barbraud *et al.* 2008).

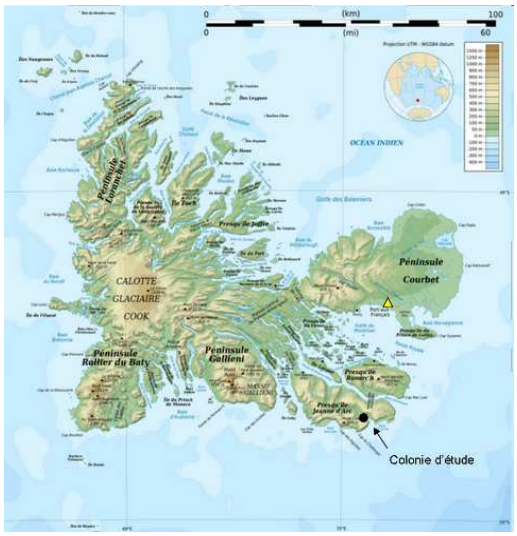


Figure II.2 : Localisation de la colonie d'étude sur l'archipel de Kerguelen, le triangle jaune correspond à la base de Port-aux Français.

Il s'agit de la plus grande espèce de pétrels nichant en terrier. Les terriers sont généralement regroupés en colonie et creusés profondément dans des sols couverts d'une végétation dense. La longueur des terriers varie de 1 à 2 m et ils se terminent par une chambre d'incubation. Le nid est parfois surélevé par rapport à l'entrée pour éviter les inondations car le sol est souvent gorgé d'eau (Fig II.3). Le terrier est réemployé d'une année à l'autre avec une fidélité de 80% (Bried & Jouventin 1999). Le retour sur les colonies a lieu début septembre (Fig II.3) et la ponte d'un œuf unique et sans remplacement a lieu entre début novembre et début décembre (Mougin 1970).

Figure II.3: Pétrel à menton blanc à l'entrée d'un terrier sur la colonie d'étude Description du cycle annuel du pétrel à menton blanc.

L'incubation est assurée à la fois par le mâle et la femelle qui alternent les voyages en mer pendant environ 58 jours. Le poussin est laissé seul au terrier dès son émancipation thermique qui survient au bout de 2 jours en moyenne. Les deux adultes alimentent alors simultanément le poussin jusqu'à l'envol, fin avril, après 96 jours d'élevage en moyenne. La mue se fait de façon progressive probablement pendant l'hiver. Le dimorphisme sexuel est très faible.

3. Le manchot royal

L'étude présentée au chapitre 5 a été menée sur l'île de la Possession sur l'archipel de Crozet (Fig II.4). Les manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus*) vivent en colonies denses (pour la mue et la reproduction) sur les îles subantarctiques entre 45° et 56°S. L'archipel de Crozet abrite la principale population mondiale avec environ 1 million de couples reproducteurs (soit 2/3 des effectifs mondiaux, Woehler 1995).

La reproduction du manchot royal se divise en 3 périodes et dure environ un an (Weimerskirch *et al.* 1992). Ils se reproduisent en moyenne 2 fois tous les 3 ans car la première année de reproduction se termine trop tard pour pouvoir mener à bien la saison de reproduction suivante. Le cycle de reproduction est décrit figure II.5. L'incubation a lieu au début de l'été austral (décembre-janvier), et les partenaires alternent des voyages en mer et des périodes de jeûne pour couver l'œuf pendant 56 jours. Une fois l'oeuf éclos, les adultes entrent dans la phase d'élevage qui va durer ~5 semaines (février-mars), jusqu'à l'émancipation thermique du poussin. Pendant cette période les adultes gardent le poussin et doivent s'alimenter activement en mer pour le nourrir et reconstituer leurs propres réserves énergétiques. Début avril, les poussins se rassemblent en crèche et les deux parents participent simultanément à l'alimentation du jeune pendant les 4-5 mois d'hiver. Le poussin émancipé part en mer en novembre-décembre et se reproduira pour la première fois à 5-8 ans. Les adultes muent toutes leurs plumes à terre pendant une période d'~1 mois avant de commencer un nouveau cycle de reproduction.

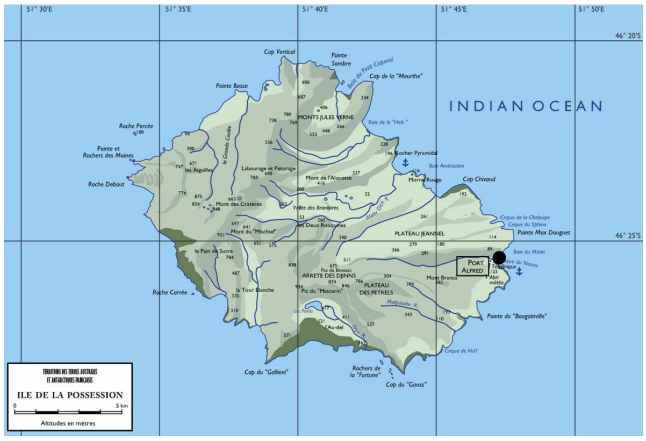


Figure II.4 : Ile de la Possession, archipel de Crozet. Le point noir correspond à colonie d'étude.

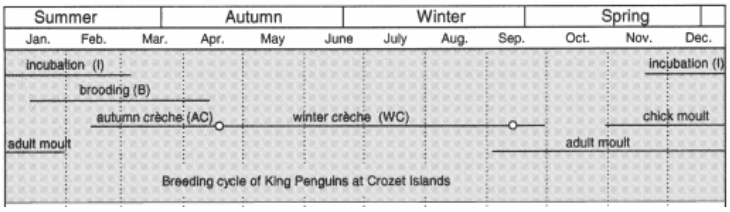


Figure II.5: Cycle de reproduction annuel du Manchot Royal de Crozet (source: Charrassin & Bost 2001).

La population reproductrice de l'île de la Possession est suivie depuis les années 1960 et les effectifs ont augmenté rapidement dans les années 1980. La stabilisation de la population à la fin des années 1980 a été attribuée au processus de densité-dépendance (Delord *et al.* 2004). Une forte chute est intervenue pendant la 2ème partie des années 1990 et la population semble augmenter à nouveau depuis 2002.

III. Méthodes d'échantillonnage I : les observations en mer par bateau

Utilisés depuis les années 1930, les comptages en mer étaient le seul moyen d'étudier la distribution spatiale des oiseaux marins. Depuis les années 1970, des suivis à long terme ont été initiés dans différents écosystèmes marins afin de suivre l'évolution de l'abondance, la distribution et/ou la composition des communautés d'oiseaux marins (Tableau I.1).

Région	**Série temporelle**	**Références**
Mer du Nord	1980-1985/1990-1995	Grandgeorge *et al.* 2008
Atlantic nord est	1980-2003	Wynn *et al.* 2007
Golfe de Gascogne	1974-2000	Hemery *et al.* 2008
Courant de Californie	1987-1998	Hyrenbach & Veit 2003 Oedekoven *et al.* 2001
Alaska	1996-2003	Yen *et al.* 2005
Mer de Bering	1977-2004	Wahl *et al.* 1989 ; Jahncke *et al.* 2008
Canada	1970-2008	Gaston *et al.* 2009
Antarctique (Prydz Bay)	1980-1993	Woehler 1996
Océan Indien sud ouest	1978-1989/2002-2010	Notre étude

Tableau I.1: Principales études à long terme d'observations en mer rapportant des changements d'abondance, de distribution ou de communautés d'oiseaux marins pélagiques.

Le suivi à long terme le plus régulier sur une large échelle spatiale est celui conduit depuis 1987 dans le courant de Californie (Veit *et al.* 1996 ; Hyrenbach & Veit 2003). Les comptages d'oiseaux marins ont lieu de façon systématique sur des transects couvrant une zone de 300 000 km^2 (6 transects parallèles de 470 à 700 km de long) dans le cadre du programme CALCOFI (California Cooperative Oceanic Fisheries Investigation), qui étudie les propriétés physiques, chimiques et biologiques du courant sud Californien depuis les années 1950.

Les données de comptages en mer à partir de navires océanographiques permettent d'étudier :

- la distribution et l'abondance des oiseaux en mer
- le comportement en mer et autour des bateaux
- les relations avec l'environnement et
- les communautés d'oiseaux et de mammifères marins et les interactions interspécifiques

Ils fournissent des informations à l'échelle des communautés et incluent des individus de toutes classes d'âges (juvéniles, immatures et adultes) qui se reproduisent dans différentes localités (Ballance 2007).

L'étude présentée au Chapitre 3 s'appuie sur des données de comptages en mer récoltées à bord des 'Marion Dufresne' I et II, navires logistiques et océanographiques reliant l'île de La Réunion aux bases subantarctiques de Crozet, Kerguelen et Amsterdam plusieurs fois par an (Fig II.6).

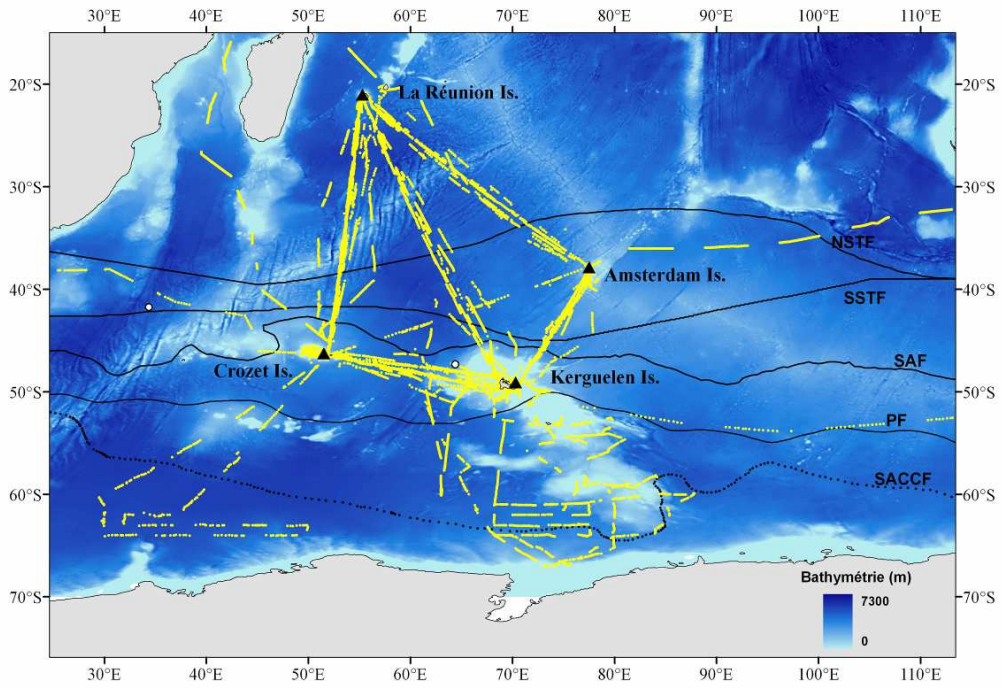


Figure II.6 : Transects d'observation en mer réalisés à bord du Marion Dufresne I et II depuis 1979 dans l'océan Indien et Austral. Chaque point correspond à une station de comptage et la discontinuité des segments d'observation est due aux périodes de nuit. La bathymétrie est visible en fond de carte ainsi que la position des principaux fronts. Ces trajets ont été réalisés principalement pendant les mois d'été austral (novembre, décembre, janvier, février) et certains pendant l'hiver (août, septembre).

Les comptages en mer d'oiseaux et mammifères marins ont débuté en 1978 (Stahl *et al.* 1996) et se sont poursuivis jusqu'en 2010 avec une période d'interruption entre les années 1986 et 2000. Le caractère opportuniste de ces campagnes de suivis en mer est associé à des contraintes d'échantillonnage. Les traversées ont lieu de façon régulière dans le temps mais pas toujours dans l'espace. Les routes empruntées peuvent varier, ainsi que la position latitudinale des transects d'observation effectués de jour. Les transects entre les îles de La Réunion, Kerguelen et Crozet ont été les plus fréquemment réalisés aux mois de novembre et décembre ; nous nous sommes donc limités à ces trajets pour la comparaison décennale présentée au chapitre 3. Grâce aux comptages réalisés au début des années 1980 et ceux effectués depuis les années 2000, nous avons pu comparer la distribution et l'abondance des oiseaux marins entre ces 2 périodes séparées de 20 ans (chapitre 3, article 1).

1. Les protocoles d'observation en mer

Le protocole d'observation standard le plus utilisé est celui du « strip transect » recommandé par Tasker *et al.* 1984. Cette méthode consiste à compter les oiseaux qui entrent dans un périmètre donné (typiquement 300 m) lorsque le bateau fait route .

Elle permet de calculer des densités d'oiseaux, et repose sur 2 hypothèses importantes : (1) la largeur de la bande d'observation est maintenue constante, et (2) tous les oiseaux entrant dans ce périmètre sont détéctés. La présence de 2 observateurs simultanés par comptage est nécessaire à la validation de la dernière hypothèse (Spear *et al.* 2004). Les observations peuvent être faites en continu ou bien en « snapshot », c'est-à-dire pendant un laps de temps défini (e.g. 3-, 5-, 10-minutes).

Deux catégories d'information sont collectées pendant les comptages : celles relatives aux oiseaux (identification de l'espèce, nombre, comportement) et celles relatives à l'observation (position, nom de l'observateur, type d'effort d'observation, conditions d'observation, etc…).

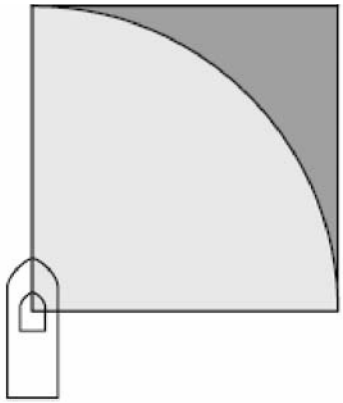


Figure II.7 : Schéma de la méthode du « strip transect » : comptage de 10 minutes toutes les heures dans une bande de 300 m sur le quart présentant la meilleur visibilité.

Dans le cadre de l'étude présentée au chapitre 3, nous avons utilisé deux types de comptages de type « snapshot » effectués toutes les heures pendant la journée :

- Un comptage de 10 minutes en passerelle dans le quart avant du bateau qui présente la meilleure visibilité, sur une bande de 300 m (Fig I.7).
- Un comptage instantané à l'arrière du bateau consistant à compter les oiseaux suiveurs à un instant t.

Les individus sont identifiés au niveau taxonomique le plus précis mais certaines espèces sont difficiles à distinguer en mer donc nous avons dû les regrouper ; c'est le cas des pétrels géants (antarctique et subantarctique) et des prions, par exemple.

Nous avons sélectionné les comptages effectués lorsque la vitesse était supérieure à 8 nœuds, la visibilité supérieure à 300 m et la houle inférieure à 4 m, afin de standardiser les conditions d'observation.

Dans les années 1980, les comptages ont été réalisés à bord du Marion Dufresne I, alors que depuis 1995 ils sont effectués sur le Marion Dufresne II. Ce changement de navire a coincidé avec un changement de protocole d'observation. Le comptage de 10 minutes dans le quart avant du bateau était fait sans restriction de largeur de la bande d'observation. Les oiseaux étaient comptés au-delà de la bande de 300 m, contrairement au protocole en vigueur depuis les années 2000. Les biais associés à ce changement de protocole sont développés dans le paragraphe 2. De plus, dans les années 1980, les comptages étaient fait (1) en continu et regroupés par tranche de 10 minutes en milieu tropical, (2) toutes les 20 minutes au niveau des pentes continentales ou des zones frontales et (3) toutes les 30 minutes le reste du temps. Nous avons donc ré-échantilonné les stations des années 1980 en gardant une station toutes les 40 minutes afin d'être en accord avec le protocole des années 2000 et réduire l'autocorrélation temporelle des comptages.

Parmi les 12 espèces d'oiseaux marins étudiées, 10 sont considérées comme « suiveuses », nous avons donc utilisé le comptage instantané à l'arrière du bateau pour les comparaisons

décennales d'abondance et de distribution (ce choix méthodologique est justifié dans le paragraphe 2). Les deux autres espèces (pétrel soyeux et pétrel bleu) n'ont pas tendance à suivre les bateaux, donc nous avons utilisé le comptage de 10 minutes à l'avant du bateau.

2. Les sources de biais

- La détéctabilité

La probabilité de détection des oiseaux varie en fonction des espèces et des milieux considérés (Tasker *et al.* 1984 ; Barbraud & Thiebot 2009) car des facteurs morphologiques (la taille, la couleur), comportementaux (grégaire/solitaire) et météorologiques (couverture nuageuse, brouillard, etc…) peuvent influencer la détectabilité. Par exemple, la présence du bateau peut entrainer une réponse comportementale (attraction/répulsion) (Ryan & Moloney 1988 ; Borberg *et al.* 2005) qui va affecter les estimations d'abondance de certaines espèces. Cependant, l'effet de ces facteurs est relativement constant d'une année sur l'autre et induisent donc un biais systématique.

En revanche, l'identité des observateurs induit un biais non-systématique étant donné que les capacités d'observation (acuité visuelle, connaissance des espèces à reconnaître,…) peuvent varier en fonction des observateurs et donc des années (Van der Meer & Camphuysen 1996). Cependant, ce biais est minimisé par la présence d'observateurs expérimentés et une période d'apprentissage pour les nouveaux observateurs.

Au-delà des biais liés à la détectabilité des oiseaux, le choix de la méthode de comptage est importante pour minimiser les biais associés au comportement des oiseaux vis-à-vis des bateaux.

- Les comptages multiples d'oiseaux suiveurs

Le comportement des oiseaux suiveurs est susceptible de conduire à une sur-estimation de l'abondance estimée à l'avant du bateau pendant une période de 10 minutes car un même oiseau peut tourner autour du bateau et rentrer dans le quadrat d'observation à plusieurs reprises (Spear *et al.* 1992). Des méthodes ont été proposées afin de corriger ces estimations, mais cela nécessite de noter la direction et la vitesse de l'oiseau par rapport à celles du bateau (Spear *et al.* 1992), informations dont nous ne disposons pas.

La durée pendant laquelle les oiseaux suivent le bateau est assez mal connue et variable entre les espèces. Une étude préliminaire a été réalisée en décembre 2008, afin d'estimer cette durée d'interaction en chronométrant les individus entre le moment où ils arrivent et celui où ils quittent le navire. Cette étude a montre que la plupart des espèces étudiées ont tendance à suivre le bateau pendant une durée variant de 5 à 20 minutes (Fig II.8). La durée d'interaction du grand albatros est supérieure (~40 min) et présente une forte variabilité inter-individuelle. En effet, nous savons que certains albatros peuvent suivre les bateaux pendant plusieurs jours (H. Weimerskirch Pers. Com.).

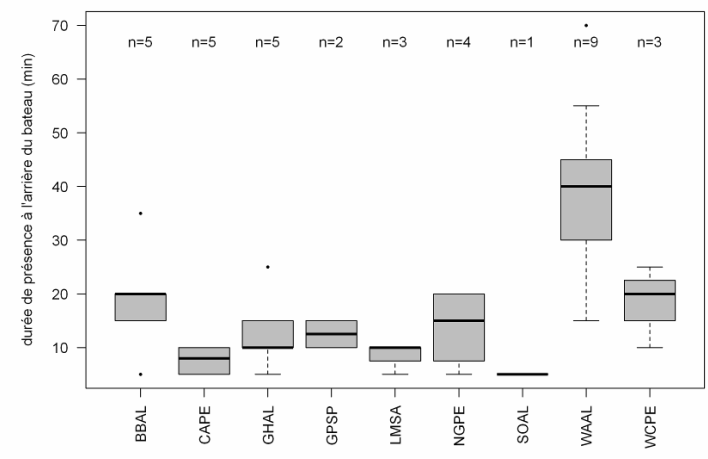


Figure II.8 : Durée d'interaction moyenne (+/- SD) de 9 espèces d'oiseaux subantarctiques à l'arrière du Marion Dufresne II.
BBAL : Albatros à sourcils noirs, CAPE : Damier du Cap, GHAL : Albatros à tête grise, LMSA : Albatros fuligineux à dos clair, NGPE : Pétrel géant subantarctique, SOAL : Albatros fuligineux à dos sombre, WAAL : Grand Albatros, WCPE : Pétrel à menton blanc. (données récoltées par JB Thiébot – nov 2008).

Aux vues de ces résultats, la fréquence des comptages (toutes les heures) de notre protocole devrait permettre de minimiser l'autocorrélation temporelle des données.
Nous avions aussi pu remarquer que la relation entre le nombre d'oiseaux suiveurs à l'arrière du bateau et le nombre d'oiseaux comptés à l'avant était très variable en fonction des années. Il semblerait que cela dépende de l'aptitude des observateurs à noter et identifier les individus « suiveurs » lors des comptages réalisés pendant 10 minutes à l'avnat du bateau.

- **Le changement de protocole**

Le changement de protocole entre les années 1980 et les années 2000 affecte uniquement les deux espèces non-suiveuses : le pétrel soyeux et le pétrel bleu, pour lesquelles nous avons utilisé les comptages de 10 minutes à l'avant du bateau. Ce comptage était fait sans restriction de distance d'observation dans les années 1980 alors qu'il se limite à une largeur de 300 m depuis les années 2000.
Cependant, l'étude menée par Barbraud & Thiebot 2009) a montré que la probabilité de détection des petits pétrels était de 0.69 (SE = 0.09) à l'intérieur de la bande des 300 m (Fig II.9).

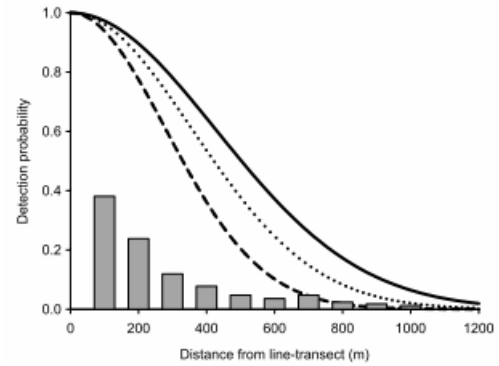


Figure II.9 : Fonction de probabilité de détection pour une largeur strip half-width de 1200 m pour les espèces de grande taille (ligne pleine), de taille moyenne (ligne pointillée) et petite taille (tirets). Les histogrammes indiquent la proportion d'oiseaux détectés sur le nombre total (Barbraud and Thiebot 2009).

Etant donné que ce biais ne concernait que 2 espèces, nous avons inclu un facteur « METHOD » dans les modèles et interprêté les résultats en gardant en mémoire une possible sur-estimation des abondances de ces 2 espèces pendant les années 1980 (Article 1).

Finalement, toutes ces raisons nous ont conforté dans le choix d'utiliser les comptages instantanés effectués à l'arrière du bateau, qui permettent de (1) minimiser les comptages multiples d'oiseaux suiveurs et (2) comparer les données d'occurrence et d'abondance

obtenues avec le même protocole entre les deux décennies (changement de protocole à l'avant du bateau).

3. Comparaison décennale d'abondance et de distribution

L'analyse des données d'observation en mer a été effectuée dans un cadre bayésien car il offre une plus grande flexibilité quant à la spécification des modèles. En effet, le choix de la distribution des données (normale, poisson, binomiale,…) a une influence considérable sur les capacités de prédictions des modèles (Potts & Elith 2006). L'approche bayésienne est de plus en plus utilisée en écologie pour répondre à des problèmes complexes : « *Why environmental scientists are becoming Bayesians* » (Clark 2005). Nous avons utilisé des modèles hiérarchiques (modèles linéaires mixtes) afin de mettre en évidence des changements de distribution et/ou d'abondance chez les 12 espèces d'oiseaux marins les plus fréquemment rencontrées dans la zone d'étude. Les équations des modèles utilisés et leur spécification sont détaillées dans l'article présenté au chapitre 3, par conséquent, les méthodes décrites dans l'article ne seront pas reprises.

Une des particularités des données d'observation en mer d'oiseaux marins réside dans un nombre important de zéro (comptage avec 0 individu d'une espèce donnée) du fait de la grande mobilité des oiseaux et de leur large distribution spatiale en milieu océanique. Ainsi, la comparaison décennale a nécessité de modéliser correctement le nombre et l'origine des zéros. Or, les modèles mixtes fréquentistes actuels ne permettent pas de spécifier des distributions zéro-enflées de type négative binomiale (Zero-Inflated Negative Binomial). Nous avons donc utilisé la méthode bayésienne comme un outil permettant (1) de spécifier des distributions ZINB grâce à des modèles à mélange, (2) de prendre en compte un certain nombre de biais associés à la méthode d'échantillonnage (observateurs multiples, échantillonnage irrégulier,…) et (3) d'estimer des intervalles de confiance robustes. Le principe du modèle à mélange est illustré sur la figure 2 de l'annexe 1.

Les processus à l'origine d'observations durant lesquelles aucun oiseau n'est dénombré (zéros) doivent être modélisé explicitement. En effet, pour pouvoir attribuer les différences d'abondance entre années ou décennies à un changement de taille des populations et pas à un changement de probabilité de détection, il faut être en mesure de distinguer correctement les "vrais" des "faux" zéros (MacKenzie *et al.* 2002). Les vrais zéros (absences) sont généralement associés à des processus écologiques (compétition, faible qualité d'habitat), aux traits d'histoires de vie de l'espèce, ou bien simplement au hasard car l'espèce ne sature pas complètement son habitat (Martin *et al.* 2005). Les faux zéros émergent, quant-à-eux, lorsque la probabilité de détection de l'espèce est faible ou lorsque l'échantillonnage n'est pas suffisant (zone trop petite ou durée d'observation trop courte comparée à l'échelle spatiale et temporelle à laquelle se déplace l'espèce) (Martin *et al.* 2005). Dans le cas d'une espèce qui est temporairement absente d'un site, la source du zéro dépend de l'objectif de l'étude. Si l'on s'intéresse à l'effet des conditions environnementales à un instant t, ce zéro sera considéré comme un vrai zéro. En revanche, si l'on s'intéresse à l'occupation du site sur une échelle temporelle plus longue, comme c'est le cas dans notre étude, ce zéro sera considéré comme un faux zéro.

Les modèles à mélange de type “zéro enflé” permettent de prendre en compte une sur-représentation d'observations nulles auxquelles les lois statistiques plus classiques (distribution de Poisson, distribution binomiale négative) ne s'ajustent pas de manière satisfaisante. Ces zéros sont alors pris en compte via un mélange de deux distributions statistiques : une distribution uniforme correspondant à une véritable absence (vrai zéro) et une distribution de type Poisson ou binomiale négative (faux zéro). Séparer faux et vrai zéros fait appel à un processus Bernoulli permettant d’estimer la probabilité de détection de l’espèce. Dans le cas où l'espèce est détectée, son abondance est alors modélisée par une distribution classique pour données de comptages ; dans le cas présent une distribution binomiale négative. L'intérêt des modèles à mélange est d'estimer la probabilité de détection et l’abondance en même temps, et donc de tenir compte de toutes les incertitudes associées aux différents processus ayant générés les données de comptages. La figure 3 de l’annexe 1 montre que le modèle ZINB s’ajuste correctement à la distribution de nos données.

IV. Méthode d’échantillonnage II : la télémétrie et la géolocalisation

Depuis la première pose de balise Argos sur des grands albatros à Crozet en 1989 (Jouventin & Weimerskirch 1990), les appareils éléctroniques permettant de localiser les animaux sur terre et en mer se sont largement développés (balise Argos, GPS, géolocateurs). La miniaturisation des appareils a progressivement permis l’équipement d’espèces de plus petites tailles et pendant de plus longues périodes. La géolocalisation par la lumière s’est développée au cours des années 1990, offrant la possibilité de suivre les oiseaux pendant de longues périodes et de déterminer ainsi leurs aires de distribution hivernales, jusqu’alors limitée aux reprises de bagues (Wilson *et al.* 1992 ; Grémillet *et al.* 2000 ; Phillips *et al.* 2004). Les données issues de suivis télémétriques nous renseignent au niveau individuel sur :

- les déplacements
- le comportement en mer (recherche en zone restreinte – ARS,..)
- les budgets d’activité (temps passé sur l’eau versus en vol)
- l’influence de l’environnement sur les modes de déplacements, l’activité ou les budgets temps.

Ils permettent de comparer les paramètres de déplacement et les aires de distribution d’individus dont la colonie d’origine, le statut reproducteur, le sexe et l’âge peuvent être connus. Nous avons utilisé deux types d’appareils pour décrire les variations saisonnières ou inter-annuelles d’utilisation d’habitat et d’activité des deux espèces d’oiseaux marins étudiées pendant cette thèse : des balises Argos reposant sur la télémétrie satellitaire et des géolocateurs (GLS) basés sur l’enregistrement de la lumière ambiante.

1. Le suivi satellitaire - les balises Argos

« Argos avait reçu l'épithète de Panoptès (Πανόπτης, « celui qui voit tout ») car il avait 100 yeux, répartis sur toute la tête, ou même sur tout le corps selon certains auteurs. Il y en avait en permanence 50 qui dormaient et 50 qui veillaient, de sorte qu'il était impossible de tromper sa vigilance. »

- Principe de la localisation satellitaire Argos

Les balises Argos ou PTTs (Platform Terminal Transmitters) sont des émetteurs qui envoient des signaux radioéléctriques brefs en continu à une fréquence donnée. Ces signaux de fréquences sont captés par 3 satellites de la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) situés en orbite polaire à basse altitude (850 km d'altitude / 27 400 km/h), lors de leurs passages au dessus de l'émetteur. La position géographique est calculée par le décalage entre la fréquence du signal émis par la balise et la fréquence reçue par le satellite (effet Doppler). L'intérêt de cette méthode est d'obtenir des localisations de bonne précision (10 m à quelques km) en temps réel pendant le déplacement des animaux, même si l'appareil n'est pas récupéré.

- Précision et autonomie

La précision des localisations dépend du nombre de messages reçus pendant le passage du satellite et de la puissance de l'émetteur. Elle varie généralement entre 350 m et quelques kilomètres (Classe 3 : R<150 m ; 2 : 150 m < R <350 m ; 1 : 350 m < R< 1000 m ; 0 : R > 1000 m, A, B et Z : pas d'estimation de précision). La contrainte associée à cette méthode est la faible autonomie des balises, car elles ont besoin d'énergie pour émettre leur signal. Cette énergie peut être fournit soit par une batterie, soit par des panneaux solaires. Pour les balises fonctionnant sur batterie, plus la fréquence d'émission est grande, plus l'autonomie est faible. En revanche, la durée d'émission des balises à panneaux solaires dont la fréquence d'émission est discontinue, est en principe illimitée. Cependant, en pratique elles émettent pendant 3 à 5 ans. Les balises solaires fonctionnent en mode discontinu (ON/OFF), car elles alternent entre des périodes d'émissions à intervalles constants et des périodes de rechargement pendant lesquelles les balises n'émettent pas. Nous avons utilisé ces deux types de balises pour suivre les déplacements des pétrels à menton blanc de Kerguelen et des balises fonctionnant sur batterie pour les manchots royaux.

- Méthode de fixation

Les balises ont été posées sur les plumes du dos des oiseaux à l'aide de ruban ultra-adhésif de type Tesa© et de colle forte sur les oiseaux volants (Fig II.10) et avec de la colle forte et des serres-flex sur les manchots royaux (Fig II.10).

Les balises posées sur les pétrels à menton blanc pesaient entre 20 et 30 g, ce qui est inférieur à la limite de 3% de la masse de l'oiseau recommandée par Phillips *et al.* 2003) pour les pétrels de grande taille (1.2 kg). Celles posées sur les manchots pesaient environs 200 g (Cotté *et al.* 2007), soit ~1.8% de la masse moyenne des manchots.

Ces balises sont profilées de façon à altérer le moins possible les capacités de vol ou de nage des oiseaux. Malgré cela, les balises peuvent avoir des effets négatifs sur le déplacement des oiseaux, tels que l'augmentation de la durée de voyages alimentaires (Catard *et al.* 2000 ; Ropert-Coudert *et al.* 2000 ; Wilson *et al.* 2004).
Le statut reproducteur des individus était évalué au moment de la pose et de la récupération des balises, les mensurations (tête-bec, tarse, culmen, aile, crochet) étaient prises ainsi qu'un échantillon de sang pour le sexage.
Les temps de manipulation ont été minimisés et une cagoule recouvrait la tête de l'oiseau afin de limiter le stress (Fig II.10, haut).

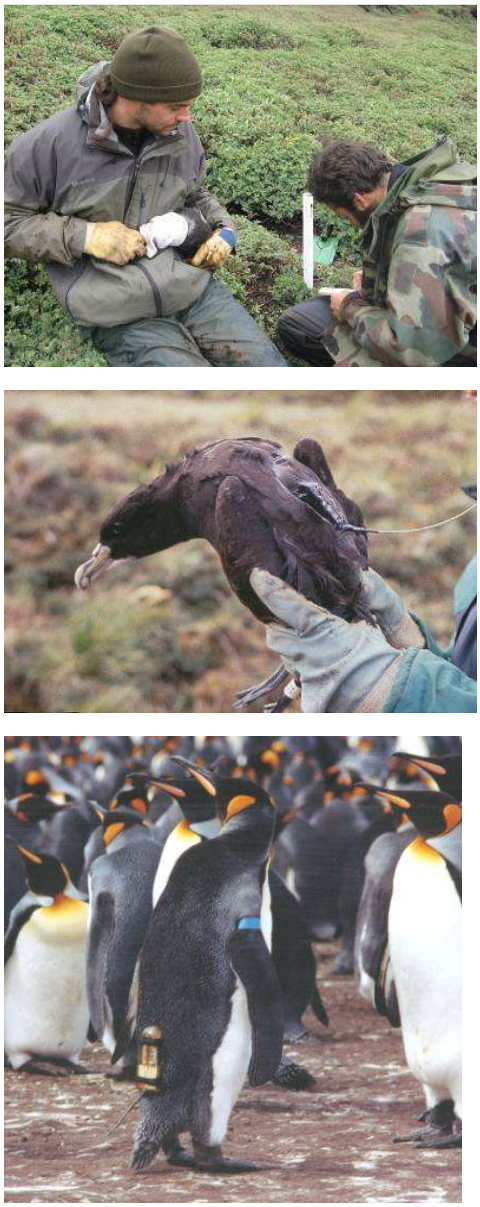


Figure II.10 : Photographies illustrant la manipulation du pétrel à menton blanc (en haut), et les individus équipés de balises : pétrel à menton blanc (au milieu) et manchot royal (en bas).

- **Traitements des localisations**

L'utilisation des trajets Argos a nécessité une étape de ré-échantillonnage et de filtrage des localisations. Etant donné la précision des localisations Argos (majorité de classe 0 : R > 1000 m), un échantillonnage trop fréquent (Δt entre 2 localisations <20 min) peut conduire à une mauvaise représentation des trajectoires. Nous avons donc ré-échantillonné les trajets de façon à avoir des localisations séparées d'au moins 20 minutes (Fig II.11).

Certaines localisations aberrantes ont ensuite été éliminées en appliquant un filtre de vitesse seuillé en fonction de la vitesse moyenne maximale de l'espèce (McConnell et al. 1992 ; Freitas et al. 2008). Nous avons utilisé des seuils de vitesse de 72 km.h-1 pour le pétrel à menton blanc et de 14 km.h-1 pour le manchot royal (Kooyman & Davis 1987).
Fonctionnant de façon discontinue (12h ON – 24 ou 48h OFF), les balises solaires imposent des contraintes méthodologiques comme l'interpolation linéaire entre 2 localisations éloignées dans le temps et dans l'espace. Les hypothèses associées à cette interpolation

(déplacement en ligne droite et à vitesse constante) peuvent altérer ou limiter le pouvoir explicatif des modèles d'habitat (voir article 2 pour plus de détails).

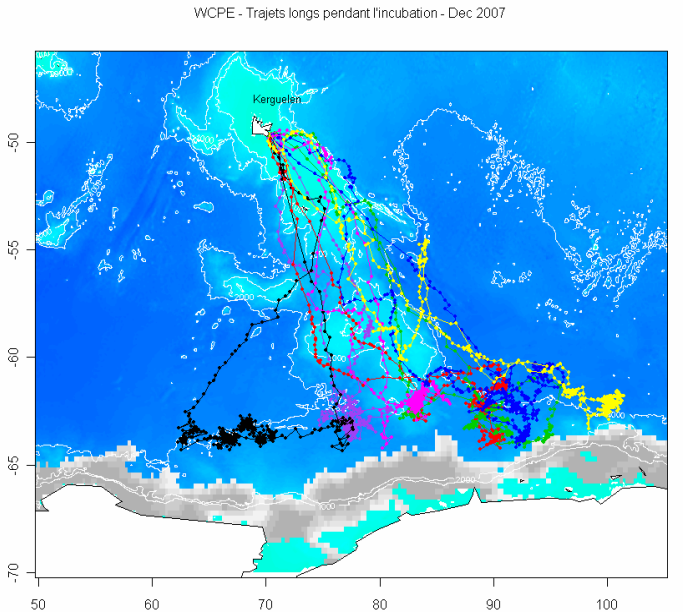


Figure II.11: Exemple de trajets Argos ré-échantillonnés et filtrés. 7 pétrels à menton blanc équipés à Kerguelen pendant la période d'incubation en décembre 2007 (une couleur par individu). La bathymétrie et la concentration en glace de mer (>15%, niveau de gris) sont représentés en fond de carte.

2. La géolocalisation par la lumière

Les géolocateurs offrent l'avantage sur les balises Argos d'être beaucoup plus petits et moins coûteux, ce qui permet d'équiper les individus pendant plusieurs années en limitant l'impact sur les oiseaux (e.g. Phillips *et al.* 2005). La difficulté majeure consiste à récupérer l'appareil à la fin de la période de pose, afin de télécharger les données. Contrairement aux balises Argos, les données ne sont disponibles qu'une fois l'appareil récupéré. Elles peuvent être perdues si l'oiseau ne revient pas sur sa colonie d'origine ou si l'appareil est perdu en mer (taux de récupération de 80% pour les pétrels à menton blanc). Cette méthode de localisation s'applique à des animaux se déplaçant sur de longues distances dans l'air ou dans l'eau et permet d'explorer les déplacements qui ont lieu en dehors de la période de reproduction (Croxall *et al.* 2005 ; Bost *et al.* 2009c).

- Principe de la géolocalisation

Les GLS enregistrent la lumière ambiante à partir de laquelle 2 positions géographiques par jour peuvent être estimées. Ils sont dotés d'une cellule photo-sensible, d'un capteur de conductivité et parfois de température. Ils stockent les informations provenant de ces capteurs toutes les 10 minutes.

L'enregistrement de l'intensité lumineuse ambiante en continu permet de reconstituer les alternances jour/nuit et d'en déduire la position géographique de l'animal (Fig II.12). C'est le principe de la géolocalisation (Wilson *et al.* 1992) :

- la longitude est estimée à partir de l'heure GMT du midi local et
- la latitude à partir de la durée du jour

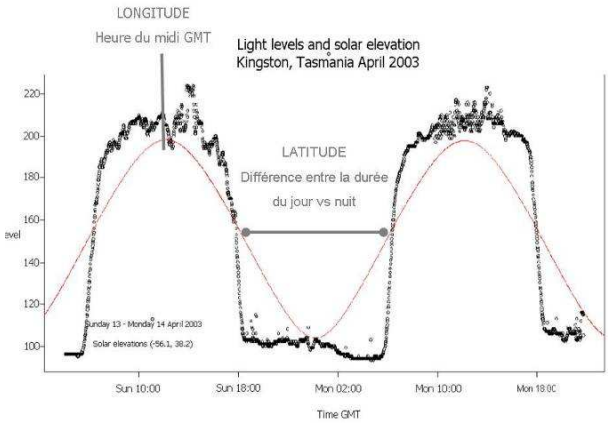


Figure II.12 : Principe de la géolocalisation. Exemple de signal de lumière (alternance jour/nuit/jour) enregistrée par un GLS, avec une résolution plus fine que celle que nous avons utlisée. La courbe rouge correspond à l'élévation du soleil au dessus de l'horizon.

- **Précision et autonomie**

La précision des localisations obtenues par cette méthode a été estimé à 186 km (± 114 km) pour les oiseaux volants (Phillips *et al.* 2004). Cette méthode est donc adaptée au suivi des déplacements sur de longues distances. Une limite liée au principe de la géolocalisation est l'impossibilité de calculer des positions pendant environ 2 semaines autour des équinoxes (21 mars et 21 septembre). En effet, la latitude ne peut pas être estimée car la durée du jour est la même partout sur Terre (Wilson *et al.* 1992). Malheureusement, les pétrels à menton blanc effectuent leurs départ et retours de migration pendant les équinoxes en mars de septembre, donc les routes migratoires n'ont pas pu être mise en évidence.
La contre-partie de cette faible précision est la remarquable autonomie des appareils. Ils peuvent fonctionner pendant plusieurs années successives.

- **Méthode de fixation**

Les GLS sont des appareils extrêmement miniaturisés pesant entre 1.5 et 5 g, que l'on attache sur une bague en plastique à l'aide de serre-flex (Fig I.13).

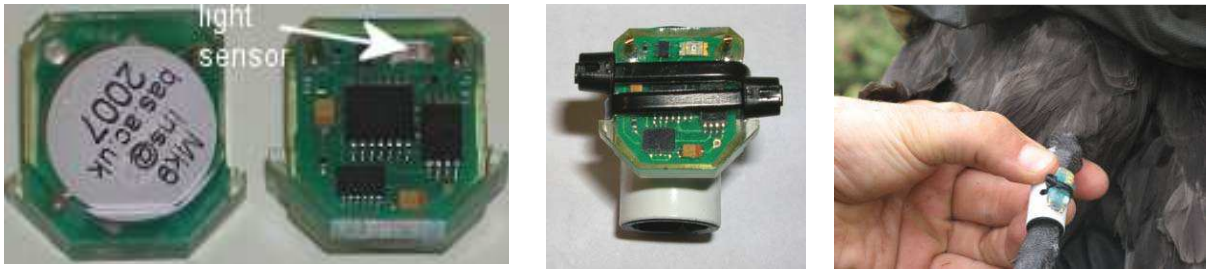


Figure I.13 : Photographies des GLS (British Antarctic Survey) posés sur les pétrels à menton blanc nichant à Kerguelen (article 2) et montage sur une bague plastique.

- **Traitement des signaux de lumière**

Plusieurs méthodes visant à améliorer la précision des localisations issues des GLS on été développées ces dernières années (Teo *et al.* 2004 ; Royer *et al.* 2005 ; Tremblay *et al.* 2009b, Thiebot & Pinaud 2010). Ces méthodes, basées sur des « state space modèles » (Royer *et al.* 2005 ; Thiebot & Pinaud 2010) ou des marches aléatoires en bootstrap (Tremblay *et al.* 2009b), ont pour but d'affiner la précision des localisations en contraignant la trajectoire en fonction de la vitesse moyenne de l'animal, de sa direction, de la température de l'eau enregistrée par l'appareil ou par la présence de continent. Elles ont été appliquées principalement à des espèces de poissons, de phoques et à des oiseaux plongeurs.

Nous n'avons pas appliqué ces méthodes sur les trajets de pétrels à menton blanc car les signaux de lumière étaient très bruités (Fig. 28) et nous ne cherchions pas à déterminer les trajectoires les plus probables mais plutôt à obtenir une représentation globale des aires de répartition de l'espèce pendant les différents stades du cycle annuel.
En effet, les signaux de lumière des GLS posés sur les pétrels à menton blanc présentaient un grand nombre d'interférences, dûes à un obscurcissement du capteur de lumière pendant les périodes de jour et de façon plus problématique pendant les 30 ou 40 minutes permettant de définir les heures de lever et de coucher du soleil (transitions). Or, la détermination « précise » de ces transitions est essentielle au calcul des localisations.

Malheureusement, les méthodes de détection automatique de transitions ne fonctionnent pas sur ce type de signaux bruités, donc nous avons dû identifier les transitions manuellement (Fig I.14 C) grâce au logiciel MULTITRACE geolocation© (Jensen Software Sytems)[1]. Le traitement des 34 GLS (24 à Kerguelen et 10 à Crozet) ayant fonctionné pendant 1 ans (voir 3 ans pour 2 appareils) a ainsi nécessité la détermination manuelle d'environs 27 740 transitions. Ce logiciel permet ensuite de calculer 2 positions géographiques par jour à partir des heures de lever et coucher du soleil correspondant à chaques transitions.
La figure II.14 illustre la méthode détermination manuelle des transitions et la forme des signaux enregistrés sur des périodes de 5 jours pendant l'hiver dans le courant de Benguela (A) et pendant l'été en Antarctique (C). On remarque que la durée du jour varie beaucoup entre ces deux régions et que le signal est souvent obscurcit pendant la journée, rendant la détermination des transitions jour/nuit parfois subjective. En règle générale, les signaux enregistrés proches de l'Antarctique (durée de nuit très courte) sont très bruités.
L'obscurcissement du signal lumineux est probablement lié au comportement des grands pétrels, qui peuvent rentrer leurs pattes dans leur plumage. Nous avons remarqué que ces interférences étaient plus fréquentes pendant l'été, lorsque les oiseaux sont très actifs (80% de leur temps en vol). Les positions estimées à partir des transitions erronées sont généralement aberrantes.

[1] http://www.jensen-software.com/mt-geolocation.html

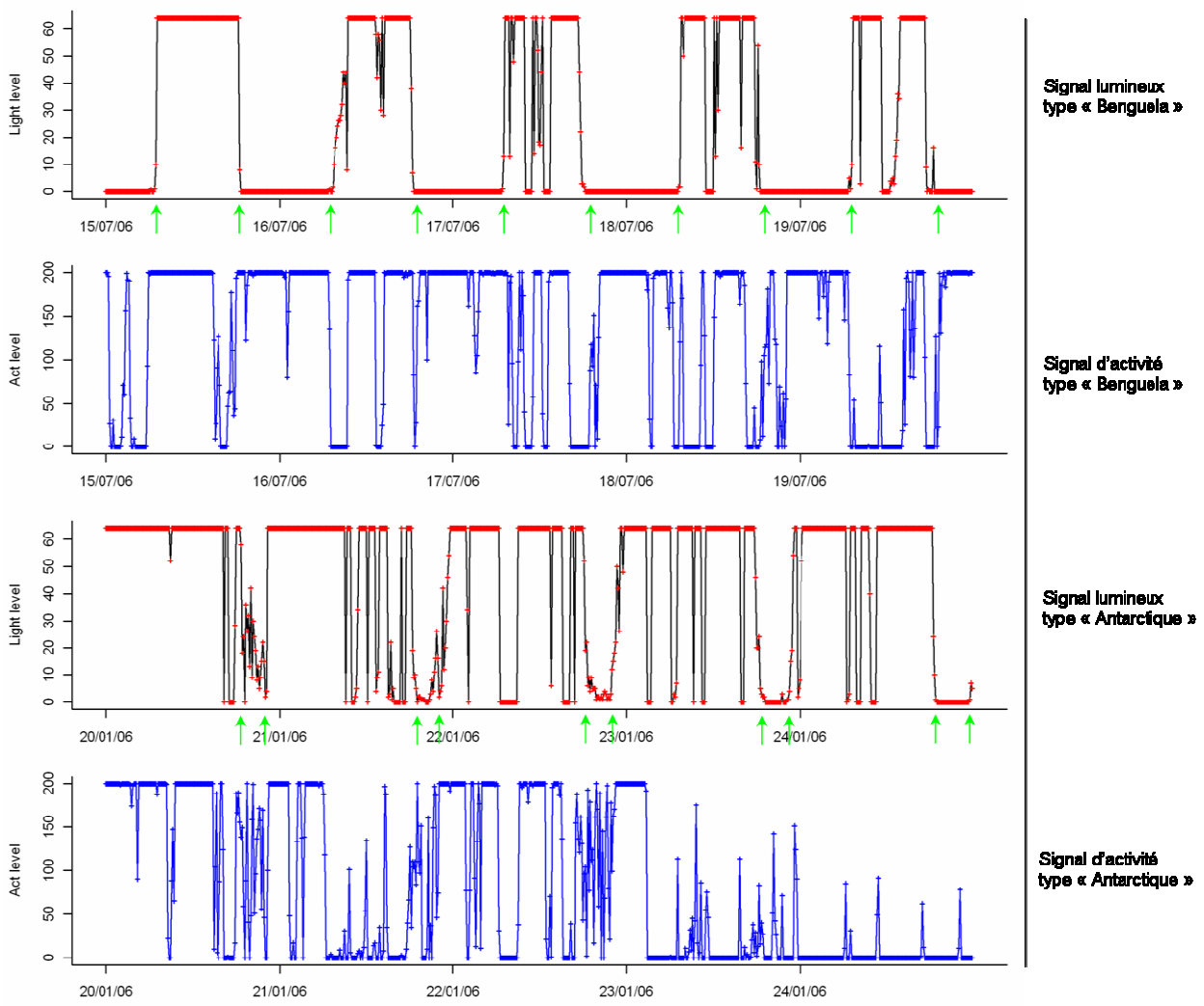


Figure II.14 : Exemples d'enregistrements de signaux lumineux par un GLS posé sur un pétrel à menton blanc en janvier 2006 (un point toutes les 10 min), (A) zoom sur 5 jours enregistrement pendant la période hivernale (au large de l'Afrique du Sud), (B) enregistrement d'activité (0=sec, 200=10 min dans l'eau de mer) (C) zoom sur 5 jours pendant la période estivale (Antarctique), les nuits sont courtes et les signaux très bruités, (D) enregistrement d'activité. Les curseurs verts correspondent à la détermination manuelle des transitions (levée/coucher du soleil).

- **Traitement des localisations**

Nous avons ensuite appliqué un filtre de vitesse (McConnell *et al.* 1992) afin de supprimer les localisations aberrantes estimées pendant les périodes d'équinoxes ou à partir des transitions erronées (Fig II.15). Le pourcentage de localisations aberrantes est d'environ 50% en moyenne sur un signal d'un an mais il varie en fonction des individus, des modèles de GLS et des saisons (Tableau 1, Annexe 2).

1. Analyse de trajectoires – paramètres de déplacement

Nous avons calculé les paramètres de déplacement associés à chaque trajet (durée, distance parcourue, vitesse moyenne et maximale,…). Les distances ont été calculées en utilisant l'algorythme du « great circle distance », prenant en compte la courbure de la Terre. Ces paramètres ont été moyennés par stades ou par sexes et comparés grâce à (1) des tests statistiques paramétriques (analyses de variances, ANOVA) ou (2) des tests non-paramétriques (Kruskall-Wallis) lorsque la distribution du paramètre ne suivait pas une loi normale.

V. Les données d'activité

Le capteur de conductivité présent sur les GLS mesure l'état d'immersion (dans l'eau salée) de l'appareil, ce qui nous renseigne sur l'activité de l'oiseau (proportion de temps en vol ou sur l'eau). L'information stockée est la proportion de chaque période de 10 minutes passée à la surface de la mer, variant de 0 à 200. Une valeur de 0 indique que le capteur est resté sec pendant la période de 10 minutes (oiseau en vol) et une valeur de 200 indique que le capteur est resté immergé pendant 10 min (oiseaux posé sur l'eau). La figure II.14 (C, D) illustre les données brutes d'immersion enregistrées par un GLS.

L'analyse de l'activité des pétrels à menton blanc a consisté à calculer des indices synthétiques (proportion de temps passé sur l'eau) permettant de décrire les variations annuelles, saisonnières et journalières des patrons d'activité. Nous avons utilisé les données de lumière pour identifier les séquences d'activité diurnes et nocturnes et comparer les rytmes d'activité.

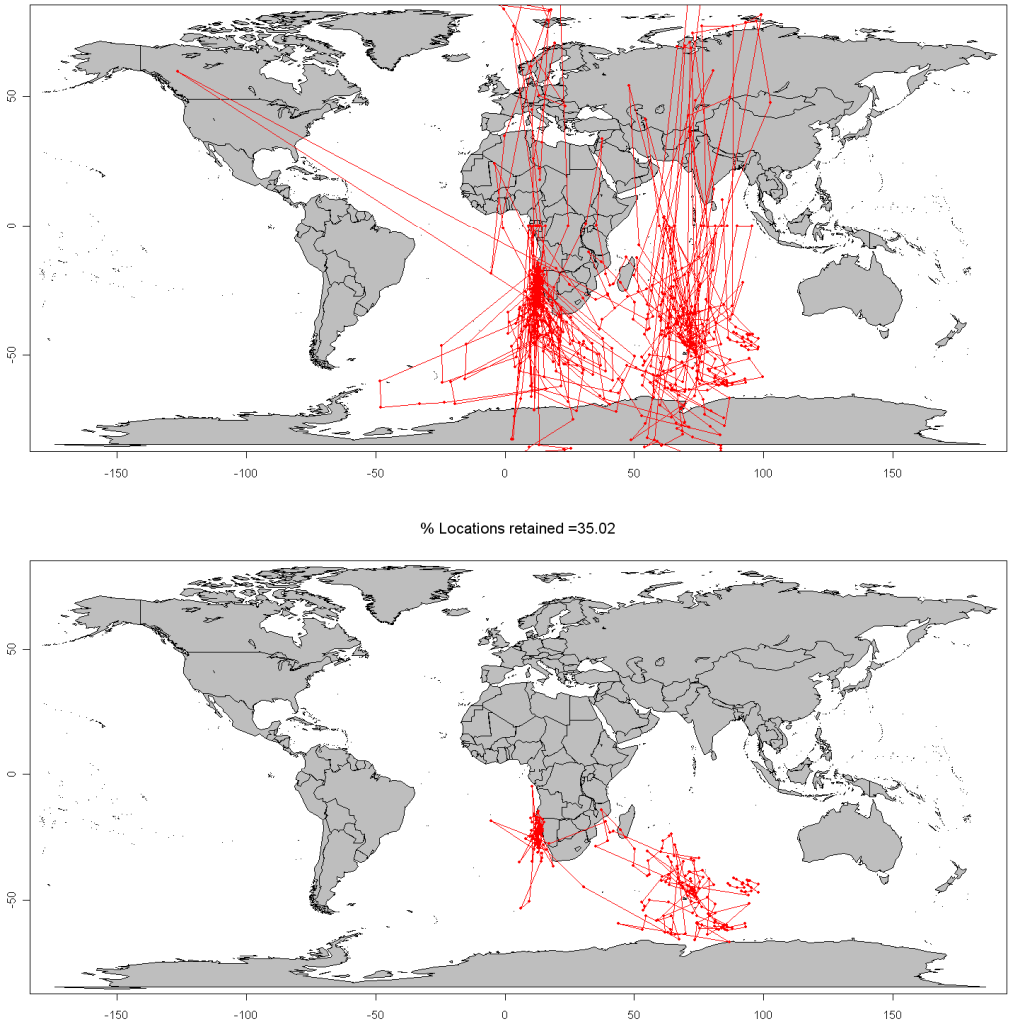


Figure II.15: Exemple de (a) localisations brutes issues de MultiTrace pour l'individu 2515 et (b) localisations filtrées par la vitesse.

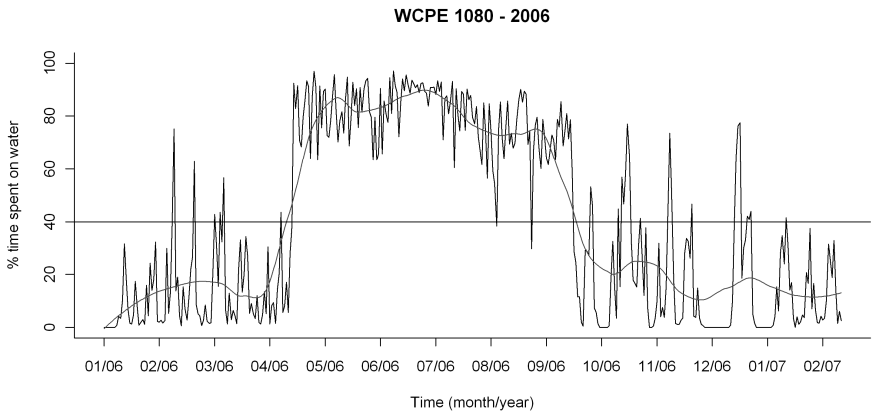


Figure II.16 : Série temporelle du pourcentage de temps passé sur l'eau recalculé sur une base journalière de façon continue entre janvier 2006 et février 2007. GLS posé sur l'individu 1080. La ligne verticale correspond au seuil (40%) que nous avons fixé subjectivement pour déterminer les dates de migration de façon cohérente pour tous les individus.

Nous avons calculé la durée et la fréquence des séquences passées sur l'eau afin de distinguer les périodes de repos (longues séquences posée sur l'eau) des périodes d'activité, et notamment de recherche alimentaire (répétitions de courtes séquences de 10 min ou plus). Une séquence passée sur l'eau ('Water bouts') est définie comme la somme de périodes consécutives de 10 minutes pendant lesquelles l'oiseau a passé au moins 3 secondes posé sur l'eau (Phalan *et al.* 2007). Ces séquences peuvent donc inclure de courtes périodes de vol, sous-estimant le nombre réel de séquences et sur-estimant leur durée. Cependant, Phalan *et al.* 2007 ont montré que le nombre de séquences sur l'eau estimées de cette façon était fortement corrélé au nombre d'atterrissages estimés grâce à des capteurs d'immersion beaucoup plus précis.

Nous avons comparé les paramètres d'activité entre les différents stades et périodes jour/nuit à l'aide de tests statistiques paramètriques (ANOVA) ou non-paramétriques (Kruskal-Wallis ou Wilcoxon tests) en fonction de la distribution des données.
Etant donné le changement drastique d'activité entre la période de reproduction et la période de non-reproduction, nous avons utilisé les données d'activité pour inférer les dates moyennes de départ et retour d'hivernage (Fig II.16). En effet, ce changement d'activité coincide avec le changement de distribution lié à la migration, mais les dates et routes de migration ne peuvent pas être déterminer grâce aux localisations car la migration a lieu pendant les périodes d'équinoxes. Nous avons utilisé le seuil de 40% (de temps posé sur l'eau) pour déterminer la phénologie de la migration (Tableau S3, Annexe 2). La distribution hivernales a été calculée à partir des positions comprises entre les dates de départ et retour de migration estimées grâce à ce seuil.

VI. Les modèles d'habitat

La notion d'***habitat*** telle qu'on l'entend dans ce travail de thèse se réfère à un ensemble de conditions environnementales et non à une région géographique. L'***utilisation d'habitat*** décrit la distribution observée des individus au sein de leurs différents habitats. La ***sélection d'habitat*** correspond aux choix comportementaux des animaux conduisant aux patrons observés d'utilisation de l'habitat (Hutto 1985).

1. Stratégie d'acquisition des ressources et sélection d'habitat

Afin de maximiser leur fitness, les animaux doivent adopter une stratégie d'allocation adaptée aux conditions environnementales et au contexte biologique auquel ils sont confrontés, on parle alors de théorie de l'approvisionnement optimal (Charnov 1976). Chez les oiseaux marins, la stratégie d'acquisition des ressources est déterminée par la distance aux zones d'alimentation (« central place foraging ») ainsi que la disponibilité et la qualité des ressources. Cette stratégie tendrait à optimiser la durée des voyages alimentaires, mais aussi la quantité et la qualité des proies ingérées nécessaires à leur survie et reproduction (Weimerskirch 1998). Etudier la sélection d'habitat est essentiel pour comprendre la biologie

et les tactiques utilisées par les animaux pour maximiser leur fitness (Manly *et al.* 2002). Il s'agit par nature d'un processus hiérarchique, les échelles sont donc importantes à définir.

2. Les différents indices d'utilisation de l'habitat

L'utilisation de l'habitat correspond à la proportion de temps qu'un animal passe dans un habitat donné. Les oiseaux peuvent adopter différents comportements qui vont modifier leur utilisation de l'espace : recherche alimentaire, transits, migration, repos, etc… Plusieurs mesures permettent de quantifier l'utilisation de l'habitat à différentes échelles spatiales et temporelles, telles que la présence/absence, le temps passé par secteur, la méthode du first passage time, les densités de Kernels.

- L'estimation de densité par kernel

Cette méthode est basée sur une estimation de densité de points dans chaque cellule d'une grille définie. Chaque point correspond à une localisation. Cette méthode est l'une des plus utilisée en écologie pour estimer l'aire de répartition globale, à large échelle (plusieurs 100aines km) d'une espèce (Seaman & Powell 1996). Il s'agit d'une méthode en 3 dimensions : les 2 premières constituent les axes de latitude et longitude et la troisième dimension apporte des informations sur la densité de points et donc l'utilisation de l'habitat (Fig II.17).

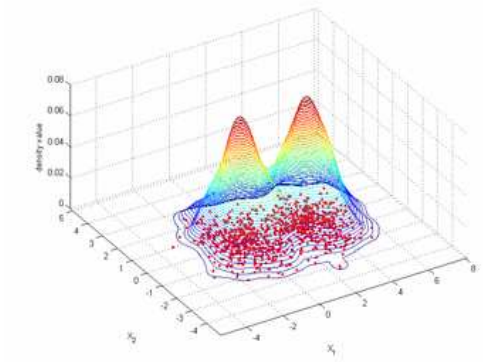


Figure II.17 : Estimation de densité par la méthode des kernels.

Cette estimation d'utilisation d'habitat est sensible à la régularité temporelle des localisations. Les localisations doivent être espacées régulièrement dans le temps.

Le calcul de kernel nécessite un facteur de lissage (h) déterminant le rayon d'influence des points autour de chaque cellule de la grille.

Plus ce facteur est grand, moins l'estimation du domaine vital est détaillée. Nous avons utilisé cette méthode pour estimer l'aire de distribution du pétrel à menton blanc à partir des localisations estimées par GLS. Le facteur de lissage a été fixé à 1.8° (~200 km), soit la précision des positions issues des GLS. Etant donné la proportion élevée de localisations aberrantes que nous avons exclus des trajets GLS, la fréquence des localisations n'est pas régulière (Tableau S1, Annexe 2). Cela a pu biaiser l'estimation des contours de Kernels mais comme le nombre d'individus équipés est important (24 individus) et la distribution localisée pendant l'hiver, l'effet de ce biais est attenué. Les contours de distribution pendant les périodes d'équinoxes et la période estivale sont probablement plus affectées par ce biais.

Les densités de probabilité par Kernels ont été calculés à partir de la librairie « adehabitat » du logiciel R (R Development Core Team 2009). Les contours représentés sur les kernels en 2D correspondent à des lignes d'isodensité exprimées en pourcentage, plus ils sont faibles, plus la probabilité d'utilisation est grande (plus forte densité de points).

- Le temps passé par secteur

Le calcul du temps passé par secteur, aussi appelé temps de résidence, est une mesure directe obtenue à partir des trajets. L'unité est le trajet, défini par une série temporelle de localisations. Le calcul du temps de résidence consiste à ré-échantillonner (linéairement) le trajet à une résolution fine (toutes les minutes) et à superposer ces localisations sur une grille de maille donnée. Le nombre de points (correpondant au nombre de minutes) présent dans chaque maille de la grille nous renseigne sur le temps que l'animal a passé dans chaque cellule. La taille des mailles dépend de la précision des localisations, de l'échelle spatiale des trajets et de la problématique en question. Nous avons utilisé des mailles de 0.25°×0.25° pour le pétrel à menton blanc et 0.1°×0.1° pour le manchot royal. Le temps de résidence dans chaque cellule a été rapporté à la durée totale du trajet considéré afin d'obtenir une mesure relative de l'utilisation de l'habitat le long du trajet (pourcentage de temps passé dans un secteur). Nous avons utilisé cet indice d'utilisation de l'habitat comme proxy des zones d'alimentation des pétrels à menton blanc et des manchots royaux dans les deux études présentées aux chapitres 4 et 5.
En effet, le temps de résidence est couramment utilisé comme indice des zones d'ARS (Area Restricted Search, Kareiva & Odell 1987) et donc d'alimentation. En théorie, un animal en recherche alimentaire devrait augmenter sont effort de recherche dans les zones où les ressources sont abondantes plutôt que là où elles sont rares. Pour cela, les animaux devraient augmenter leur taux de virage et/ou réduire leur vitesse en réponse à une augmentation de leur taux de capture ou taux de rencontre avec leur proie (Kareiva & Odell 1987).
Les temps de résidence ont été calculés à partir de la librairie « trip » du logiciel R.

- La méthode du First passage time – Indice de prospection alimentaire

La méthode du First Passage Time (FPT) est une méthode couramment utilisée pour déterminer les zones les plus prospectées par les animaux. Cet indice correspond au temps nécessaire à un animal pour traverser un cercle de rayon connu (Fauchald & Tveraa 2003). Il permet de distinguer les segments du trajet où l'animal est en recherche en zones restreintes (Area Restricted Search :ARS) des zones de transit (Fauchald & Tveraa 2003). Les ARS sont des zones où l'animal diminue sa vitesse et augmente sa sinuosité (Kareiva & Odell 1987). Les pics de variance du FPT indiquent l'échelle spatiale à laquelle l'oiseau prospecte activement (Fauchald & Tveraa 2003 ; Pinaud & Weimerskirch 2005).
Cependant, ce signal ne permet pas de distinguer les zones d'ARS des zones où l'animal est au repos, dérivant sur l'eau (Nel *et al.* 2001 ; Nel *et al.* 2001 ; Guilford *et al.* 2008). On sait notamment que lorsque les vents sont faibles (< 3 $m.s^{-1}$), certaines espèces comme les albatros doivent adopter un vol battu qui leur est très coûteux énergétiquement et préfèrent rester posés sur l'eau en attendant des vents favorables (Murray *et al.* 2002). D'autres paramètres issus de l'analyse des trajectoires peuvent être utilisés pour identifier les zones d'ARS tels que la vitesse (Nel *et al.* 2001 ; Hyrenbach *et al.* 2002), les angles de virage, des coefficients de

concentrations, les dimensions fractales (Tremblay *et al.* 2007) ou encore des state-space models (Jonsen *et al.* 2007 ; Breed *et al.* 2009).

- Capture de proies – indice de comportement d'alimentation

Enfin, il existe des méthodes directes ou indirectes permettant de déterminer les évènements de capture de proies. Le couplage entre des appareils de localisations et des enregistreurs de températures stomacales ou oesophagiennes perrmettent de localiser les captures de proies de façon directe (Weimerskirch *et al.* 1994 ; Charrassin *et al.* 2001 ; Weimerskirch *et al.* 2007). D'autres méthodes, indirectes, utilisent des mesures comportementales à l'aide d'accéléromètres ou des capteurs Hall pour détecter les ouvertures de mâchoires (Hanuise *et al.* 2010). Associés à des appareils de localisation, ils fournissent ainsi la position réelle des tentatives de captures de proies.

- Comparaison des différents indices

Une étude menée sur le grand albatros a cherché à comparer les sorties des modèles d'habitat issues de différents indices d'utilisation de l'habitat : le FPT, le temps de résidence et les captures de proies par sondes stomacales (Louzao et al. In press, Annexe 4). Cette étude montre qu'une méthode simple comme le temps passé par secteur est un bon proxy des zones d'alimentation du grand albatros car il a permis de mettre en évidence les mêmes zones d'alimentation que les modèles issus d'indices plus précis comme le FPT ou de capture de proies. Cette étude est présentée en Annexe 4. Nous nous sommes basés sur ces résultats pour choisir le pourcentage de temps passé par secteur comme indice d'utilisation de l'habitat du pétrel à menton blanc et des manchots royaux (chapitres 4 et 5). Il s'agit donc d'une variable continue, à l'inverse des autres méthodes qui fournissent des variables discrètes, liées aux modes comportementaux (recherche/transit, se nourrit/ne se nourrit pas). Les modèles ont été réalisé à partir des trajets Argos uniquement car la résolution spatiale et temporelle des trajets GLS étaient insuffisantes pour extraire ce type d'indice.

3. Bilan sur les méthodes d'analyse actuelles et justification de nos choix méthodologiques

Contrairement aux données de comptages systématiques, les études basées sur la télémétrie ne permettent pas d'obtenir des estimations non-biaisées de l'habitat non-utilisé. Dans le cas des oiseaux marins, qui parcourent de longues distances dans un habitat très hétérogène, dynamique et souvent imprévisible, il est conseillé d'étudier les réponses individuelles aux conditions expérimentées (habitat utilisé seulement), plutôt que de comparer l'habitat utilisé à l'habitat disponible (qui n'est probablement pas connu par les animaux). De plus, la définition de l'habitat disponible est souvent très subjective et va influencer fortement les résultats.
Il existe de nombreuses méthodes d'analyses statistiques permettant de quantifier la sélection d'habitat à partir d'indices d'utilisation d'habitat (review in Tremblay *et al.* 2009a). Elles

peuvent être classées en 6 catégories : (1) les approches qualitatives (cartographie sur SIG) permettant de visualiser les données et de faire des hypothèses pour approfondir l'analyse, (2) les tests d'hypothèses classiques évaluant l'effet de la zone, l'espèce ou la période de l'année sur les patrons de distribution ou d'utilisation d'habitat (Abrams 1985 ; Skov & Durinck 2000), (3) les approches de modélisation classiques, corrélatives, telles que les modèles linéaires ou additifs généralisés (GLM-GAM) visant à quantifier les relations entre la distribution de l'utilisation d'habitat et des variables environnementales (Ribic & Ainley 1997 ; Spear *et al.* 2003 ; Louzao *et al.* 2006), (4) les approches spatialement explicites utilisant des méthodes de processus de points ou des géostatistiques pour quantifier la co-occurrence spatiale et la cohérence entre différents processus spatiaux (Navarro & González-Solís 2007 ; Villablanca *et al.* 2007), (5) les approches multivariées telles que les analyses en composantes principales (ACP) ou les arbres de classifications permettant d'examiner des relations complexes, non linéaires (Ballance *et al.* 1997 ; Skov *et al.* 2008 ; Hyrenbach *et al.* 2007) et (6) les approches multi-échelles (les ondelettes, la géométrie fractale) permettant d'étudier des relations fonctionnelles susceptibles de changer en fonction de l'échelle considérée (Swartzman & Hunt 2000).

Les analyses de sélection d'habitat réalisées à partir de données de suivi satellitaire imposent un certain nombre d'hypothèses. Les principales limitations statistiques associées aux données de télémétrie sont décrites dans Aarts *et al.* 2008).

- Les individus doivent être choisis de façon aléatoire pour être représentatifs de la population considérée. Si certains individus ont plus de chance d'être capturés que d'autres de part leur taille ou leur comportement, cela pourrait affecter cette hypothèse.
- Les individus équipés peuvent avoir des comportements différents et le nombre de localisations par trajets peut varier. Il est donc nécessaire d'utiliser l'individu ou le trajet comme unité d'observation et non pas les localisations. L'utilisation de modèles mixtes, incluant des effets aléatoirtes permet de prendre en compte la variabilité inhérente à l'individu et de remédier au problème de pseudo-réplication (Pinheiro & Bates 2000 ; Thomas & Taylor 2006).
- Une autre hypothèse majeure est l'indépendence temporelle et spatiale des localisations : «deux observations proches dans le temps ou dans l'espace devraient, en moyenne, se ressembler davantage que deux observations éloignées». Les données de télémétrie ne satisfont pas cette l'hypothèse, augmentant la fréquence des erreurs de type I (rejeter à tort l'hypothèse nulle, Dormann *et al.* 2007 ; Aarts *et al.* 2008). Il est donc nécessaire de prendre en compte l'autocorrélation spatiale (ou temporelle).

4. Méthodologie employée

Afn de satisfaire aux hypothèses principales inhérentes aux données de télémétrie, nous avons utilisé des modèles hiérarchiques (modèles linéaires mixtes) à structure d'autocorrélation pour modéliser l'utilisation de l'habitat des pétrels à menton blanc et des manchots royaux. Notre

méthodologie est décrite Fig II.18. Elle se déroule en 4 étapes (Apprentissage-Sélection-Validation-Généralisation).

La première étape – apprentissage - consiste à croiser les données de temps passé par secteur et les variables océanographiques non-corrélées. Les données environnementales ont été téléchargées à l'échelle mensuelle et interpolées sur une grille de 0.25°×0.25° ou 0.1°×0.1° en accord avec la résolution spatiale du temps passé par secteur.
Une transformation logarythmique a été appliquée au pourcentage de temps passé par secteur afin de satisfaire à une distribution normale. Les variables environnementales ont été centrées-réduites pour les ramener à des gammes de variations comparables et améliorer la convergence des modèles. Une étape de corrélation croisée permet d'identifier les variables fortement corrélées (coefficient de corrélation de Spearman >0.6). Nous avons choisi l'une des deux variables corrélées en fonction de leurs vraisemblances respectives à l'aide de modèles univariés et du critère d'information d'Aikake (AIC).

AIC = 2np – 2ln(L)

Où, np est le nombre de paramètres et
L la valeur maximisée de la fonction de vraisemblance du modèle estimé.

La variable retenue était celle qui fournissait le plus faible AIC.

A la fin de cette étape, le modèle dit « complet » est un modèle linéaire à effets mixtes, qui inclut les variables océanographiques non-corrélées, les effets aléatoires sur l'intercept (« individu », « trajet niché dans l'individu » si plusieurs trajets par individu, ou « individu niché dans l'année » si plusieurs trajets par an) et la structure d'autocorrélation spatiale.

Equation (simplifiée) du modèle linéaire à effets mixtes utilisé :

$$Y = \beta_{0,i} + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + ... + \beta_p X_p + \varepsilon$$

Avec, Y, le temps passé par secteur (log),
β_0, l'intercept, qui varie en fonction de l'effet aléatoire (individus i, par exemple)
$\beta_{1,...,p}$, les coefficients des variables explicatives, $X_{1,...,p}$ (SST, CHLA, etc..)
ε, les résidus du modèle, qui suivent une loi normale et dont la structure d'autocorrélation est spécifiée par l'argument corExp(~Lon+Lat|ID) pour chaque trajet.

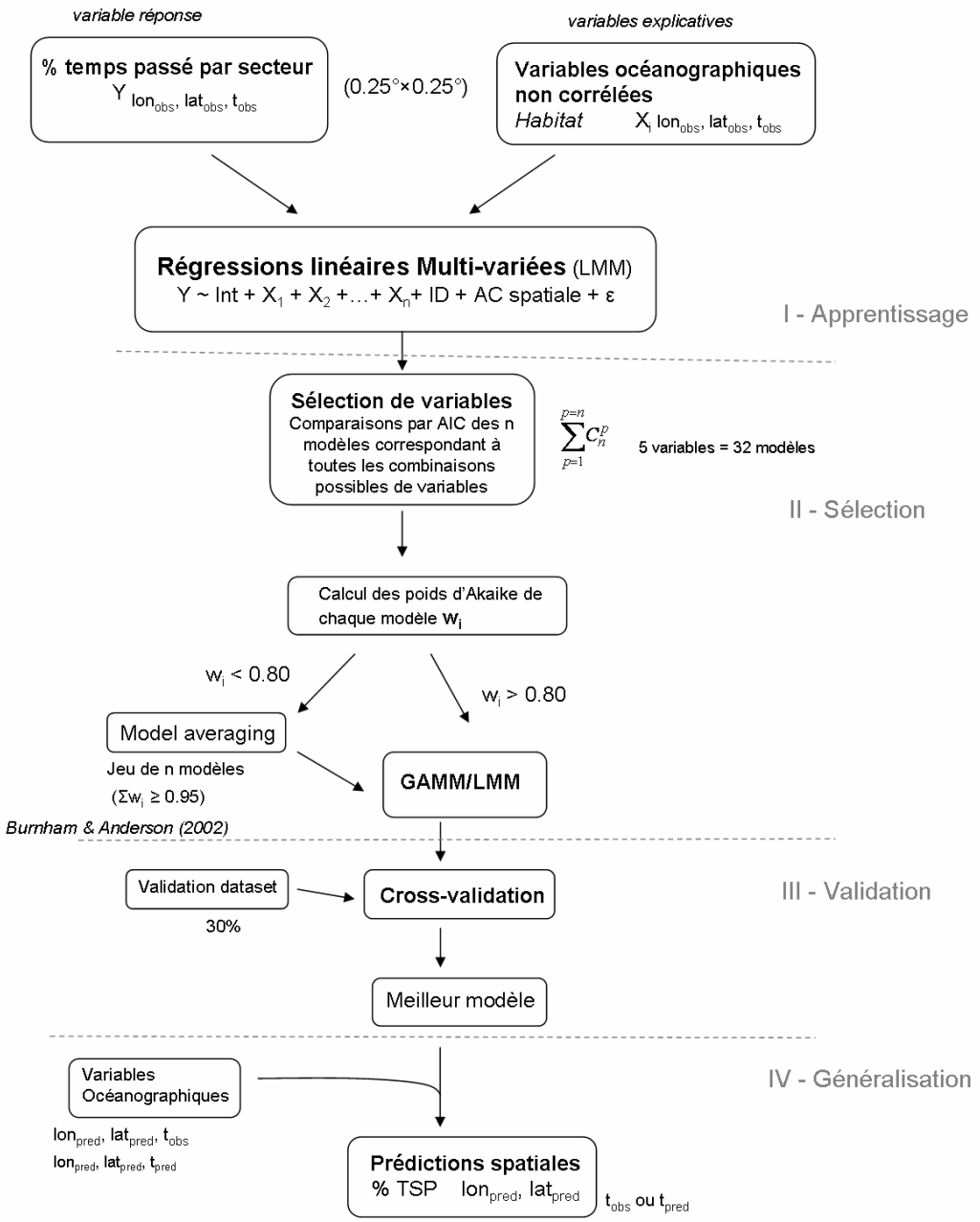
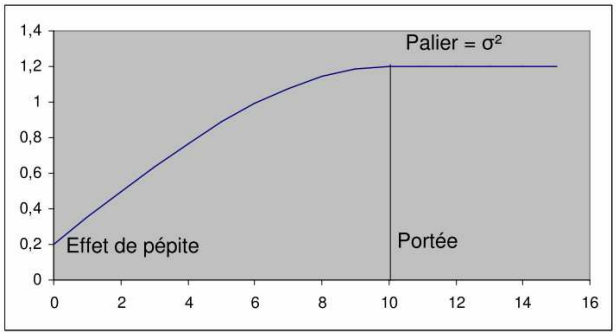


Figure II.18: Schéma synthétique de la procédure de modélisation employée pour comprendre l'influence des paramètres océanographiques sur la distribution de l'effort d'alimentation et obtenir les prédictions spatiales et/ou temporelle des zones d'alimentation.

Le choix de la structure d'autocorrélation spatiale (corExp, exponentielle avec effet pépite) s'est également fait sur critère d'AIC et par ajustement d'un variogramme par individu (Fig II.19).



Distance (m)

Figure II.19 : Exemple de variogramme théorique de type exponentiel avec un effet de pépite

$$\gamma(s,\rho) = \begin{cases} c_0 + (1-c_0)(1-e^{\frac{s}{\rho}}) & \text{si } s>0 \\ 0 & \text{si } s=0 \end{cases}$$

Où, ρ est la portée, s la distance et c_0 l'effet de pépite.

La seconde étape – sélection - consiste à séléctionner les variables ayant un pouvoir explicatif en simplifiant le modèle initial (« Backward procedure »), complet (donc réduire le nombre de paramètres, np) tout en maximisant la quantité de variation expliquée par le modèle (Burnham & Anderson 2002 ; Burnham & Anderson 2002). Le critère d'information d'Akaïke (AIC) est utilisé pour discriminer les modèles entre eux.
Cette procédure n'était pas implémentée sur R, donc nous avons créé notre propre fonction permettant d'automatiser la sélection de modèles pour des modèles à effets mixtes avec structure d'auto-corrélation spatiale (travail réalisé en collaboration avec Maïté Louzao).

Etant donné que nous comparons des modèles ayant différents effets fixes mais les mêmes effets aléatoires, nous avons utilisé la méthode du maximum de vraisemblance (Maximum Likelihood, ML). Les modèles sont ensuite ordonnés en fonction de leurs AIC respectifs et les différences d'AIC entre les modèles en compétition et le modèle le plus parcimonieux (plus faible AIC) ont été calculées :

$\Delta AIC_i = AIC_i - AIC_{min}$

Cette valeur permet ensuite de calculer le « Akaike weight », (w_i) qui correspond à la vraisemblance relative de chaque modèle :

$$w_i = \frac{e^{-\frac{\Delta AIC_i}{2}}}{\sum_{i=1}^{R} e^{-\frac{\Delta AIC_i}{2}}}$$

Si cette valeur est supérieure à 0.80, on peut considérer que le modèle le plus parcimonieux est le meilleur, sinon, il est préférable d'utiliser une procédure appelée « model averaging » recommandée par Burnham & Anderson (2002). Cette méthode permet de prendre en compte les incertitudes associées aux paramètres de chaque modèle. Il s'agit donc de construire un jeu

de modèles dont la somme des poids d'AIC est supérieure à 0.95 (95% confidence set) (Burnham & Anderson 2002). Les paramètres du modèle moyen (β_a) sont ensuite calculés en pondérant les paramètres par le poids (wi) respectif des modèles qui contiennent la variable en question :

$$\beta_a = \sum_{i=1}^{R} w_i \beta_i$$

Où, β_i est la valeur d'un paramètre du modèle i,
w_i le « Akaike weights » du modèle i et
R, le nombre de modèles compris dans l'intervalle de confiance à 95%.

Enfin, on peut calculer la variance du paramètre estimé (Johnson & Omland 2004 ; Burnham & Anderson 2002) :

$$\mathrm{var}(\beta_a) = \left[\sum_{i=1}^{R} w_i \sqrt{\mathrm{var}(\beta_i | M_i) + (\beta_i - \beta_a)^2} \right]^2$$

Où, $\mathrm{var}(\beta_a)$ est la variance estimée du parmètre β_a,
$\mathrm{var}(\beta_i | M_i)$ est la variance du paramètre β_i du $i_{ème}$ modèle,
β_i est la valeur d'un paramètre du modèle i,
β_a est la valeur d'un paramètre du modèle moyen,
w_i est le « Akaike weights » du modèle i

Les modèles d'habitat du pétrel à menton blanc n'ont pas nécessité d'utiliser la méthode du « model averaging », alors que nous l'avons appliqué pour les modèles du manchot royal, car aucun modèle ne se démarquait significativement des autres ($w_i < 0.8$).

Les paramètres du modèle final (modèle moyen ou modèle le plus parcimonieux) sont estimés par la méthode de maximum de vraisemblance restreint, « REML » (restricted maximum likelihood), c'est-à-dire, le maximum de vraisemblance des résidus de moindres carrés. La méthode REML permet d'estimer les composants de la variance des paramètres en tenant compte de la perte de degrés de liberté associée à l'estimation des paramètres de la régression.
Etant donné que cette étape de sélection de variables n'a pas d'équivalent pour les modèles non-linéaires de type GAM mixtes, nous avons exploré la forme des relations fonctionnelles entre les variables océanographiques retenues dans notre modèle final et le pourcentage de temps passé par secteur en appliquant des GAM mixtes. Cependant, comme la plupart des relations étaient linéaires, nous nous sommes limité à des relations linéaires.

La troisième étape est une étape de validation croisée (cross-validation). Cette étape permet d'estimer les performances du modèle prédictif et de savoir si le modèle est généralisable sur un jeu de données indépendant.
Cette condition étant difficilement réalisable avec des données de télémétrie, nous avons effectué la validation croisée sur un pourcentage des données seléctionnées aléatoirement

pour chaque individu. Le principe est de partitionner le jeu de données en deux, une partie sert à l'apprentissage du modèle (70%, training set) et l'autre sert à la validation du modèle (30% restant). La performance du modèle est alors estimée sur la partie des données qui n'a pas été utilisée lors de sa construction (validation set). Nous avons utilisé le coefficient de corrélation de Spearman pour évaluer les capacités du modèle à prédire les observations du « validation set ». Nous avons effectué ce ré-échantillonnage aléatoire 1000 fois afin d'obtenir une distribution des valeurs du coefficient de corrélation dont la moyenne correspond à la capacité prédictive moyenne du modèle.

La dernière étape – généralisation - consiste à utiliser le modèle validé pour prédire le temps passé par secteur à partir des données océanographiques extraites sur une zone géographique à un temps t donné. La taille de la zone géographique doit être cohérente avec l'habitat disponible, c'est-à-dire, accessible à l'espèce pendant la période considérée. Ainsi, nous avons généralisé le modèle dans une zone limitée par la distance maximale atteinte par les oiseaux pendant la saison considérée. Le modèle peut être utilisé pour faire des prédictions spatiales sur la période (mois-année) d'entrainement du modèle ou bien sur une année différente (extrapolation spatiale et temporelle). C'est ce que nous avons fait pour le manchot royal de Crozet. En revanche, le mois sur laquelle le modèle a été « appris » est associé au stade du cycle de reproduction et donc à une contrainte énergétique influençant les relations entre l'utilisation de l'habitat et les variables environnementales. Ces relations ne sont donc pas transposables à une autre période du cycle reproducteur. C'est la raison pour laquelle nous avons effectué un modèle par stade (incubation/élevage du poussin).

5. Le choix des variables océanographiques

Dans l'océan Austral, il est très difficile de relier l'activité d'alimentation des prédateurs à la disponibilité des proies car les échelles spatiales sont très grandes et les contraintes associées à l'échantillonnage sont très importantes. En revanche, nous savons que les ressources marines ne sont pas distribuées de façon aléatoire dans l'océan car leur organisation spatiale est la conséquence de forçages physiques et comportementaux (e.g. formation de bancs, d'essaims, migration verticale/horizontale) (Atkinson *et al.* 2008). Les paramètres physiques tels que la bathymétrie, les vents, la marée, les courants, les tourbillons, les fronts, etc… agissent à la fois sur le transport des nutriments, stimulant la productivité primaire et secondaire mais aussi sur leurs déplacements et l'agrégation de la biomasse. Ces processus peuvent être stables (e.g. courants géostrophiques) ou avoir des périodicités caractéristiques (e.g. journalière, saisonnière), alors que certains sont plus épisodiques tels que les blooms phytoplanctonniques reliés à des évènements prédictibles (mélange turbulent forcé par le vent) (Abbott & Barksdale 1991).

Il est donc nécessaire de considérer les variables biologiques les plus pertinentes à une échelle spatiale et temporelle en accord avec les processus physiques et biologiques sous-jacents.

Les données satellitaires sont la principale source de données environnementales en milieu marin. Elles sont disponibles gratuitement via des serveurs informatiques consultables sur le

web. Nous avons utilisé le portail BloomWatch[2] et une routine R (Xtractomatic)[3] permettant d'extraire automatiquement les paramètres océanographiques dynamiques (SST, CHLA) sous les trajectoires ou bien sur une zone géographique donnée, à différentes échelles spatiales et temporelles. Les données de glace ont été téléchargées sur le site du NSIDC[4] et les données de hauteur d'eau et de vitesses de courants sur le site Aviso[5] .

Une étude récente a recensé 22 variables océanographiques physiques ou biologiques différentes couramment utilisées pour décrire les relations entre les oiseaux marins et leur environnement (Tremblay *et al.* 2009a). La température de surface de l'eau est la variable la plus fréquement utilisée car elle conditionne largement la distribution des proies ectothermes. Nous avons sélectionné les variables océanographiques selon leur disponibilité et leur pertinence compte tenu de la biologie et de la distribution des espèces considérées (Tableau II.2).

Variables explicatives	Processus océanographiques	PMB	MR
Dynamique			
Chlorophylle a (CHL, mg m-3)	→ Productivité primaire	x	x
Gradient de CHL (CHLG)	→ Systèmes de fronts- agrégation de ressources	x	x
Sea Surface Temperature (SST, °C)	→ Distribution de masses d'eau	x	x
Gradient de SST (SSTG)	→ Systèmes de fronts	x	x
Anomalie de hauteur d'eau (SSHd, m)	→ Présence d'activité méso-échelle, tourbillons		x
Gradient de SSHd	→ Systèmes tourbillonnaire, zones frontales		x
Eddy Kinetic Energy	→ courants, zones frontales		x
Distance à la glace de mer	→ Productivité primaire et secondaire (krill)	x	
Statique			
Bathymetrie (BAT, m)	→ Milieu côtier, néritique, océanique	x	x
Gradient de BAT (BATG)	→ Présence pente continentale, monts sous-marins, canyons vs plaines abyssales	x	x
Distance à la colonie (km)	→ contrainte liée au "central-place foraging"	x	x

Tableau II.2 : Significations biologiques des variables océanographiques physiques et biologiques utilisées dans les modèles d'habitat présentés chapitre 4 et 5, pour le pétrel à menton blanc (PMB) et le manchot royal (MR).

Toutes les variables dynamiques ont été extraites à une résolution mensuelle et interpolées sur une grille standard de 0.25°×0.25° pour le pétrel à menton blanc et 0.1×0.1° pour le manchot royal (Fig II.20). Lorsque les trajets étaient à cheval sur 2 mois, nous avons moyenné les cartes hebdomadaires des 4 semaines entourant la date moyenne du trajet car les conditions

[2] http://coastwatch.pfel.noaa.gov/coastwatch/CWBrowserWW360.jsp
[3] http://coastwatch.pfel.noaa.gov/xtracto/
[4] http://nsidc.org/data/docs/daac/nsidc0051_gsfc_seaice.gd.html
[5] http://www.aviso.oceanobs.com/

océanographiques évoluent rapidement entre les mois de décembre et janvier, avec le réchauffement des masses d'eaux.

Etant donné que les hauteurs d'eau n'étaient pas disponibles au-delà de 62°S, nous n'avons pas utilisé cette variable pour expliquer l'utilisation d'habitat du pétrel à menton blanc, qui se nourrit essentiellement à des latitudes plus hautes.
La distance à la colonie a été systématiquement exclue des modèles car elle était très corrélée à la SST pour ces 2 espèces effectuant des déplacements nord-sud.

- Calcul des gradients

Les gradients de SST, réflètant les fronts mésoéchelles ont été identifiés par l'intermédiaire d'une fenêtre glissante de 5x5 pixels appliquée sur les images de SST permettant de calculer la pente (%):

$$pente = \sqrt{\left(\frac{\delta SST}{\delta x}\right)^2 + \left(\frac{\delta SST}{\delta y}\right)^2} \times 100$$

, où x est la longitude et y est la latitude.

Un filtre passe-bas Gaussien, calculé sur une fenêtre glissante de 3x3 pixels, a ensuite été appliqué sur les pentes pour retirer le bruit de haute fréquence. Ceci permet de lisser les structures frontales.
Les gradients de bathymétrie ont été calculés de la même façon.

- Les anomalies de hauteur d'eau et l'énergie cinétique

Les anomalies de hauteurs d'eau et l'énergie cinétique des tourbillons (Eddy Kinetic Energy, EKE) permettent de caractériser l'activité méso-échelle correspondant aux tourbillons. Ces zones sont connues pour leur forte productivité biologique locale et sont utilisées par de nombreuses espèces d'oiseaux marins (Nel *et al.* 2001 ; Cotté *et al.* 2007 ; Tew kai *et al.* 2009, Weimerskirch *et al.* 2004 ; 2010 ; Scheffer *et al.* 2010). Elles sont calculées à partir des données altimétriques (résolution spatiale 0.25°). En ne considérant que l'équilibre entre la force de Coriolis et le gradient de pression, il est possible de calculer les composantes (u, v) des courants géostrophiques :

$$u = -\frac{g}{f}\frac{\delta SSHd}{\delta y}$$

$$v = \frac{g}{f}\frac{\delta SSHd}{\delta x}$$

Où, g est l'accélération causée par la gravité,
f est le paramètre de Coriolis,
∂x e ∂y sont les distances sur l'axe est-ouest et nord- sud

$$EKE = \sqrt{u^2 + v^2}$$

La vitesse géostrophique (Eddy Kinetic Energy), correspondant à l'amplitude des courants, est obtenue par la somme vectorielle.

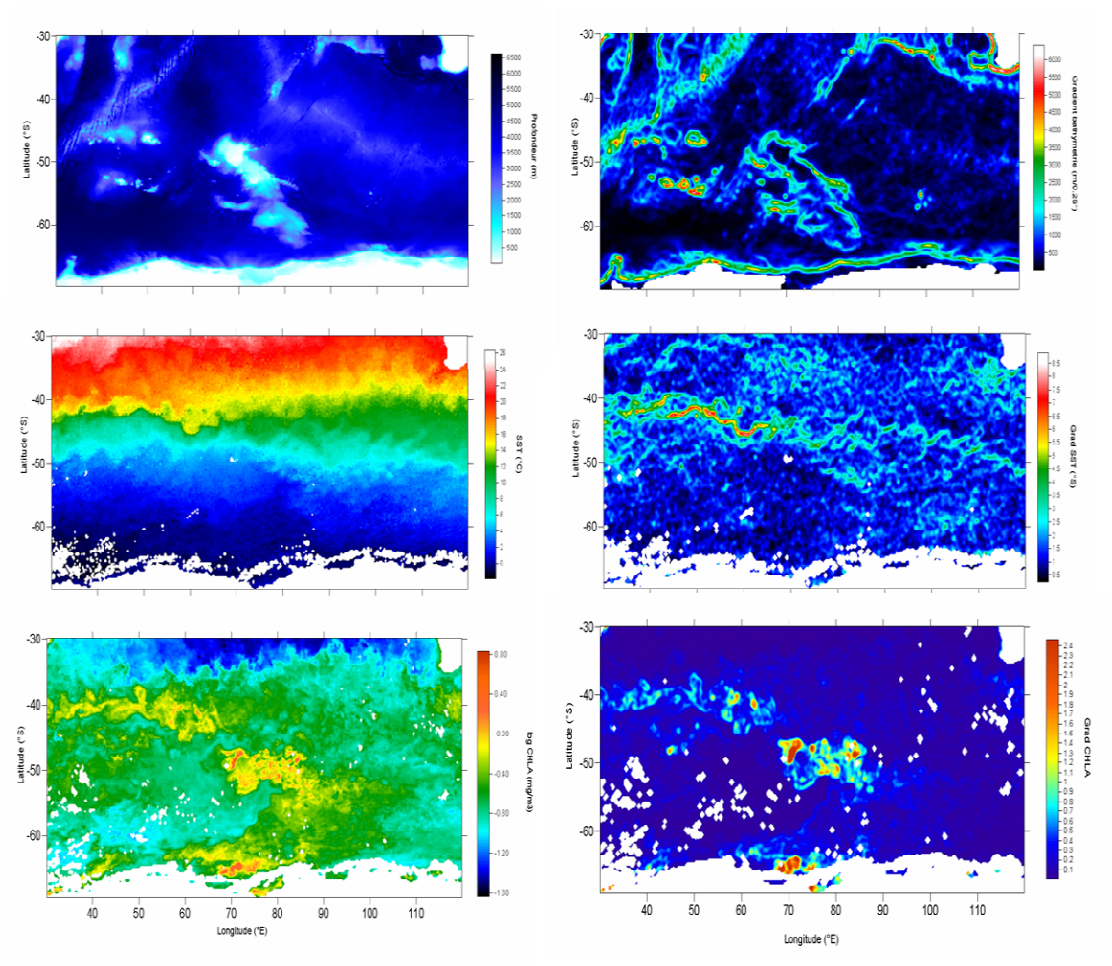


Figure II.20 : Visualisation des données océanographiques incluent dans les modèles d'habitat à une résolution de 0.25°×0.25°.

- La glace de mer

Etant donné que la productivité biologique dans la SIZ est influencée par la glace de mer (Atkinson *et al.* 2008), et qu'elle peut constituer un indice environnemental important, nous avons utilisé la distance à la glace de mer pour modéliser l'habitat du pétrel à menton blanc. Cette limite a été calculée à partir des données de concentration de glace (SIC, Sea Ice Concentration) disponibles sur le site du NSIDC[6] à fine résolution spatiale et temporelle (4 km, données journalières). La limite de la glace de mer est généralement définie par des concentrations de glace minimale de 15% (Zwally *et al.* 2002). En deça de 15%, il est actuellement extrêmement difficile d'effectuer une distinction entre la banquise et l'eau libre de glace à l'aide des données satellites. Nous avons donc utilisé cette définition pour délimiter la limite de la glace de mer. Les données de concentration de glace de mer (Sea Ice Concentration, SIC) téléchargées sur le site de la NSIDC sont projetées dans un système de projection polaire stéréographique bien particulier à une résolution spatiale de 25km x 25km. La manipulation de ces données a nécessité beaucoup de patience pour reprojeter ces données dans le même référenciel que les trajets Argos à l'aide du logiciel ArcGis. La limite de

[6] http://nsidc.org/data/docs/daac/nsidc0051_gsfc_seaice.gd.html

concentration de glace à 15% a ensuite été déterminée en appliquant une fonction de lissage de type *loess* aux données de SIC seuillée à 15% (Fig II.21).

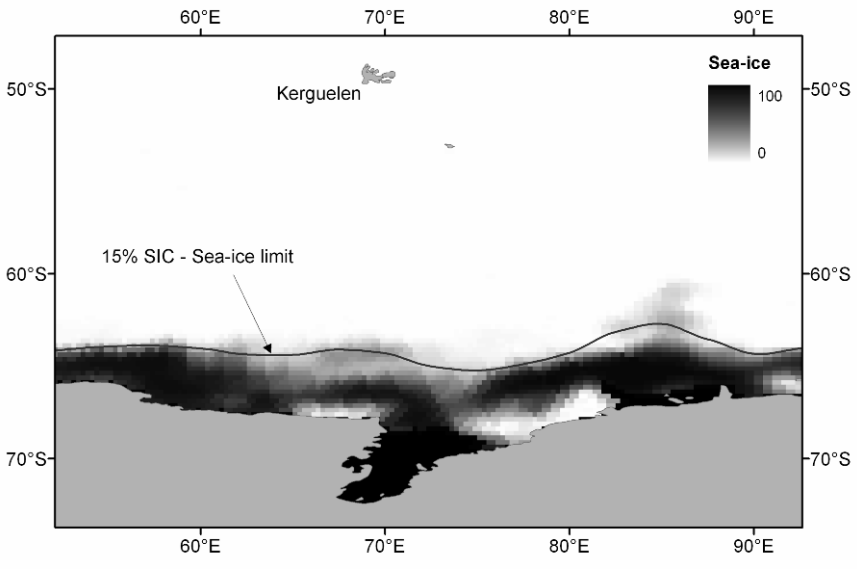


Figure II.21 : Carte des données de concentration en glace de mer dans la zone prospectée par les pétrels à menton blanc et limite de la glace de mer (15%) calculée à l'aide d'une fonction de lissage.

6. Variables océanographiques prédites par les modèles climatiques futurs

Les projections futures (2000-2100) issues des modèles de circulation générale (GCM) forcés par les scénarios du GIEC (cf. Chapitre 1 §1.4) sont disponibles sur le site du PCMDI[7] (Program for Climate Model Diagnosis and Intercomparison). De nombreuses variables climatiques et océanographiques sont disponibles à différentes échelles spatiales en fonction des modèles développés par les différents instituts de science de climat (liste des variables[8]). A l'heure actuelle, la résolution spatiale des modèles varie entre 1.41° et 5° pour la longitude et 1.39° et 4° pour la latitude (Tableau 2, Annexe 3). Une vingtaine d'instituts différents sont en mesure de fournir des modèles prédictifs associés à chaque scénario. D'après le dernier rapoprt du GIEC, aucun scénario d'émission de gaz à effet de serre n'est considéré comme plus probable. Ils sont classés en 4 grandes familles (A1, A2, B1 et B2, Tableau II.3), qui simulent différentes voies de développement en fonction d'un large éventail de facteurs démographiques, économiques et technologiques qui influent sur les émissions de gaz à effet de serre (cf Chapitre 1 §1.4).

Dans l'étude présentée au chapitre 5, nous avons utilisé les prédictions de SST issues du scénario A1b « Business as usual » car il prédit une tendance à l'augmentation intermédiaire comparée aux autres scénarios. Il permet donc de prédire une situation moyenne sans être trop alarmiste.

[7] http://www-pcmdi.llnl.gov/new_users.php

[8] https://esg.llnl.gov:8443/about/ipccTables.do

Scénario		Description
A1 Sources d'énergie :	1.4 - 6.4 °C	Croissance économique très rapide (monde homogène) Pic de population mondiale au milieu du siècle Adoptions rapides de nouvelles technologies
	A1b	Equilibre entre les sources d'énergie fossiles et non fossiles
	A1F1	Forte composante fossile
	A1T	Forte composante non fossile
B1	1.1–2.9°C	Même caractéristique démographiques que A1 mais évolution plus rapide des structures économiques vers une économie de service et d'information Durabilité environnementale globale
A2	2 – 5.4°C	Forte croissance démographique, faible développement économique, lents progrès technologiques. Monde très hétérogène Developpement économique avec une orientation régionale
B2	1.4 – 3.8°C	Durabilité environnementale locale : niveau intermédiaire de croissance démographique et économique, privilégiant l'action locale pour assurer une durabilité économique, sociale et environnementale.

Tableau II.3 : Descriptions des 4 familles de scénarios du dernier rapport du GIEC

Le choix du modèle dépend de la variable considérée et de son ajustement aux données satellitaires sur la période observée (Beaumont *et al.* 2008). Nous avons comparé les SST prédites par les 5 modèles présentant les résolutions spatiales les plus fines avec les SST observées par satellites au mois de janvier 2001 (Fig II.22). Aux vues des résultats, nous avons choisi un seul modèle, celui développé par NCAR (US National Center for Atmospheric Research) car il fournissait le meilleur ajustement aux données observées sur la période 2000-2008 dans la zone prospectée par les manchots en été (Fig II.22). De plus, il s'agit du modèle qui offre la résolution spatiale la plus fine (1.41°×1.39°), critère important puisque nous nous sommes intéressés à la position latitudinale des isothermes de surface. Cette grille a d'ailleurs été ré-interpolée à une résolution de 1°×1° (Fig II.23) par une méthode classique d'interpolation (inverse distance weighting).

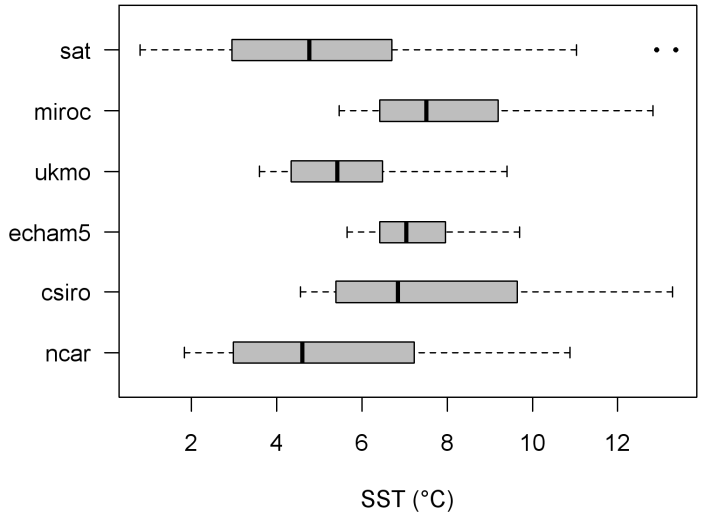


Figure II.22 : Comparaison des SST moyennes (+/- SD) de la zone prospectée par les manchotsen janvier 2001, obtenues par imagerie satellitaire(sat) et 5 modèles climatiques différents: miroc (japan), ukmo (UK), echam5 (Germany), csiro (Australia), ncar (USA).

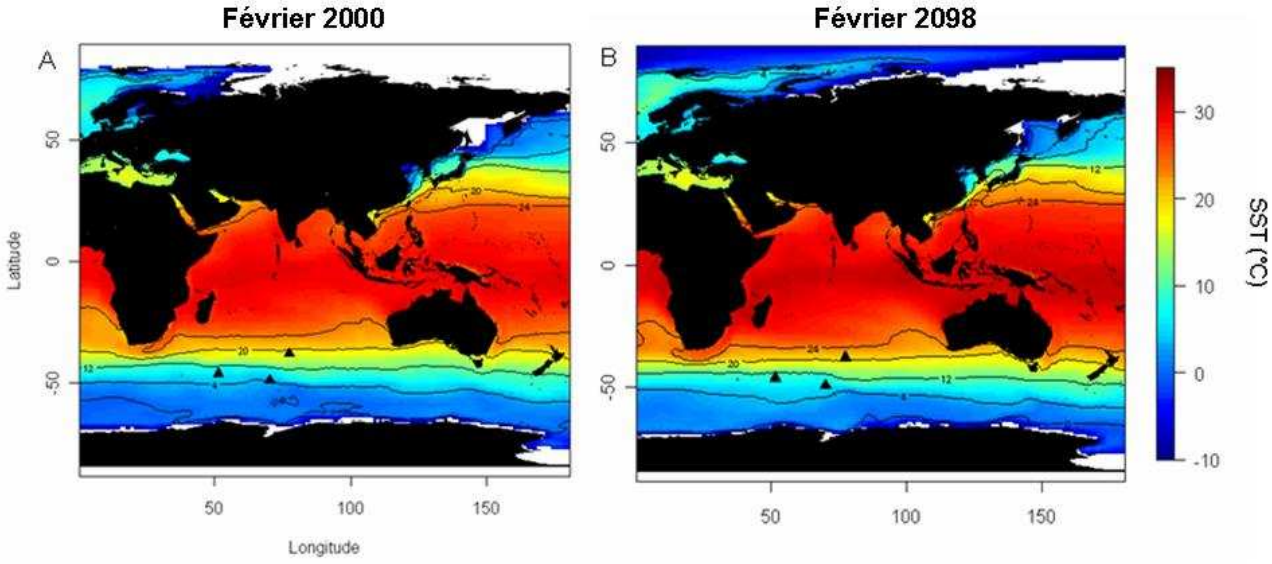


Figure II.23: Cartes ré-interpolées (1°×1°) des SST prédites par le modèle NCAR sous le scenario A1b (A) février 2000 et (B) février 2098.

Chapitre 3 : Comparaison décennale de la distribution et de l'abondance en mer des oiseaux marins de l'océan Indien Austral

I. Problématique et objectifs

Comme il a été developpé dans l'introduction au chapitre 1, l'océan Austral a subit des changements climatiques et océanographiques importants depuis les 50 dernières années (Gille 2002 ; Mayewski *et al.* 2009). De nombreuses études à long terme, basées sur des suivis à terre ont montré que ces changements locaux ou globaux avaient un impact sur les paramètres démographiques, la phénologie et la taille des populations de nombreuses espèces d'oiseaux et mammifères marins de l'océan Austral (Weimerskirch *et al.* 2003 ; Trathan *et al.* 2007 ; Forcada *et al.* 2008) ; en revanche, peu d'entre elles se sont interessées aux changements intervenants en mer.

La principale limitation de ce type d'études est la rareté des données historiques de bonne qualité permettant d'effectuer des comparaisons avec les données actuelles. En particulier, les données historiques de distribution sont rares et souvent limitées aux espèces communes, facilement observables et/ou économiquement importantes (e.g. papillons, oiseaux, arbres et plantes alpines dans les écosystems terrestres ; Parmesan 2006). Les comptages en mer constituent la meilleure méthode pour estimer l'abondance et la distribution des oiseaux marins en mer car ils renseignent sur la présence/absence des espèces et ils incluent des individus de toutes les classes d'âge provenant de différentes populations. De plus, ils fournissent des informations sur des espèces difficilement observables et/ou dénombrables à terre, ou trop petites pour être équipées de balises satellitaires (Ballance 2007).

Notre étude se base sur un jeu de données unique qui rassemble les comptages en mer d'oiseaux et de mammifères marins effectués sur une vaste zone de l'océan Indien depuis la fin des années 1970. Ces campagnes d'observation en mer ont commencé à la fin des années 1970 à bord du Marion Dufresne I lors des traversées en bateau entre l'île de la Réunion et les îles de Crozet, Kerguelen et Amsterdam et ont repris de façon systématique depuis les années 2000 sur le Marion Dufresne II après un arrêt pendant les années 1990.

L'objectif de cette étude était de (1) comparer la distribution et l'abondance de 12 espèces de procellariiformes entre les années 1980 et les années 2000 et (2) d'étudier la réponse des oiseaux au réchauffement des masses d'eau.

Pour cela nous nous sommes limités aux transects reliant l'île de La Réunion à Crozet et Kerguelen. Ces transects couvrent une distance de 4000 km à travers un gradient latitudinal de SST très marqué entre les eaux tropicales et les eaux subantarctiques (Fig III.1). Cette gamme de latitude permet de suivre les variations inter-annuelles ou inter-decennales de la limite nord de répartition des espèces subantarctiques. Parmi la soixantaine d'espèces d'oiseaux marins rencontrées sur ces transects, nous avons modéliser l'abondance des 12 espèces les plus couramment rencontrées au mois de novembre-décembre, correspondant au début de la période de reproduction (Tableau III.1). Parmi ces espèces, nous avons pu modéliser la distribution de 6 espèces le long du gradient de latitude car les autres espèces étaient trop rares pour pouvoir estimer leur occurrence de façon robuste à chaque décennie.

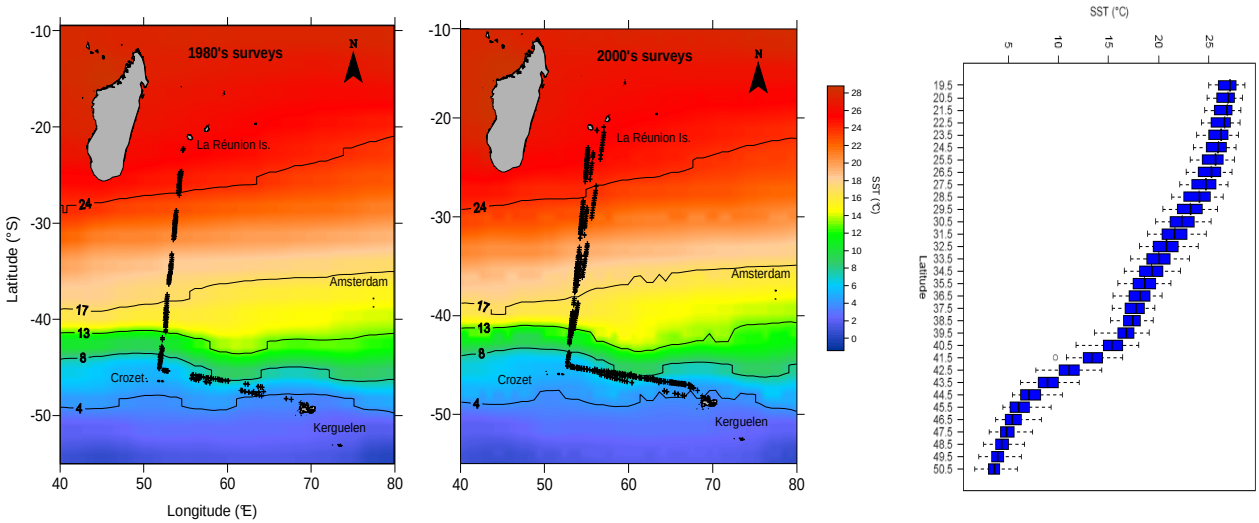


Figure III.1: (a) Transects d'observation pendant les années 1980 (1981-1984) et les années 2000 (2002-2007) superposés à une carte de SST moyenne pour la période considerée montrant le fort gradient thermique. Le transect n'est pas continu car les observations ne sont pas faites pendant la nuit, alors que le bateau continu de faire route, (b) Profil latitudinal de SST le long du transect d'observation.

Cette communauté d'oiseaux marins comprend 5 espèces d'albatros et 7 espèces de pétrels ayant des caractéristiques morphologiques très contrastées, sur un gradient allant du grand albatros avec ses 3 m d'envergure au pétrel tempête de Wilson dont l'envergure ne dépasse pas 42 cm (Tableau III.1). Etudier les changements d'abondance à long terme de ces espèces est d'autant plus important que certaines espèces sont ou ont été touchées par la mortalité accidentelle causée par les pêcheries qui ont opéré dans cette zone pendant les 20 dernières années (Tuck *et al.* 2003). Depuis quelques années des mesures de conservation ont été mises en place de façon à réduire la mortalité aviaire causée par les opérations de pêche mais cela reste une menace importante. Toutes ces espèces nichent sur plusieurs îles de l'océan Austral Indien et leurs statuts de conservation sont contrastées (Tableau III.1) : deux espèces sont « en danger » et 3 sont considérées « vulnérables » (IUCN).

Les études à long terme menées dans l'hémisphère nord témoignent d'une tendance générale vers un déplacement de l'aires de répartition des espèces d'oiseaux marins et terrestres vers le nord, c'est-à-dire en direction du pôle. Ainsi, nous nous attendons à des changements de distribution vers le sud. De plus, il a été montré que la réponse des oiseaux au réchauffement climatique pouvait varier en fonction de leur écologie alimentaire (Van Franeker *et al.* 2002) et de leur préférences thermiques (Hyrenbach & Veit 2003 ; Hemery *et al.* 2008). Nous avons donc realisé une méta-analyse en fonction des affinités bio-géographiques des espèces. Les espèces à affinité « chaude », observées au nord de la convergence subtropicale (<38°S) et les espèces dites « froides » observées exclusivement en milieu subantarctique ou antarctique pendant l'été (Tableau III.1). Nos choix méthodologiques ont été abordés au chapitre 2 et les méthodes d'analyse sont détaillées dans l'article 1 et l'annexe 1.

Espèces	Envergure (cm)	Poids (kg)	Repro-duction	Sites de reproduction dans l'océan Indien						Groupe (Lat<38°S)	Statut IUCN
				Marion/ PE	Crozet	Kergue-len	Heard	Amsterdam/ St Paul	Antar-ctique		
Suiveurs (comptage instantanné à l'arrière du bateau)											
Grand Albatros *Diomedea exulans*	250 - 350	6.5 - 11.5	Bi-annuelle	x	x	x	x			chaud	vulnérable
Albatros à sourcils noirs *Thalassarche melanophrys*	210 - 250	2.9 - 4.6	annuelle		x	x	x			froid	en danger
Albatros fuligineux à dos clair *Phoebetria palpebrata*	180-210	2.5 - 3.7	Bi-annuelle	x	x	x	x			froid	Quasi menacée
Albatros à tête grise *Diomedea chrysostoma*	220	2.6 - 4.3	Bi-annuelle	x	x	x				froid	vulnérable
Albatros à bec jaune *Thalassarche chlororhynchos*	180-200	1.7 - 2.9	annuelle	x	x	x		x		chaud	en danger
Pétrel géant sp. *Macronectes sp.*	150-210	3.8 - 5	annuelle	x	x	x	x		x	chaud	Préoccupation mineure
Pétrel à menton blanc *Procellaria aequinoctialis*	134-147	1.3 - 1.4	annuelle	x	x	x				chaud	vulnérable
Damier du Cap *Daption capense*	80-91	0.440	annuelle		x	x	x		x	froid	?
Prions spp. *Pachyptila spp.*	56-70	0.095 - 0.225	annuelle	x	x	x	x			froid	?
Pétrel tempête de Wilson *Oceanites oceanicus*	38-42	0.028 - 0.050	annuelle	x	x	x				froid	?
Non suiveurs (comptage de 10 minutes à l'avant du bateau)											
Pétrel soyeux *Pterodroma mollis*	83-95	0.279 - 0.312	annuelle	x	x	x				chaud	?
Pétrel bleu *Halobaena caerulea*	62-71	0.152 – 0.251	annuelle	x	x	x				froid	Préoccupation mineure

Tableau III.1 : Caractéristiques comportementales et morphologiques des 12 espèces de procellariiformes rencontrées les plus couramment sur les transects. Source : Shirihai 2002).

Contrairement à la majorité des espèces d'albatros et de grands pétrels, les tendances des petites espèces comme le damier du cap, le pétrel soyeux, le pétrel tempête de Wilson ou les différentes espèces de prions sont très mal connues. Notre étude apporte donc des résultats précieux pour ces espèces peu étudiées et permet de mettre en regard les tendances démographiques avec les tendances en mer pour les espèces plus largement étudiées à terre (Delord *et al.* 2008).

II. Résultats principaux

- Au niveau environnemental, les eaux de surface se sont réchauffées entre les années 1980 et les années 2000 sur les transects d'observations. Le réchauffement a été plus prononcé dans les eaux subtropicales, au nord de la convergence (<38°S) où des anomalies positives ont été fréquemment enregistrées depuis la fin des années 1990 (Fig III.2). Les tendances maximales de réchauffement ont été obervées entre 25°S et 35°S où les eaux se sont réchauffées d'environ 0.7°C en 20 ans. Or cette bande de latitude correspond à la limite nord de répartition des espèces dites "chaudes" le long du gradient latitudinal de SST (Table 2, article 1).

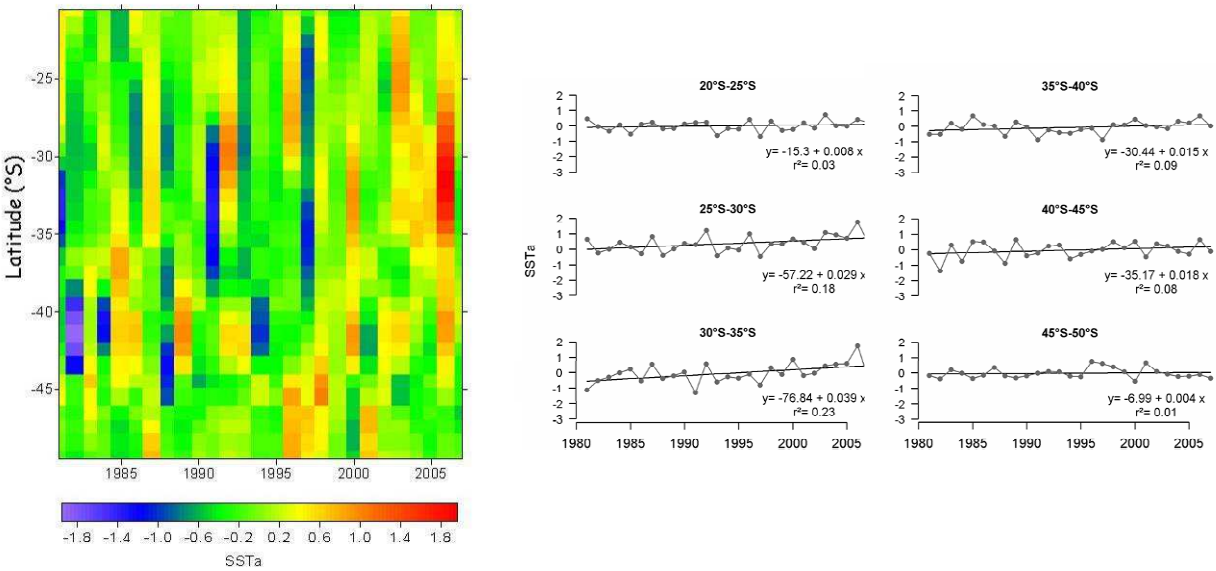


Figure III.2: Profil latitudinal des anomalies de SST dans la zone d'étude et variations inter-annuelle

- Les changements décennaux de distribution et d'abondance varient en fonction des espèces, mais ce sont les espèces à affinité "chaude" qui ont subi le plus de changements (Tableau III.3). Toutes les espèces de ce groupe à l'exception du pétrel soyeux ont vu leur abondance diminuer et plus particulièrement le grand albatros, les pétrels géants et le pétrel à menton blanc. Les espèces à affinité plus « froide » sont restées stables et deux espèces ont même tendance à être vus plus fréquemment depuis les années 2000 : l'albatros à sourcils noirs et le damier du cap (Fig 4, article 1).

- Les changements de distribution ont pu être testés sur les 6 espèces les plus abondantes car le modèle ne parvenait pas à converger lorsque le pourcentage de zéro était supérieur à 95%. Les modèles ont reconstitué la probabilité d'occurrence en fonction de la latitude pour chaque décennie (Fig 3, article 1). La comparaison entre les deux décennies indique que la limite nord de la distribution du grand albatros et des prions s'est déplacée vers le sud, dans la direction attendue (cf chapitre 1 §2), tandis que le pétrel à menton blanc est observé plus au nord depuis les années 2000 (Fig 3, article 1).

- A l'exception du pétrel à menton blanc, la plupart des espèces qui ont subi des diminutions d'abondances et/ou des changements de distribution sont sensibles au réchauffement des masses d'eau, car leurs abondances sont plus faibles lorsque les anomalies SST sont positives.

III. Discussion - Conclusion

Suivre des changements à long terme de distribution n'est pas chose facile chez des animaux ayant des capacités de déplacements leur permettant d'explorer de larges zones océaniques et de répondre rapidement à des modifications de leur environnement (Hyrenbach & Veit 2003). Malgré le réchauffement des eaux subtropicales pendant la période couverte par notre étude, la communauté d'oiseaux du groupe "chaud" n'a pas montré de tendance systématique vers un déplacement de distribution en direction du sud. Seules deux espèces, le grand albatros et les prions ont decalé leur distribution vers le sud, tandis que le pétrel à menton blanc est observé plus au nord. Bien que les anomalies de SST puissent expliquer une partie des changements d'abondance, il se peut que d'autres facteurs tels que l'intensité du vent aient un rôle majeur dans les changements observés, notamment chez le grand albatros. En effet, les suivis télémétriques à long terme ont montré que des changements d'intensité du vents sur ce gradient latitudinal avaient influencé la distribution et la vitesse de vol des grand albatros depuis les 20 dernières années (Weimerskirch et al in prep). Le déplacement vers le nord du pétrel à menton va à l'encontre des prédictions et pourrait être lié à la spécialisation de certains individus qui semblent s'associer très régulièrement aux bateaux de pêche qui opèrent dans les eaux subtropicales depuis les années 1980 (Tuck *et al.* 2003).
Lorsque l'on s'intéresse à des changements d'abondance et de distribution en surveillant une partie de l'aire de répartition, il est difficile d'affirmer qu'il s'agit de changements d'abondance et pas d'une redistribution spatiale des individus (Hyrenbach & Veit 2003). En effet, les diminutions d'abondance du grand albatros, des pétrels géants, du pétrel à menton blanc et de l'albatros à bec jaune observées au cours des 20 dernières années pourraient être dû à une redistribution des individus vers des latitudes plus au sud, que nous n'avons pas échantillonnées. Cependant, la concordance entre les diminutions d'abondances en mer (Woehler 1996) et la plupart des tendances démographiques observées en différentes localités de l'océan Austral (Berrow *et al.* 2000 ; Crawford *et al.* 2003 ; Croxall *et al.* 2005 ; Prince *et*

al. 1998 ; Delord *et al.* 2008) suggère qu'il s'agit d'un déclin global des populations plutôt que d'une redistribution spatiale.
La diminution d'abondance des espèces du groupe « chaud » est en partie liée au réchauffement des masses d'eaux subtropicales puisque la plupart de espèces de ce groupe sont affectées négativement par les anomalies de SST positives. L'augmentation de SST a probablement une influence indirecte sur l'abondance et la distribution des oiseaux marins à travers une modification de la disponibilité des ressources (poissons, calmars), généralement plus contraintes par des optimaux thermiques (Frederiksen *et al.* 2006).
De plus, toutes les espèces de ce groupe, à l'exception du pétrel soyeux, sont des espèces qui ont été touchées par la mortalité accidentelle (Tableau III.2) lors des opérations de pêche à la palangre qui se sont intensifiées au cours des années 1990 dans les eaux subtropicales et subantarctiques de l'océan Austral (Gales *et al.* 1998 ; Tuck *et al.* 2001).

	Especes	**Occurrence**	**Abondance en mer**	**SSTa**	**Interaction Pêcherie**	**Tendances Démographiques (IO)***
CHAUDES	Grand Albatros	Déplacement vers le sud	↘	-	Oui	↗
	Albatros à bec jaune	?	↘	Nul	Oui	↘
	Pétrel géant	=	↘	-	Oui	~
	Pétrel à menton blanc	Déplacement vers le nord	↘	Nul	Oui	↘
	Pétrel soyeux	=	=	-	Non	?
FROIDES	Albatros à sourcils noirs	=	↗	-	Oui	~
	Albatros fuligineux à dos clair	?	=	Nul	Oui	↗
	Albatros à tête grise	?	=	Nul	Oui	↗
	Damier du cap	?	↗	-	Oui	?
	Pétrel tempête de Wilson	?	=	Nul	Non	?
	Prions sp.	Déplacement vers le sud	=	+	Non	?
	Pétrel bleu	?	=	-	Non	~

Tableau III.2 : Tableau recapitulatif des résultats de cette étude et clé d'interprétation. Le texte en gris signifie qu'il s'agit de tendances. * (Delord *et al.* 2008 ; Nel *et al.* 2002 ; Rolland *et al.* 2008 ; Barbraud & Weimerskirch 2003). Le symbole ~ siginifie que les tendances fluctuent mais restent stables.

A l'inverse, les espèces du groupe « froid » n'ont pas subit de changement significatif d'abondance pendant les 20 dernières années ; cela suggère qu'elles réagissent moins fortement au changements climatiques actuels que les espèces du groupe « chaud ». Ce

résultat est important car les tendances de populations à terre de certaines espèces comme le damier du cap, les pétrels tempêtes ou les prions sont inconnues.
Le cas de l'albatros à sourcils est intéressant car son abondance a eu tendance à augmenter entre les deux décennies dans notre zone d'étude, alors que les tendances démographiques sont stables à Kerguelen (Rolland *et al.* 2008) et en diminution en Georgie du Sud (Prince *et al.* 1994). Nos résultats concordent avec l'étude menée par Barbraud *et al.* 2010 ; Rolland *et al.* 2010), qui prédit une croissance de la population d'albatros à sourcils noirs de Kerguelen en réponse au scénario de réchauffement pour la fin du 21ème siècle (à effort de pêche constant).
Pour conclure, notre étude suggère que le réchauffement du climat a affecté l'abondance et la distribution des espèces à affinité « chaude » visitant les eaux subtropicales en novembre-décembre. La mortalité accidentelle causée par les pêcheries a pu jouer un rôle important dans le déclin des grands albatros, des pétrels à menton blanc et des pétrels géants observés en mer. Cependant, l'impact relatif du climat et de la pêche est difficile à distinguer à partir des données d'observation en mer et les études démographiques indiquent des réponses très contrastées en fonction des espèces (Rolland *et al.* 2009 ; Ashmole 1971 ; Barbraud *et al.* 2008 ; Barbraud *et al.* 2010). Les réponses aux variations climatiques à long terme et la sensibilité des espèces aux pêcheries semblent dépendre à la fois du comportement, de la distibution spatiale (affinité pour certaines masses d'eau) et des capacité d'adaptation à des changements rapides des conditions environnementales.

IV. Perspectives

Ce programme de comptage en mer a été relancé de façon systématique à différentes saisons au début des années 2000 et va donc permettre de suivre l'évolution de ces tendances dans ls années futures. Le suivi de la limite nord de répartition de ces espèeces est très interessant compte tenu des prédictions futures concernant le climat de l'océan Austral. En effet, les modèles climatiques prédisent un réchauffement de 1 à 3.6°C d'ici 2100. Dans ce contexte, on peut penser que les espèces à affinité « froide » puissent être touchée à leur tour dans quelques années.
Des modèles d'habitat basés sur la présence/absence ou sur les densités relatives pourraient permettre de mieux comprendre les relations entre l'environnement et la distribution des oiseaux marins. L'étude de Hyrenbach et al (2007) conduite dans notre zone d'étude à partir des mêmes données pendant 2 campagnes, a fournit des résultats intéressants au niveau de la structure des communautés et des déterminants océanographiques controlant la densité d'oiseaux marins. Ce type d'étude pourrait être appliqué au niveau spécifique en utilisant l'ensemble des campagnes disponibles depuis les années 2000.

V. Article 1

Global Change Biology

Global Change Biology (2010) **16**, 1895–1909, doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02169.x

Interdecadal changes in at-sea distribution and abundance of subantarctic seabirds along a latitudinal gradient in the Southern Indian Ocean

CLARA PÉRON, MATTHIEU AUTHIER, CHRISTOPHE BARBRAUD, KARINE DELORD, DOMINIQUE BESSON and HENRI WEIMERSKIRCH

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, F-79360 Villiers-en-Bois, France

Abstract

Long-term demographic studies have recently shown that global climate change together with increasing direct impacts of human activities, such as fisheries, are affecting the population dynamics of marine top predators. However, the effects of these factors on species distribution and abundance at sea are still poorly understood, particularly in marine ecosystems of the southern hemisphere. Using a unique long-term data set of at-sea observations, we tested for interdecadal (1980s vs. 2000s) changes in summer abundance and distribution of 12 species of Albatrosses and Petrels along a 30° latitudinal gradient between tropical and Antarctic waters of the southern Indian Ocean. There were contrasting effects of climate change on subantarctic seabird distribution and abundance at sea. While subtropical waters showed the highest rate of warming, the species that visited this water mass showed the greatest changes in distribution and abundance. The abundance of Wandering Albatrosses (*Diomedea exulans*), White-chinned Petrels (*Procellaria aequinoctialis*) and Giant Petrels (*Macronectes* sp.) declined markedly, whereas the other species showed contrasting trends or did not change. With the exception of the White-chinned Petrel, these decreases were at least partly related to regional increase in sea surface temperature. The southward shift of Wandering Albatross and Prions (*Pachyptila* spp.) distributions could be ascribed to species redistribution or decrease in abundance due to warming of the subtropical waters. Surprisingly, White-chinned Petrel distribution shifted northward, suggesting more complex mechanisms. This study is the first to document a shift in species range in the Southern Ocean related to climate change and contrasting abundance changes. It suggests that some species might experience more severe impacts from climate change depending on the water masses they visit. As climate changes are predicted to continue in the next decades, understanding species responses to climate change is crucial for conservation management, especially when their conservation status is critical or unknown.

Keywords: at-sea survey, Bayesian, climate change, mixture model, populations trends, Procellariiform, zero inflation

Received 4 June 2009; revised version received 2 October 2009 and accepted 20 November 2009

Introduction

The Earth's climate has experienced an unprecedented warming since the 1970s (IPCC, 2007) that has already affected both marine and terrestrial ecosystems (Walther *et al.*, 2002). Climate changes are affecting species physiology, phenology, abundance and distribution, and thus the structure and composition of communities (Hughes, 2000; Root *et al.*, 2003; Votier *et al.*, 2005). Depending on the pace of changes, a species can either adapt to its new environment, track its former preferred habitat, or go extinct (Davis *et al.*, 2005). These responses will depend on species standing genetic variation, dispersal ability as well as biotic interactions. However, given the current rate of warming, changes in distribution and abundance are the most likely and immediate responses for most species (Bennett, 1997). Indeed, several studies have reported population declines and/or poleward shifts in distribution consistent with climate warming (reviewed in Parmesan, 2006). Whereas such changes have been widely studied in the northern Atlantic (Beaugrand & Reid, 2003; Genner *et al.*, 2004) and Pacific Oceans (Roemmich & McGowan, 1995; Hyrenbach & Veit, 2003), the ecological impact of climate change on marine ecosystems is less well documented in the southern hemisphere where large-scale and long-term data sets are logistically difficult to obtain. As climate changes differ between both hemispheres, we might expect differences in biological responses.

The Southern Ocean is a major component of the global ocean and climate system and several studies documented an increase in air and sea surface tempera-

Correspondence: Clara Péron, tel. +33 5490 93557, fax +33 5490 96526, e-mail: peron@cebc.cnrs.fr

© 2010 Blackwell Publishing Ltd

tures (SST; King, 1994; Smith *et al.*, 1999; Gille, 2002) over the past 50 years, concomitant with important changes in sea-ice extent (Zwally *et al.*, 2002) and surface wind stress (Fyfe *et al.*, 2007). Such changes in oceanographic conditions are related to atmospheric circulation, water mass dynamics and the position of frontal structures (Hall & Visbeck, 2002; Kostianoy *et al.*, 2004), known to affect distribution and abundance of marine pelagic species (e.g., plankton, fish and squids; Hunt *et al.*, 1981; Lehodey *et al.*, 1997) and, consequently, the availability of prey to top predators. Given the shifts in the at-sea distribution and abundance of several marine species in some other parts of the world (e.g., Lehodey *et al.*, 1997; Beaugrand *et al.*, 2003; McMahon & Hays, 2006), we may expect environmental changes to have an impact on the Southern Ocean communities. For instance, Atkinson *et al.* (2004) documented the long-term changes in Antarctic krill (*Euphausia superba*) density and distribution and their effects on the Southern Ocean food web.

As top predators, seabirds are thought to integrate marine food webs across space and time (Trathan *et al.*, 2007) and can therefore provide information on ecosystem changes. They are important components of the ecosystems and are by far the most studied taxa in the Southern Ocean marine environment with long-term demographic studies on land.

Whereas changes in the demographic parameters and population sizes of several Antarctic and subantarctic seabird species have been related to both local and large-scale climatic changes (Weimerskirch *et al.*, 2003; Trathan *et al.*, 2007; Forcada *et al.*, 2008), there are few similar studies investigating the long-term changes in at-sea distribution based on tracking or at-sea observations. Vessel-based surveys are precious tools to investigate species range expansions or contractions and/or changes in abundance as seabirds spend most of their time at sea. Their advantages are to provide information on abundance of (1) species inaccessible on land (Ballance, 2007) and (2) the nonbreeding fraction of the population, a component frequently ignored by land-based monitoring (Aebischer & Wanless, 1992).

Most of the vessel-based surveys conducted in the Southern Ocean aimed at characterizing seabird communities and their oceanographic habitats using short-term monitoring surveys (Ainley *et al.*, 1994; Van Franeker *et al.*, 2002; Raymond & Woehler, 2003; Hyrenbach *et al.*, 2007). To our knowledge, the only long-term study of seabird abundance and distribution at sea in the Southern Ocean was conducted by Woehler (1997) in Prydz Bay (Antarctica). This study revealed a decrease in abundance of five nonresident subantarctic species (Black-browed Albatross *Diomedea melanophrys*, Wandering Albatross *Diomedea exulans*, Northern Giant Petrel *Macronectes halli*, White-chinned Petrel *Procellaria aequinoctialis* and Light-mantled sooty Albatross *Phoebetria palpebrata*) between the summers of 1980 and 1992.

The novelty of our study is to analyze a unique long-term data set of at-sea observations made repeatedly over two time periods separated by 20 years to examine changes in seabird occurrence and abundance at a large spatial scale. Cruises encompassed a 30° latitudinal gradient from tropical to Antarctic waters of the Southern Indian Ocean that allowed us to investigate the effect of rising SST on 12 species of Albatrosses and Petrels breeding on the subantarctic islands. We favored a Bayesian approach for data analysis to account for the heterogeneity of observational data and to fit less standard distributions (Gelman & Hill, 2007).

Our objectives were to test (1) whether the northern limit of the range and/or abundance of subantarctic seabirds changed over a 20-year time period and (2) whether any changes were consistent throughout the latitudinal gradient. We also tested how seabird occurrence and abundance responded to ocean warming by studying the relationships between species distribution and SST anomalies (SSTa). We expected species-specific responses since long-term responses to climate warming depend on species' ecology, such as affinity to warm or cold waters (Hyrenbach & Veit, 2003; Hemery *et al.*, 2008) or feeding guilds (Van Franeker *et al.*, 2002). Given the threats remaining over these species (Delord *et al.*, 2008), studying their response to climate change may provide valuable information for conservation management.

Materials and methods

Study area

Data were collected on board R.V. Marion Dufresne I and II during logistic or oceanographic cruises between La Réunion Island (21°06′S; 55°6′E) and the French subantarctic islands of Crozet (46°30′S; 51°00′E) and Kerguelen (49°30′S; 69°30′E). We analyzed 12 southward surveys conducted during two time periods: 1981–1984 and 2002–2007 in November and December (Table 1), corresponding to the breeding period of the 12 studied species. These 2 months were the most frequently surveyed and exhibited comparable oceanographic patterns (Kostianoy *et al.*, 2004). Transect lines crossed a large latitudinal gradient encompassing five distinct biogeographic domains (Fig. 1): the tropical waters (SST > 24 °C, TRW), the subtropical waters (SST = 17–24 °C, STW), the convergence zone (SST = 13–17 °C, CZ), the subantarctic waters (SST = 4 °C–13 °C, SAW) and the Antarctic waters (SST < 4 °C, ANW).

Seabird surveys

Seabirds were recorded using the strip transect method (Tasker *et al.*, 1984) and survey effort was maintained through-

Table 1 Description of the surveys including the start/end dates, duration and geographical ranges

No.	Start date GMT	End date GMT	Decade	No. of stations	No. of days	North (°S)	South (°S)	West (°E)	East (°E)
1	07/12/1981	18/12/1981	1980	65	8	23.57	49.75	51.93	70.08
2	22/12/1982	29/12/1982	1980	65	7	23.93	49.33	52.03	66.00
3	05/11/1984	16/11/1984	1980	39	8	20.95	48.92	52.47	66.27
4	06/12/1984	13/12/1984	1980	60	7	23.62	48.35	52.03	66.08
5	02/12/2002	10/12/2002	2000	51	6	23.92	48.37	52.40	67.95
6	05/12/2004	12/12/2004	2000	68	7	24.17	49.03	51.97	69.82
7	05/11/2005	13/11/2005	2000	38	7	21.17	49.60	51.95	68.02
8	03/12/2005	20/12/2005	2000	67	7	23.63	48.68	52.00	69.07
9	05/11/2006	14/11/2006	2000	89	8	21.53	48.23	51.97	66.45
10	06/12/2006	13/12/2006	2000	39	6	33.90	48.47	51.95	68.68
11	04/11/2007	12/11/2007	2000	75	6	23.37	48.32	52.33	67.25
12	04/12/2007	10/12/2007	2000	52	6	23.77	47.77	51.95	58.73

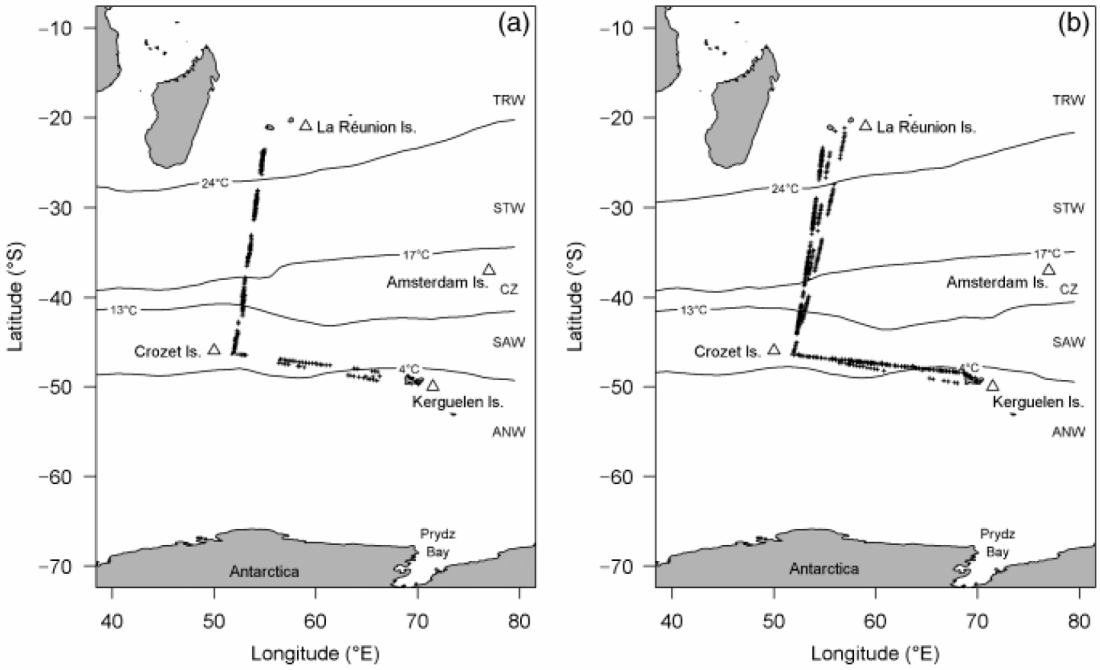


Fig. 1 Maps of the Southern Indian Ocean showing the survey stations (+) in (a) the 1980s and (b) in the 2000s. The sea-surface isotherms are delimiting five distinct biogeographic domains: the tropical waters (SST > 24 °C, TRW), the subtropical waters (SST = 17–24 °C, STW), the convergence zone (SST = 13–17 °C, CZ), the subantarctic waters (SST = 4 °C–13 °C, SAW) and the Antarctic waters (SST < 4 °C, ANW). The SST data were obtained by averaging the November and December monthly composites derived from the latest version of Reynolds Optimally Interpolated SST for the two time periods (1981–1984 and 2002–2007) at 1° × 1° spatial resolution.

out daylight hours on the one side of the vessel with best visibility (least sun glare). Seabird counts were performed by highly experienced or trained observers so that identifications were made to the lowest possible taxonomic level. Prions (genus *Pachyptila*) and Giant Petrels (genus *Macronectes*) were not identified at the species level due to their difficult identification when at-sea. Sighting position was determined by the Positioning System of the ship and observation conditions were recorded before each count (visibility, wind force and sea state). We selected censuses made when the vessel cruising-speed was between eight and 15 knots, visibility was more than 3 km and sea state was not stronger than rough (swell lower than 4 m) to avoid bias in detection probability, especially that of small-sized species (Tasker *et al.*, 1984; Spear *et al.*, 2004).

As many subantarctic species tend to follow ships (hereafter termed ship-followers), two types of counts were performed. The first type of count consisted in recording all birds from the

Table 2 Decadal comparisons of total abundance, occurrence and mean latitude of first sighting of the 12 studied seabirds species (n_{1980} = 229 stations, n_{2000} = 479 stations)

		Mean abundance (ind/count ± SD)		Freq Occ. (%)		Mean latitude of first sighting (°S ± SD)		
Species	Code	1980	2000	1980	2000	1980	2000	Group
Ship-followers (instantaneous counts)								
Wandering Albatross *Diomedea exulans*	**WAAL**	**0.94 ± 1.77**	**0.59 ± 1.20**	**38.43**	**27.97**	**33.96 ± 3.43**	**38.38 ± 4.67**	**Warm**
Black-browed Albatross *Thalassarche melanophrys*	BBAL	0.09 ± 0.39	0.22 ± 0.67	6.55	12.32	44.85 ± 3.17	44.35 ± 4.51	Cold
Light-mantled sooty Albatross *Phoebetria palpebrata*	LMSA	0.09 ± 0.41	0.03 ± 0.35	6.55	2.09	47.12 ± 0.22	46.78 ± 1.27	Cold
Grey-headed Albatross *Diomedea chrysostoma*	GHAL	0.05 ± 0.23	0.07 ± 0.31	4.37	5.43	46.18 ± 3.75	44.81 ± 2.98	Cold
Yellow-nosed Albatross *Thalassarche chlororhynchos*	**YNAL**	**0.04 ± 0.23**	**0.01 ± 0.10**	**3.93**	**1.04**	**37.98 ± 2.51**	**40.63 ± 4.74**	**Warm**
Giant Petrel sp. *Macronectes* sp.	**GPSP**	**0.47 ± 0.92**	**0.43 ± 1.25**	**26.20**	**16.91**	**37.57 ± 3.21**	**42.08 ± 4.54**	**Warm**
White-chinned Petrel *Procellaria aequinoctialis*	**WCPE**	**7.37 ± 10.38**	**4.81 ± 6.98**	**58.95**	**52.19**	**33.35 ± 4.01**	**32.91 ± 3.83**	**Warm**
Cape Petrel *Daption capense*	CAPE	0.41 ± 1.55	0.22 ± 1.05	10.92	8.56	43.79 ± 4.41	46.78 ± 1.75	Cold
Prions spp. *Pachyptila* spp.	PRSP	3.59 ± 13.16	5.69 ± 27.53	20.52	23.38	42.32 ± 2.82	41.23 ± 1.7	Cold
Wilson's storm Petrel *Oceanites oceanicus*	WISP	0.28 ± 1.11	0.07 ± 0.36	9.17	4.80	39.18 ± 4.94	38.02 ± 3.65	Cold
Flying past (10 min counts)								
Soft-plumaged Petrel *Pterodroma mollis*	**SPPE**	**0.38 ± 1.00**	**0.49 ± 1.15**	**19.65**	**24.06**	**34.95 ± 0.50**	**34.72 ± 3.44**	**Warm**
Blue Petrel *Halobaena caerulea*	BLPE	0.04 ± 0.23	0.004 ± 0.06	3.05	0.42	45.71 ± 1.01	46.79 ± 1.36	Cold

Species of the 'Warm' group, with mean latitude of first sighting lower than 38°S in the 1980s appear in bold.

bow to 90° off one side during 10 min. The second count was made immediately after the first one at the rear of the boat as an instantaneous picture of birds following in the wake. The observation protocol of the 10 min count at the front of the ship changed between the two decades. During the 1980s, seabird abundance was assessed regardless of distance (Brown *et al.*, 1975), whereas in the 2000s, counts were made within a 300 m strip (Tasker *et al.*, 1984; Spear *et al.*, 2004). Moreover, during the 1980s, time interval between censuses was variable, while it was kept strictly constant each hour in the 2000s. The snapshot count at the rear of the boat was however performed identically during the two decades. Among the 40 Procellariiform species recorded in the study area (list of species in Table S1), we focused on the 12 most frequently sighted species (i.e., total occurrence higher than 2%, Table 2). As 10 out of 12 species (listed in Table 2) had already been reported as ship-followers (Griffiths, 1982; Cherel *et al.*, 1996; Weimerskirch *et al.*, 2000), we chose to use the instantaneous count made at the rear of the boat for those species in order to (1) compare distribution and abundance with the same counting method, (2) avoid overestimation of abundance as ship-followers are likely to enter and exit the quadrant repeatedly during the 10 min count (Spear *et al.*, 1992; Hyrenbach, 2001). Ship-followers abundance was thus estimated as the number of birds sighted during the snapshot count at the rear of the boat, whereas abundances of Blue Petrels (BLPE, *Halobaena caerulea*) and Soft-plumaged Petrels (SPPE, *Pterodroma mollis*), which are not ship-following species (Ryan & Moloney, 1988), were assessed as the number of birds recorded during the 10 min count performed on the side of the vessel. The change in counting method (from the bow to 90° off one side during 10 min) is unlikely to have an effect on abundance estimates of SPPE and BLPE given their low detection probability beyond 300 m (<30%, Barbraud & Thiebot, 2009). Spatial coverage of survey effort was comparable between decades (Fig. S1) with lower effort at latitudes covered at night and in the vicinity of islands as counts were stopped to minimize the effect of land and/or colony attraction. We constrained the time interval between two consecutive counts to be longer than 40 min in order to reduce autocorrelation, i.e., the tendency of seabirds to stay around the ship (Hyrenbach, 2001). For instance, La Cock & Schneider (1982) reported that Wandering Albatrosses, one of the most common species encountered in this region, followed their research vessel for an average of 44 min.

Oceanographic data

We investigated the effect of SSTa on abundance and distribution because it was the only environmental variable available since the 1980s. Several studies have documented the effect of SST on seabird populations through demographic parameters

(Barbraud & Weimerskirch, 2001; Pinaud & Weimerskirch, 2002; Sandvik *et al.*, 2005) or density estimates derived from at-sea surveys (Oedekoven *et al.*, 2001). Summer SSTa were derived from the latest version of the Reynolds Optimally Interpolated SST (Reynolds *et al.*, 2002) available at the IRI/LDEO Climate Data Library (http://ingrid.ldeo.columbia.edu/). The anomalies were calculated over the 1981–2007 period at two spatial scales. We used monthly SSTa at a spatial resolution of $1^\circ \times 1^\circ$ as a covariate in our models, whereas they were averaged on a 5° longitudinal strip (50–55°E) from La Réunion to Crozet (20–45°S) and on a 14° longitudinal strip (56–70°E) from Crozet to Kerguelen (46–50°S) to investigate summer decadal trends. Long-term temporal trends were analyzed with linear regressions.

Analytical methods

Our data are largely observational: it is unbalanced with heterogeneity due to variability in observers (Van der Meer & Camphuysen, 1996), at-sea conditions and spatial sampling. Because of these features, a Bayesian approach was favored as it easily accounts for the structure of the data and fits less-standard distributions (Gelman & Hill, 2007).

Because counts started shortly after leaving La Réunion Island (i.e., at latitudes where our focal species were absent), our data contain many zeros due to the real absence of birds. The exact latitude at which a species can be observed, however, is unknown. Removing all zeros would assume a probability of detection close to 1, an unreasonable assumption for most species (Barbraud & Thiebot, 2009). Instead, we modeled occurrence and abundance simultaneously using zero-altered distributions, such as a Zero-Inflated Poisson (ZIP) or a Zero-Inflated Negative Binomial (ZINB). Observed zeros can either stem from: (1) a true absence of the species caused by unsuitable habitat or chance or (2) a false absence due to imperfect detection or a temporary absence (Fig. S2; Martin *et al.*, 2005). False absences can result from a too small sampling area or a too short census duration relative to the temporal and spatial scale of movements of the focal species (Tyre *et al.*, 2003).

We were not interested in performing model selection but in reproducing the observed patterns using a few biological meaningful predictors. In a preliminary analysis we tested the ability of a ZIP and a ZINB to predict the observed proportion of individuals, and found the ZINB to provide a better fit, especially for nonzero observations (see Martin *et al.*, 2005; Wenger & Freeman, 2008). We therefore focused on the ZINB model to detect any decadal differences in occurrence and/or abundance of species.

For all studied species, survey identity was included as a random effect to account for the variability due to observers, differing locations of the counts and weather conditions. We could not model a decadal effect explicitly (because it had only two levels) as this would mean including decade as a random effect, with survey nested within decade. Treating decade as a fixed factor would ignore this nested structure. Nevertheless, to account for the latter, we pooled estimates of the random effects of surveys made in the 1980s and of those made in the 2000s to look for systematic differences between their modes.

For all species, occurrence and abundance were modeled as functions of latitude (continuous data) and SSTa (categorical data: positive or negative). We studied the effect of SSTa independently from latitude as they were not strongly correlated (Pearson's $\rho = 0.26$, $P < 0.01$). For species with <90% zero-observations (Table 3), the probability of observing a false absence was modeled as a straight line with varying slopes and a fixed intercept. For the remaining species, occurrence was modeled with fixed intercept and slope, because presence values were too sparse to detect decadal changes in occurrence. Abundance was modeled on a log scale as a straight line with a fixed slope and varying intercepts for all species except

Table 3 ZINB model detailed parameters ($N = 708$), species with more than 90% zero observations appear in bold

Species name	Proportion of zero values (%)	Occurrence		Abundance	
		Intercept	Slope	Intercept	Slope
Warm species					
Wandering Albatross	68.6	Fixed	Varying	Varying	Varying
Yellow-nosed Albatross	**98.0**	Fixed	Fixed	Varying	Fixed
Giant Petrel sp.	80.1	Fixed	Varying	Varying	Fixed
White-chinned Petrel	45.6	Fixed	Varying	Varying	Varying
Soft-plumaged Petrel	77.4	Fixed	Varying	Varyi ng	Varying
Cold species					
Black-browed Albatross	89.6	Fixed	Varying	Varying	Fixed
Light-mantled sooty Albatross	**96.5**	Fixed	Fixed	Varying	Fixed
Grey-headed Albatross	**94.9**	Fixed	Fixed	Varying	Fixed
Cape Petrel	**90.7**	Fixed	Fixed	Varying	Fixed
Wilson's storm Petrel	**93.8**	Fixed	Fixed	Varying	Fixed
Prions sp	77.5	Fixed	Varying	Varying	Fixed
Blue Petrel	**93.2**	Fixed	Fixed	Varying	Fixed

ZINB, zero-inflated negative binomial.

White-Chinned Petrel (WCPE), Wandering Albatross (WAAL) and SPPE (Table 3). For the latter three, varying slopes were included as well. For nonfollowing species (BLPE and SPPE), we included a categorical 'METHOD' covariate because the protocol changed between the two decades. A sensibility analysis was conducted in order to assess whether this methodological bias could have been detected given the sample sizes (see details in the supplementary information 'Ability to detect a methodological bias', Fig. S7).

To summarize, occurrence was modeled for 6 species (WAAL, WCPE, SPPE, BBAL, PRSP, GPSP) as

$$\text{logit}(p(x_{i,j})) = a_0 + (a_1 + \alpha_{1,j}) \cdot \text{LAT}_{i,j} + a_2 \cdot \text{SSTa}_{i,j}, \quad (1)$$

where $p(x_{i,j})$ is the probability that observation i in survey j belongs to a negative binomial distribution, a_0 is a fixed intercept, a_1 and $\alpha_{1,j}$ are, respectively, fixed and random slope parameters of latitude, and a_2 is a fixed slope parameter of SSTa.

Abundance was modeled as

$$\log(\lambda(z_{i,j})) = (b_0 + \beta_{0,j}) + (b_1 + \beta_{1,j}) \cdot \text{LAT}_{i,j} + b_2 \cdot \text{SSTa}_{i,j}, \quad (2)$$

for WCPE, WAAL and SPPE (random intercept and slope), and

$$\log(\lambda(z_{i,j})) = (b_0 + \beta_{0,j}) + b_1 \cdot \text{LAT}_{i,j} + b_2 \cdot \text{SSTa}_{i,j}, \quad (3)$$

for other species (random intercept and fixed slope), where $\lambda(z_{i,j})$ is the number of individuals per count at location i and survey j, b_0 and $\beta_{0,j}$ are, respectively, the fixed and random intercept of latitude, b_1 and $\beta_{1,j}$ are, respectively, the fixed and random slope parameters of latitude, and b_2 is the fixed parameter of SSTa.

We then calculated the difference in the slope parameters of latitude between decades as

$$\Delta\text{Occurrence}_{\text{slope}} = \frac{\sum_{j=n_{2000s}}^{j=1} \alpha_{1,j}}{n_{2000s}} - \frac{\sum_{j=n_{1980s}}^{j=1} \alpha_{1,j}}{n_{1980s}}, \quad (4)$$

where n_{1980s} and n_{2000s} are the number of surveys in each decade (4 and 8, respectively), and $\alpha_{1,j}$ the random effect of latitude at each survey. This difference reflects the latitudinal changes in the distribution of birds: if intercept (a_0) and Δ Occurrence slope have the same/opposite signs, it corresponds to a northward/southward shift of species' distribution.

Likewise, we calculated

$$\Delta\text{Abundance}_{\text{intercept}} = \frac{\sum_{j=n_{2000s}}^{j=1} \beta_{0,j}}{n_{2000s}} - \frac{\sum_{j=n_{1980s}}^{j=1} \beta_{0,j}}{n_{1980s}}, \quad (5)$$

$$\Delta\text{Abundance}_{\text{slope}} = \frac{\sum_{j=n_{2000s}}^{j=1} \beta_{1,j}}{n_{2000s}} - \frac{\sum_{j=n_{1980s}}^{j=1} \beta_{1,j}}{n_{1980s}}, \quad (6)$$

where $\beta_{0,j}$ and $\beta_{1,j}$ are the random effects of latitude at each survey on the intercept and slope parameters, respectively. A negative (positive) $\Delta\text{Abundance}_{\text{intercept}}$ indicates a decrease (increase) in number of birds sighted at sea throughout the latitudinal gradient, whereas $\Delta\text{Abundance}_{\text{slope}}$ does not reflect any decadal changes in abundance but a redistribution of the abundance along the gradient.

Models were fitted using WinBUGS version 1.4 (Spiegelhalter *et al.*, 2003). In a Bayesian analysis, one must specify prior distributions which summarize information about uncertain parameters independent of that provided by the data. We used weakly informative priors (Gelman, 2006) and inferences were drawn for posterior distributions based on 1 000 000 Markov Chain Monte Carlo simulations with every 500th sample retained to reduce autocorrelation (see Inference details and WinBUGS codes in supplementary information). Half Sample estimators of the mode and 95% highest density probability (HDP) intervals are reported. The goodness of fit of the model was assessed using a Kolmogorov–Smirnov test.

Furthermore, we distinguished between species that were first sighted north of 38°S ('Warm' group) and those observed south of 38°S ('Cold' group) in the 1980s (Table 2), to perform a meta-analysis using output parameters from the 12 models (one by species). The threshold of 38°S was retained in light of the strong increase in SSTa above that latitude, corresponding to the northern limit of the convergence zone between subtropical and subantarctic waters. Parameters describing the differences in abundance (for both groups) and occurrence (only for the 'Warm' group, as there was not enough data for 'Cold' species) were modeled with a skew-normal distribution (Fig. S3, Ghosh *et al.*, 2007).

Results

The most abundant species recorded were White-chinned Petrels, Prions (*Pachyptila* spp.) and Wandering Albatrosses with, respectively, 3990, 3546 and 497 individuals recorded following the ship and a frequency of occurrence of 54.4%, 22.5% and 31.3%. The nine remaining species had a frequency of occurrence lower than 20% which leads to high proportion of zero values (Table 3). The 12 models provided a good fit to the data with no significant differences between observed and predicted distributions of abundance (Kolmogorov–Smirnov test, $P > 0.13$). It is noteworthy that the models accurately predicted zero-observations (Fig. S6).

Decadal variations in SSTa along the latitudinal gradient

Spatio-temporal variations of summer SSTa along the latitudinal gradient revealed a higher frequency of positive anomalies since the 2000s (Fig. 2), particularly in subtropical waters (north of 38°S) where positive SSTa have been recorded since the late 1990s. Maximum warming trends were observed at latitudes from 25 to 30°S and 30 to 35°S with increasing rates of 0.029 and 0.039 °C yr^{-1}, respectively. These trends correspond to an increase of 0.6–0.8 °C over the 20 years time period.

Decadal and latitudinal changes in occurrence

Decadal comparisons of occurrence were performed for the six species with <90% zero-observations (Table 3). We were not able to fit the model by decade for the remaining species because of the large proportion of zeros in the data set. Decadal changes in latitudinal distribution were contrasting as evidenced by the delta

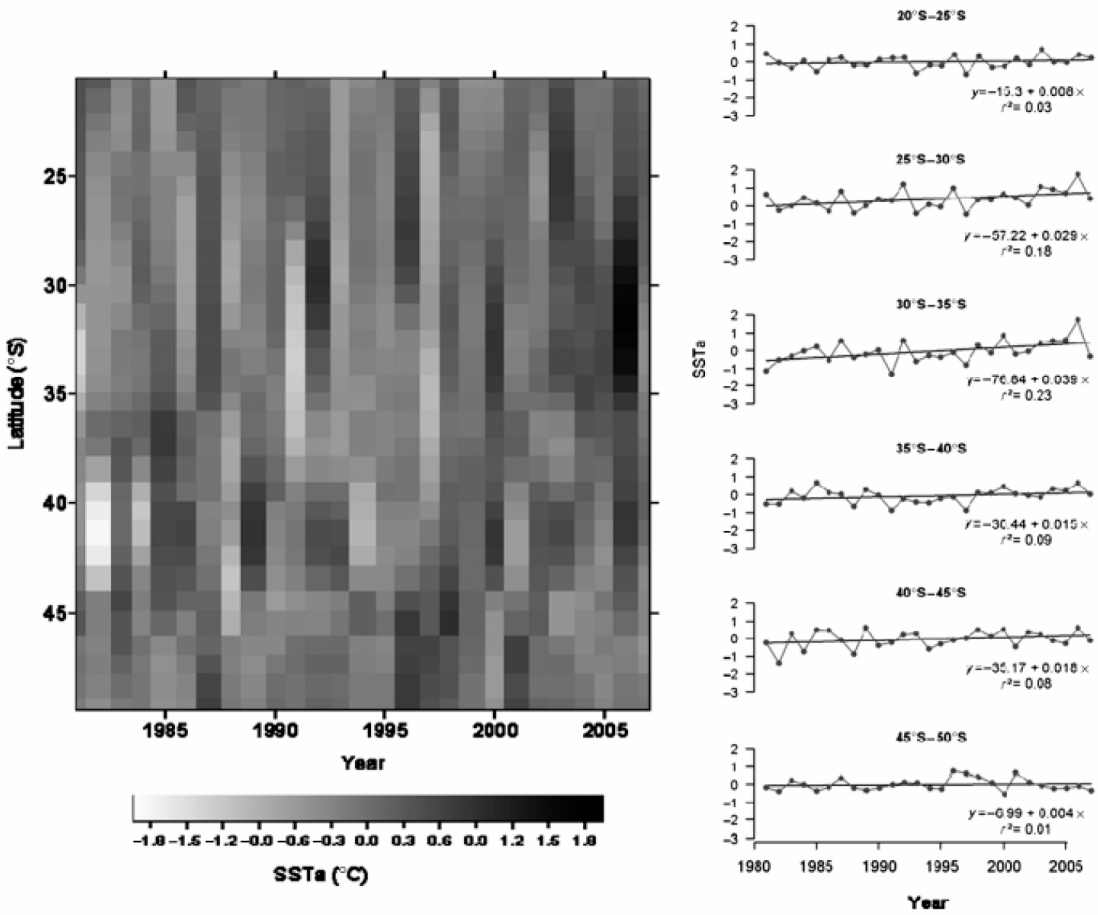


Fig. 2 Spatio-temporal variations of sea-surface temperature anomalies (SSTa) averaged over November and December in $1^\circ \times 5^\circ$ latitude–longitude blocks from 1981 to 2007 and linear trends of SSTa time series in $5^\circ \times 5^\circ$ blocks (50–55°E).

coefficients and the shape of the probability of presence (Fig. 3). The positive delta coefficient of WCPE ($\Delta\text{Occurrence}_{\text{slope}} = 1.45$, $\text{CI}_{95} = [-0.01; 6.37]$) revealed a significant change in its distribution, with a higher probability of presence in the northern part of the study area (29–35°S) and a lower one in the southern part in the 2000s compared with the 1980s (Fig. 3). Unlike WCPE, decadal comparisons of WAAL and PRSP slope parameters (Fig. 3) revealed a southward shift of their distributions (delta coefficients, off-centered from zero). The spatial distribution of GPSP, SPPE and BBAL did not change between the two decades.

Decadal and latitudinal changes in abundance

Decadal differences in the intercept of the models suggested a decrease in abundance for three species (Fig. 4): WAAL, WCPE and GPSP, for which confidence intervals were narrow and did not include zero, or only marginally. Similarly, the abundance of YNAL and LMSA tended to decrease whereas BBAL tended to increase between the two decades. No trends were apparent for the remaining species. For WAAL, WCPE and SPPE, the random effect on the slope of the latitude allowed investigation of whether changes in abundance were consistent along the latitudinal gradient or constrained to a specific range of latitude. Decadal change in slopes of WCPE widely included zero ($\Delta\text{Abundance}_{\text{slope}} = -0.02$, $\text{CI}_{95} = [-0.64; 0.71]$), so that the decline was consistent throughout the latitudinal gradient. By contrast, the intercept of the abundance model of SPPE did not change significantly between the decades but the difference in slope parameters of WAAL and SPPE tended to be negative ($\Delta\text{Abundance}_{\text{slope}} = -0.38$, $\text{CI}_{95} = [-1.63; 0.31]$, $\Delta\text{Abundance}_{\text{slope}} = -0.45$, $\text{CI}_{95} = [-2.10; 0.38]$, respectively) suggesting a redistribution of abundance towards higher latitudes. We found no effect of the 'METHOD' covariate on abundances of SPPE and BLPE, suggesting a weak impact of the width of the strip (300 m vs. to horizon) for these two species. Decadal comparisons of abundance did not reveal any

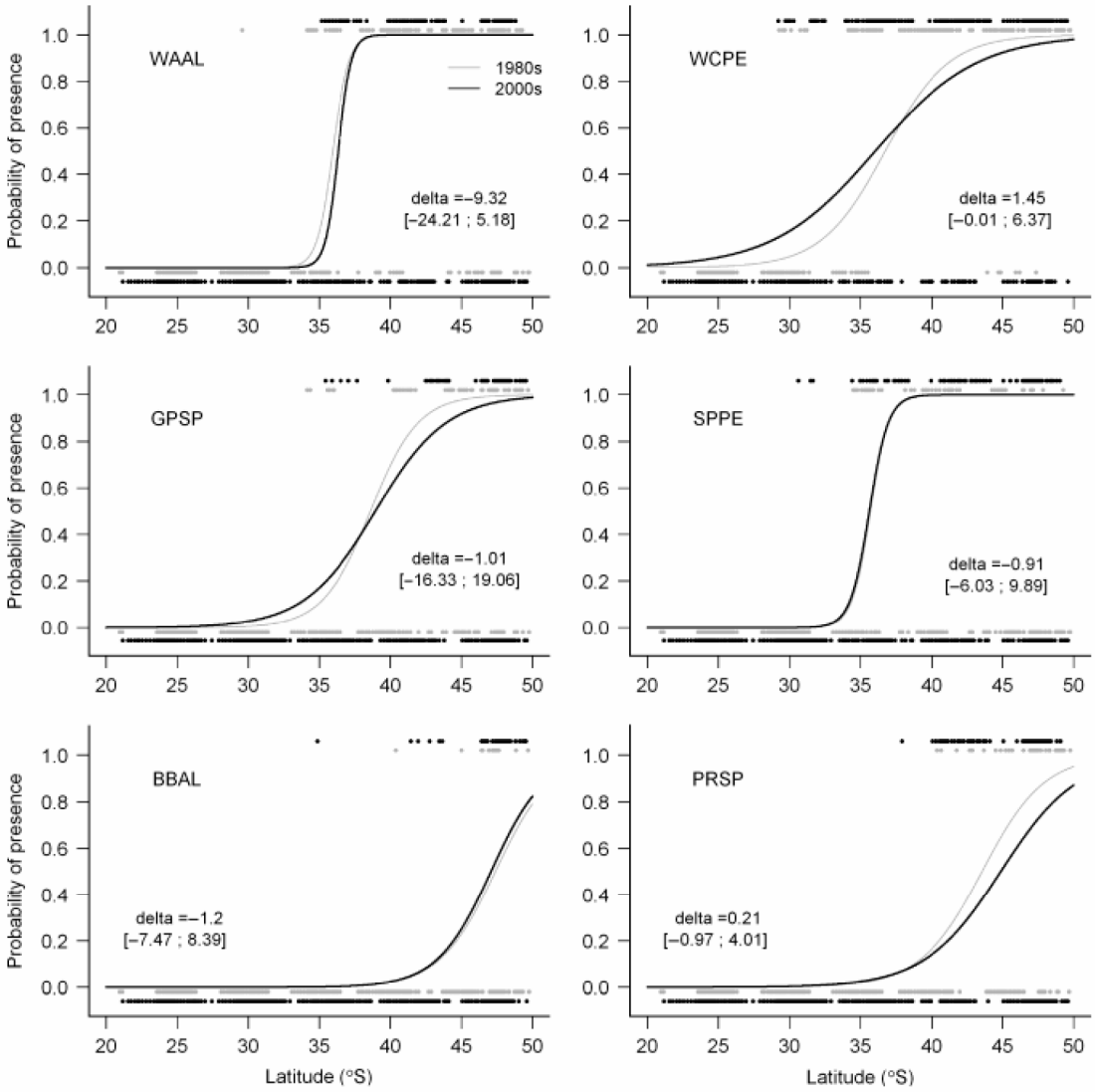


Fig. 3 Predicted probability of presence (occurrence) along the latitudinal gradient (lines) and observed presence (1) and absence (0) in dots for the two decades. Delta corresponds to the mean decadal difference and confidence interval (95%) between the slopes of the Occurrence–Latitude linear relationship on a logit scale.

trends for the others species of Petrels and GHAL, as confidence intervals were often large and centered on zero.

Effect of SSTa on occurrence and abundance

The effects of SSTa on occurrence and abundance were contrasting (Fig. 5). HPD intervals of SSTa coefficients were much larger for occurrence than abundance. On one hand, we found no effect of SSTa on occurrence (values close to zero and large variance), except for PRSP that tended to occur more frequently when SSTa were positive. On the other hand, models revealed different effects of SSTa on abundance depending on species. Models of WAAL, GPSP and BBAL showed a negative relationship between abundance and SSTa ($b_2 = -0.43$, $CI_{95} = [-0.78; -0.09]$, $b_2 = -0.63$ $CI_{95} = [-1.18; -0.13]$, $b_2 = -1.20$, $CI_{95} = [-2.47; -0.19]$, respectively), whereas abundances of the others Albatross species, WCPE, BLPE and WISP were not affected by SSTa. SPPE and CAPE abundances tended to be negatively related to SSTa unlike PRSP which was the only species positively affected.

Decadal changes of 'Warm' vs. 'Cold' water species

The meta-analysis conducted on 'Warm' and 'Cold' species (Table 4) reflected a higher decadal decrease in at-sea

abundance of the 'Warm' group ($\Delta Abundance_{intercept} = -0.75$, $CI_{95} = [-1.35; -0.13]$), compared with the 'Cold' group whose confidence interval marginally included zero ($\Delta Abundance_{intercept} = -0.37$, $CI_{95} = [-1.05; 0.10]$). Occurrence of the 'Warm' group did not change between the two decades, which reflects the contrasting trends of the species included in the 'Warm' group.

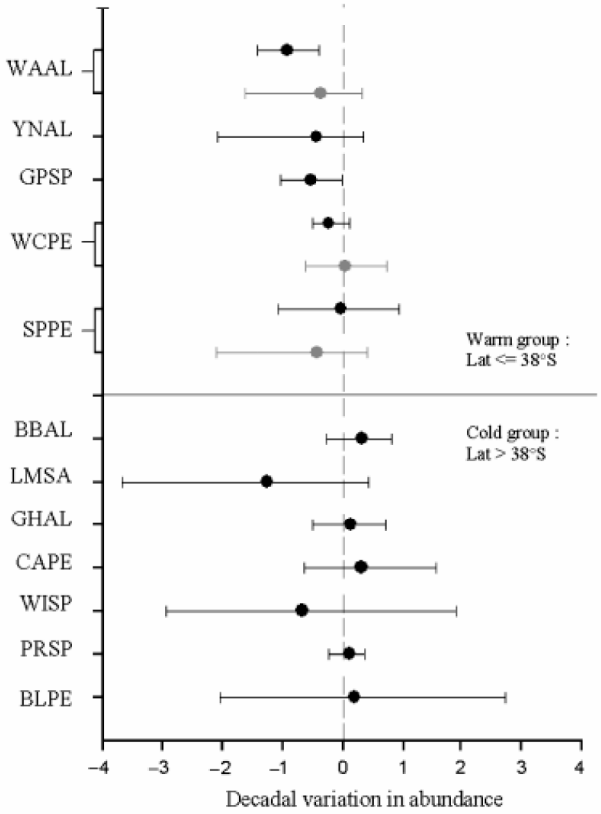


Fig. 4 Decadal difference and confidence interval (95%) between the intercept (black) and slope (gray) of the abundance model for each species.

Discussion

During the study period, the 12 seabird species exhibited contrasting decadal trends in their distributions and abundances at-sea. While subtropical waters had the highest rate of warming in the study area, cosmopolitan species that visited these waters during summer exhibited most changes in distribution and abundance. Occurrence of WCPE revealed a northward shift since the 1980s, whereas other species did not change or tended to shift southward (WAAL and PRSP). Abundance of 'Warm' species declined significantly between the two decades compared with 'Cold' ones, which declined to a lesser extent. The abundance of WAAL, WCPE, GPSP, YNAL and LMSA declined or tended to decline, whereas BBAL tended to increase and the remaining species did not change. SSTa affected mainly seabird abundance but their effects varied with species. Most of the species declining in abundance were adversely affected by positive SSTa.

Latitudinal shifts

Tracking long-term changes in distribution of far-ranging mobile animals is challenging as they are able to disperse over large spatial scales and respond rapidly to shifting water mass distributions (Hyrenbach & Veit,

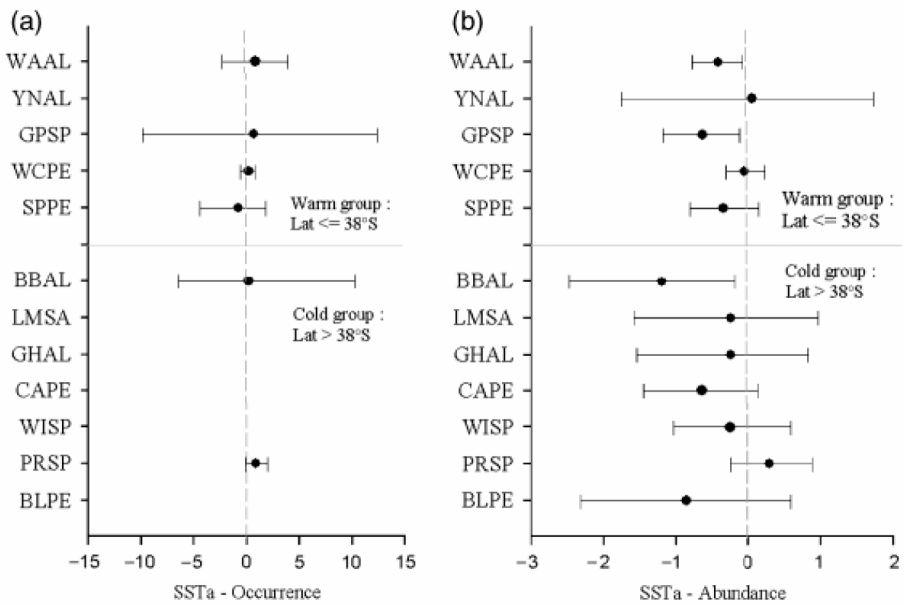


Fig. 5 Mean estimates and confidence intervals (95%) of the sea-surface temperature anomalies (SSTa) effect on occurrence (a) and abundance (b) for each species.

Table 4 Meta-analysis of the inter decadal differences of the ZINB models

	ΔAbundance$_{intercept}$			ΔOccurrence$_{slope}$		
Group	No. of species	Mean ± SE	HDP 95%	No. of species	Mean ± SE	HDP 95%
Warm	5	−0.75 ± 0.48	[−1.35 to −0.13]	4	−1.45 ± 2.48	[−8.43 to 3.9]
Cold	7	−0.37 ± 0.35	[−1.05 to 0.10]	–	–	–

HDP 95% corresponds to the confidence interval of the highest density probability.
ZINB, zero-inflated negative binomial.

2003). Consequently, monitoring surveys often cover a small part of their entire range (Parmesan, 2006). In our case, the surveys encompassed the northern part of the species ranges, which narrows our interpretation of change in spatial distribution. The ZINB model proved to be appropriate to predict zero-observations and consequently to estimate the 'real' occurrence (the probability of presence even when a species is not observed), often confounded with the probability of detecting a species (Altwegg *et al.*, 2008).

Owing to the consistency of positive SSTa observed in the subtropical waters since the early 2000s, we might have expected a latitudinal shift of seabird's northern distribution towards cooler waters. Surprisingly, the 'Warm' group did not display any consistent shift of its northern range limit. Among the six species whose occurrence was investigated, WAAL and PRSP latitudinal range tended to shift in the expected direction (e.g., poleward), whereas the range of WCPE moved northward. The absence of SSTa effect on frequency of occurrence of the six species except PRSP, suggests that other factors may be involved, such as change in wind force (Fyfe *et al.*, 2007), which is known to influence seabird dispersal capacities (Alerstam *et al.*, 1993). We can also suspect that the range of the positive SSTa was too small (0–1.8 °C) to trigger any large distributional change. The southward shift of WAAL is consistent with its global decline in abundance and the trend for redistribution towards southern latitudes, as in most cases there is a positive relationship between abundance and occurrence (Selmi & Boulinier, 2004). Indeed, when spatial distribution is scattered, the less abundant is a species, the lower its probability of presence. On the contrary, the northward shift of WCPE is surprising given its decline in abundance at-sea; yet it may pertain to a few individuals dispersing northward in the 2000s. Several explanations could be proposed such as a reduction of competition with other species that shifted southward or a specialization of some individuals following fishing vessels, as fisheries activity has largely expanded in subtropical waters since the 1980s (Tuck *et al.*, 2003). Fishing vessels are known to influence distribution of ship-following species that feed on fishery discards (Ryan & Moloney, 1988), but it is suspected to concern a small proportion of populations (Freeman, 1997).

Changes in abundance

A significant proportion of the individuals observed in the study area during summer is likely to breed on subantarctic islands located in the southern part of the transects, since breeders are spatially constrained by incubation and chick-provisioning. Therefore, comparisons with long-term demographic studies could be related to changes in at-sea abundance. Several demographic studies have linked seabirds survival or breeding success to local SSTa or other climatic factors as well as longline fisheries' bycatch (Barbraud & Weimerskirch, 2001; Croxall *et al.*, 2002; Rolland *et al.*, 2008). However, such comparisons may be hazardous as individuals sighted at sea are likely to come from various colonies and the species-level response to climate change can vary within geographically differentiated communities (Genner *et al.*, 2004).

Decline of the warm group abundance

The abundance of the 'Warm' group significantly declined in the study area over the past 20 years. While long-term changes in at-sea abundance have already been reported at various trophic levels in marine ecosystems of the Northern Hemisphere (Hyrenbach & Veit, 2003; Grandgeorge *et al.*, 2008; Hemery *et al.*, 2008), similar studies in the Southern Ocean mainly focused on Antarctic krill (Atkinson *et al.*, 2004). Woehler (1997) documented for the first time a decrease in summer at-sea abundance of five subantarctic seabird species in Antarctic waters (Prydz Bay) between 1980 and 1992. Three of these species (WAAL, WCPE and Northern Giant Petrel *Macronectes halli*) showed similar declines within our study area between 1981 and 2007.

Whereas WCPE decline was not related to SSTa, most of the declining 'Warm' species were negatively affected by SSTa. Rising SST may influence seabird distribution

either directly at their range limits or indirectly through availability of prey (Frederiksen *et al.*, 2006). Indeed, 'Warm' species forage partly in subtropical waters and feed on temperature-dependent resources such as fish, squid or krill when observed at sea (Ridoux, 1994). Thus, subantarctic species that forage at higher trophic levels in latitudinal limits of their range during the breeding period may be more susceptible to rising SST. Hyrenbach & Veit (2003) reported such an influence of SST in the California Current System where they observed a concurrent increase in the abundance of warm water taxa and a decline in cold water ones, following the SST increase between 1987–1990 and 1995–1998. Rising SST may alter seabird community structure and eventually modify species interactions. The absence of SSTa effect on WCPE abundance is consistent with the findings of Barbraud *et al.* (2008), suggesting that adult survival was affected by large-scale oceanographic variables (e.g., Southern Oscillation Index) rather than small-scale SSTa variations.

In addition, all the species included in the 'Warm' group, except SPPE have been reported as ship-followers and thus, are dramatically affected by incidental mortality caused by pelagic and demersal longline fisheries in both subtropical and subantarctic waters (Gales *et al.*, 1998; Nel *et al.*, 2002; Delord *et al.*, 2005). During the 1990s, the Southern Indian Ocean witnessed an intensification of tuna longline fisheries in subtropical waters and the development of demersal longline fisheries for Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* in subantarctic waters (Tuck *et al.*, 2001). Moreover, this mortality is suspected to mainly affect nonbreeding birds, which are directly included in at-sea records (Weimerskirch *et al.*, 2006).

Comparing at-sea abundance and land-based population trends of WAAL and some other species of Albatross and Petrel (GPSP) is more complex as juveniles and nonbreeders can exhibit circumpolar movements (Weimerskirch *et al.*, 1985; Prince *et al.*, 1998; Croxall *et al.*, 2005; Trebilco *et al.*, 2008; H. Weimerskirch, unpublished data). Individuals sighted along the transect lines are likely to come from various breeding localities where population trends may be contrasted.

The model fitted for the WAAL suggests both a decline and redistribution of its abundance towards southern latitudes. This observed decline is congruent with population trends observed at South Georgia (Poncet *et al.*, 2006) but contrasts with increasing population trends estimated on Crozet Is. and Marion Is. during the study period (Nel *et al.*, 2002; Delord *et al.*, 2008). Unfortunately, the collection of tracking data does not inform us on redistribution patterns as it only started in the early 1990s. On the other hand, tracking studies of WCPE suggest that most birds observed along our surveys during the breeding period come from Crozet Is. and Kerguelen Is. where large populations occur (Weimerskirch *et al.*, 1999; Catard *et al.*, 2000; Barbraud *et al.*, 2008). Similarly, YNAL sighted at-sea probably came from surrounding islands since tracking studies indicated that YNAL from Amsterdam Is. are foraging in our study area during the breeding season (Pinaud *et al.*, 2005). The declining trend of these two species is in accordance with the population trends inferred from land-based surveys on Crozet Is. (Barbraud *et al.*, 2008), Marion Is. (Nel *et al.*, 2002) and the more distant South Georgia (Berrow *et al.*, 2000) for WCPE, and Amsterdam Is. for YNAL, where the main population of the Indian Ocean decreased heavily (Rolland *et al.*, 2009). Given the constancy of the decline in abundance of WCPE and YNAL along the 30° latitudinal gradient and their sensitivity to SST and/or fisheries, we favor the hypothesis of a decline in population sizes over the redistribution hypothesis. Unfortunately, Giant Petrels were not identified at the species level, which limits the interpretation of the decline observed in the study area because long-term demographic trends contrast between breeding sites and species. NGPE populations estimates are quite stable at Crozet Is. (Delord *et al.*, 2008), declining at Marion Is. (Nel *et al.*, 2002; Crawford *et al.*, 2003) and increasing at South Georgia (Gonzalez-Solis *et al.*, 2000), whereas SGPE populations are increasing at Crozet Is. (Delord *et al.*, 2008), Falkland Is. and Gough Is., fluctuating at Marion Is. (Nel *et al.*, 2002; Crawford *et al.*, 2003) and are stable at South Georgia (Gonzalez-Solis *et al.*, 2000). Finally, SPPE abundance did not change but its distribution has shifted towards southern latitudes. As SPPE was the only 'Warm' species spared by fishery bycatch, this change is likely to be essentially driven by oceanographic changes occurring in the subtropical waters as evidenced by the negative trend of SSTa on its abundance. This result is particularly interesting as demographic studies and tracking data are nonexistent for this inconspicuous burrow nesting species. From a methodological point of view, if surveying a shorter strip in the 2000s had an impact (Fig. S7), and yet no decadal abundance changes are detected, then the true pattern would be an abundance increase of SPPE and BLPE.

Overall, our study suggests that climate change had a significant effect on abundance and distribution of several seabird species in the Southern Indian Ocean, with fisheries potentially having an additional effect on abundance. The respective impact of climate and fisheries on abundance is difficult to assess from at-sea surveys, but demographic studies suggest contrasting impact according to species considered (Barbraud *et al.*, 2008; Rolland *et al.*, 2009, 2010).

Change in cold species abundance

'Cold' species abundance tended to decrease but their low occurrence was responsible for the low precision of this parameter. At the species level, these trends were consistent with Woehler (1997) observations in Prydz Bay, except for BBAL. LMSA abundance tended to decline in both studies whereas the other species remained stable. Despite accounting for its low detection probability, the gregarious at-sea behavior of PRSP may have hidden any decadal changes in abundance. Indeed, abundance was highly dependent on the probability of encountering a flock during the count and its size. Within the 'Cold' species group, BBAL was the unique small Albatross species vulnerable to bycatch mortality found to be also affected by SSTa, confirming their sensitivity to climate fluctuations (Rolland *et al.*, 2008). The lack of SSTa effect on the remaining species was consistent with the absence of decadal changes in their abundances. BLPE breeding population trends are fluctuating in one colony monitored at Kerguelen Is. (Barbraud & Weimerskirch, 2003) but, to our knowledge, population trends are unknown at others localities. Likewise, no information is currently available for breeding PRSP, CAPE and WISP. Trends in at-sea abundance of LMSA and GHAL have to be considered with caution regarding the small number of sightings. Still, our study provides interesting additional information on their status as their breeding population trends vary between localities (Crozet Is.: Delord *et al.*, 2008; Marion Is.: Nel *et al.*, 2002; Crawford *et al.*, 2003; South Georgia: Prince *et al.*, 1994; Poncet *et al.*, 2006). Finally, the increase in abundance of BBAL in our study area is not consistent with the long-term demographic trend on Kerguelen Is., where breeding pairs have fluctuated since the 1980s but remained stable (Rolland *et al.*, 2008), or in South Georgia, where they have decreased (Prince *et al.*, 1994). The observed increase of BBAL in the study area combined with its disappearance in Prydz Bay (Woehler, 1997) may support the hypothesis of a change in distribution with a range contraction, resulting in a higher abundance close to subantarctic islands.

Implications

Our study highlights the importance of conducting long-term systematic seabird surveys at-sea in order to complement population trends assessed by demographic monitoring, or to provide new insights on species when demography, and consequently conservation status, are poorly known. Despite some drawbacks (observational data), platforms of opportunity reduce costs of collecting data on seabirds at-sea and provide complementary information to that of tracking data. Unfortunately, long-term data sets of at-sea observations are scarce, often discontinuous and need suitable statistical methods to deal with data heterogeneity. A mixture modeling approach turned out to be appropriate when comparing occurrence and abundance over multiple years: our study is yet another example of the suitability of hierarchical models for the analysis of complex ecological data sets.

The four vessel-based surveys conducted in the 1980s allowed us to illustrate the alteration of marine top predator community structure linked to recent regional warming and/or fisheries.

The concordance between at-sea observations and demographic trends on land suggests that many populations are affected and probably that all components of the population (juveniles, immatures and adults) contribute to the observed trends rather than breeding birds only. Species-specific responses suggest that the susceptibility of marine top predators to climate change and fishery activities depends on their behavior, spatial range (water masses affinity) and adaptability to changing environmental conditions. Since climate models predict that mean annual global surface temperature will increase by 1–3.58 °C by 2100, with warming more pronounced at higher latitudes (Hughes, 2000), we may expect the colder species to be impacted in the next few decades.

Acknowledgements

We are indebted to all the observers involved in collecting the data: V. Ridoux, C. R. Viot, J. Martinez, J. P. Roux, J. A. Bartle, C. Marteau, Y. Perrot, L. Denonfoux, P. Lambret, B. von de Vijver, G. Dorémus, J. B. Thiebot, C. A. Bost, S. Mortreux, Y. Charbonnier, N. Mignot, P. Kappes, Q. Delorme, H. Mahéo, J. Nezan, R., Perdriat, M. Berlincourt, C. Alotto, V. Lecomte, S. Devaux and in particular J. C. Stahl. We thank Kylie Pitt for reviewing the English and the two anonymous referees for their helpful comments on the manuscript.

This study was supported by Institut Paul Emile Victor (Program IPEV 109) and Terres Australes et Antarctiques Françaises, and is a part of program REMIGE funded by ANR Biodiversity-France.

References

Aebischer NJ, Wanless S (1992) Relationships between colony size, adult non-breeding and environmental conditions for Shags *Phalacrocorax aristotelis* on the Isle of May, Scotland. *Bird Study*, **39**, 43–52.

Ainley DG, Ribic CA, Fraser WR (1994) Ecological structure among migrant and resident seabirds of the Scotia-Weddell Confluence region. *Journal of Animal Ecology*, **63**, 347–364.

Alerstam T, Gudmundsson GA, Larsson B (1993) Flight tracks and speeds of Antarctic and Atlantic seabirds: radar and optical measurements. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **340**, 55–67.

Altwegg R, Wheeler M, Erni B (2008) Climate and the range dynamics of species with imperfect detection. *Biology Letters*, **4**, 581–584.

Atkinson A, Siegel V, Pakhomov E *et al*. (2004) Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature*, **432**, 100–103.

Ballance LT (2007) Understanding seabirds at sea: why and how? *Marine Ornithology*, **35**, 127–135.

Barbraud C, Marteau C, Ridoux V *et al*. (2008) Demographic response of a population of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* to climate and longline fishery bycatch. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 1460–1467.

Barbraud C, Thiebot JB (2009) On the importance of estimating detection probabilities from at-sea surveys of flying seabirds. *Journal of Avian Biology*, **40**, 584–590.

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

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

Beaugrand G, Brander KM, Lindley AJ *et al*. (2003) Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature*, **426**, 661–664.

Beaugrand G, Reid PC (2003) Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology*, **9**, 801–817.

Bennett KD (1997) *Evolution and Ecology: The Pace of Life*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Berrow SD, Croxall JP, Grant SD (2000) Status of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* Linnaeus 1758, at Bird Island, South Georgia. *Antarctic Science*, **12**, 399–405.

Brown RGB, Nettleship DN, Germain P *et al*. (1975) *Atlas of Eastern Canadian Seabirds*. Canadian Wildlife Service, Ottawa.

Catard A, Weimerskirch H, Cherel Y (2000) Exploitation of distant Antarctic waters and close shelf-break waters by white-chinned petrels rearing chicks. *Marine Ecology Progress Series*, **194**, 249–261.

Cherel Y, Weimerskirch H, Duhamel G (1996) Interactions between longline vessels and seabirds in Kerguelen waters and a method to reduce seabird mortality. *Biological Conservation*, **75**, 63–70.

Crawford RJM, Cooper J, Dyer BM *et al*. (2003) Populations of surface-nesting seabirds at Marion Island, 1994/95–2002/03. *African Journal of Marine Science*, **25**, 427–440.

Croxall JP, Silk JRD, Phillips RA *et al*. (2005) Global circumnavigations: tracking year-round ranges of nonbreeding Albatrosses. *Science*, **307**, 249–250.

Croxall JP, Trathan PN, Murphy EJ (2002) Environmental change and Antarctic seabird populations. *Science*, **297**, 1510–1514.

Davis MB, Shaw RG, Etterson JR (2005) Evolutionary responses to changing climate. *Ecology*, **86**, 1704–1714.

Delord K, Besson D, Barbraud C *et al*. (2008) Population trends in a community of large Procellariiforms of Indian Ocean: potential effects of environment and fisheries interactions. *Biological Conservation*, **141**, 1840–1856.

Delord K, Gasco N, Weimerskirch H *et al*. (2005) Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islands, 2001–2003. *CCAMLR Science*, **12**, 53–80.

Forcada J, Trathan PN, Murphy EJ (2008) Life history buffering in Antarctic mammals and birds against changing patterns of climate and environmental variation. *Global Change Biology*, **14**, 2473–2488.

Frederiksen M, Edwards M, Richardson AJ *et al*. (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.

Freeman AND (1997) The influence of Hoki fishing vessels on Westland Petrel (*Procellaria westlandica*) distribution at sea. *Notornis*, **44**, 159–164.

Fyfe JC, Saenko OA, Zickfeld K *et al*. (2007) The role of Poleward-intensifying winds on southern ocean warming. *American Meteorological Society*, **20**, 5392–5400.

Gales R, Brothers N, Reid T (1998) Seabird mortality in the Japanese tuna longline fishery around Australia, 1988–1995. *Biological Conservation*, **86**, 37–56.

Gelman A (2006) Prior distributions for variance parameters in hierarchical models. *Bayesian Analysis*, **1**, 515–533.

Gelman A, Hill J (2007) *Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Genner MJ, Sims DW, Wearmouth VJ *et al*. (2004) Regional climatic warming drives long-term community changes of British marine fish. *Proceedings of the Royal Society B*, **271**, 655–661.

Ghosh P, Branco MD, Chakraborty H (2007) Bivariate random effect using skew-normal distribution with application to HIV-RNA. *Statistics in Medicine*, **26**, 1255–1267.

Gille ST (2002) Warming of the Southern Ocean since the 1950s. *Science*, **295**, 1275–1277.

Gonzalez-Solis J, Croxall JP, Wood AG (2000) Foraging partitioning between giant petrels *Macronectes* spp. and its relationship with breeding population changes at Bird Island, South Georgia. *Marine Ecology Progress Series*, **204**, 279–288.

Grandgeorge M, Wanless S, Dunn TE *et al*. (2008) Resilience of the British and Irish seabird community in the twentieth century. *Aquatic Biology*, **4**, 187–199.

Griffiths AM (1982) Reactions of some seabirds to a ship in the Southern Ocean. *Ostrich*, **53**, 228–235.

Hall A, Visbeck M (2002) Synchronous variability in the southern hemisphere atmosphere, sea ice, and ocean resulting from the annular mode. *Journal of Climate*, **15**, 3043–3057.

Hemery G, D'Amico F, Castège I *et al*. (2008) Detecting the impact of oceano-climatic changes on marine ecosystems using a multivariate index: the case of the Bay of Biscay (North Atlantic-European Ocean). *Global Change Biology*, **14**, 27–38.

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

Hunt GLJ, Gould PJ, Forsell DJ, Peterson HJ (1981) Pelagic distribution of marine birds in the Eastern Bering Sea. In: *The Eastern Bering Sea Shelf: Oceanography and Resources* (eds Hood DW, Caulder JA), pp. 689–717. National Oceanic & Atmospheric Administration, Washington, DC, USA.

Hyrenbach KD (2001) Albatross response to survey vessels: implications for studies of the distribution, abundance, and prey consumption of seabird populations. *Marine Ecology Progress Series*, **212**, 283–295.

Hyrenbach KD, Veit RR (2003) Ocean warming and seabird communities of the southern California Current System (1987–98): response at multiple temporal scales. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **50**, 2537–2565.

Hyrenbach KD, Veit RR, Weimerskirch H *et al*. (2007) Community structure across a large-scale ocean productivity gradient: marine bird assemblages of the Southern Indian Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **54**, 1129–1145.

IPCC (2007) Climate change 2007: synthesis report. In: *Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds Core Writing Team, Pachauri RK, Reisinger A), IPCC, Geneva, Switzerland.

King JC (1994) Recent climate variability in the vicinity of the Antarctic Peninsula. *International Journal of Climatology*, **14**, 357–369.

Kostianoy AG, Ginzburg AI, Frankignoulle M *et al*. (2004) Fronts in the Southern Indian Ocean as inferred from satellite sea surface temperature data. *Journal of Marine Systems*, **45**, 55–73.

La Cock G, Schneider DC (1982) Duration of ship following by wandering albatrosses *Diomedea exulans*. *Cormorant*, **10**, 105–108.

Lehodey P, Bertignac M, Hampton J *et al*. (1997) El Nino Southern Oscillation and tuna in the western Pacific. *Nature*, **389**, 715–718.

Martin TG, Wintle BA, Rhodes JR *et al*. (2005) Zero tolerance ecology: improving ecological inference by modelling the source of zero observations. *Ecology Letters*, **8**, 1235–1246.

McMahon CR, Hays GC (2006) Thermal niche, large-scale movements and implications of climate change for a critically endangered marine vertebrate. *Global Change Biology*, **12**, 1330–2486.

Nel DC, Ryan PG, Crawford RJM *et al*. (2002) Population trends of albatrosses and petrels at sub-Antarctic Marion Island. *Polar Biology*, **25**, 81–89.

Oedekoven C, Ainley DG, Spear LB (2001) Variable responses of seabirds to change in marine climate: California current, 1985–1994. *Marine Ecology Progress Series*, **212**, 265–281.

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

Pinaud D, Cherel Y, Weimerskirch H (2005) Effect of environmental variability on habitat selection, diet, provisioning behaviour and chick growth in yellow-nosed albatrosses. *Marine Ecology Progress Series*, **298**, 295–304.

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

Poncet S, Robertson G, Phillips RA *et al*. (2006) Status and distribution of wandering, black-browed and grey-headed albatrosses breeding at South Georgia. *Polar Biology*, **29**, 772–781.

Prince PA, Croxall JP, Trathan PN, Wood AG (1998) The pelagic distribution of South Georgia albatrosses and their relationships with fisheries. In: *Albatross Biology and Conservation* (eds Robertson G, Gales R), pp. 137–167. Surrey Beatty & Sons Pty Limited, NSW, Australia.

Prince PA, Rothery P, Croxall JP *et al*. (1994) Population dynamics of black-browed and grey-headed albatrosses *Diomedea melanophris* and *D. chrysostoma* at Bird Island, South Georgia. *Ibis*, **136**, 50–71.

Raymond B, Woehler EJ (2003) Predicting seabirds at sea in the Southern Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, **263**, 275–285.

Reynolds RW, Rayner NA, Smith TM *et al*. (2002) An improved in situ and satellite SST analysis for climate. *Journal of Climate*, **15**, 1609–1625.

Ridoux V (1994) The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet Islands. *Marine Ornithology*, **22**, 1–192.

Roemmich D, McGowan J (1995) Climatic warming and the decline of zooplankton in the California Current. *Science*, **267**, 1324–1326.

Rolland V, Barbraud C, Weimerskirch H (2008) Combined effects of fisheries and climate on a migratory long-lived marine predator. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 4–13.

Rolland V, Barbraud C, Weimerskirch H (2009) Assessing the impact of fisheries, climate and disease on the dynamics of the Indian Yellow-nosed Albatross. *Biological Conservation*, **142**, 1084–1095.

Rolland V, Weimerskirch H, Barbraud C (2010) Relative influence of fisheries and climate on the demography of four albatross species. *Global Change Biology*. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02070.x.

Root TL, Price JT, Hall KR *et al*. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57–60.

Ryan PG, Moloney CL (1988) Effect of trawling on bird and seal distributions in the southern Benguela region. *Marine Ecology Progress Series*, **45**, 1–11.

Sandvik H, Erikstad KE, Barrett RT *et al*. (2005) The effect of climate on adult survival in five species of North Atlantic seabirds. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 817–831.

Selmi S, Boulinier T (2004) Distribution–abundance relationship for passerines breeding in Tunisian oases: test of the sampling hypothesis. *Oecologia*, **139**, 440–445.

Smith RC, Ainley D, Baker K *et al*. (1999) Marine ecosystem sensitivity to climate change. *BioScience*, **49**, 393–404.

Spear LB, Ainley DG, Hardesty BD *et al*. (2004) Reducing biases affecting at-sea surveys of seabirds: use of multiple observer teams. *Marine Ornithology*, **32**, 147–157.

Spear LB, Nur N, Ainley DG (1992) Estimating absolute densities of flying seabirds using analyses of relative movement. *The Auk*, **109**, 385–389.

Spiegelhalter DJ, Thomas A, Best NG *et al*. (2003) *WinBUGS Version 1.4*. Imperial College and MRC Biostatistics Unit, London.

Tasker ML, Hope-Jones P, Dixon T *et al*. (1984) Counting seabirds at sea from ships: a review of methods employed and a suggestion for a standardized approach. *The Auk*, **101**, 567–577.

Trathan PN, Forcada J, Murphy EJ (2007) Environmental forcing and Southern Ocean marine predator populations: effects of climate change and variability. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **362**, 2351–2365.

Trebilco R, Gales R, Baker GB *et al*. (2008) At sea movement of Macquarie Island giant petrels: relationships with marine protected areas and regional fisheries management organisations. *Biological Conservation*, **141**, 2942–2958.

Tuck GN, Polacheck T, Bulman CM (2003) Spatio-temporal trends of longline fishing effort in the Southern Ocean and implications for seabird bycatch. *Biological Conservation*, **114**, 1–27.

Tuck GN, Polacheck T, Croxall JP *et al*. (2001) Modelling the impact of fishery by-catches on albatross populations. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 1182–1196.

Tyre AJ, Tenhumberg B, Field SA *et al*. (2003) Improving precision and reducing bias in biological surveys: estimating false-negative error rates. *Ecological Applications*, **13**, 1790–1801.

Van der Meer J, Camphuysen CJ (1996) Effect of observer differences on abundance estimates of seabirds from ship-based strip surveys. *Ibis*, **138**, 433–437.

Van Franeker JA, van den Brink NW, Bathmann UV *et al*. (2002) Responses of seabirds, in particular prions (*Pachyptila* sp.), to small-scale processes in the Antarctic Polar Front. *Deep-Sea Research II*, **49**, 3931–3950.

Votier SC, Hatchwell BJ, Beckerman A *et al*. (2005) Oil pollution and climate have wide-scale impacts on seabird demographics. *Ecology Letters*, **8**, 1157–1164.

Walther GR, Post E, Convey P *et al*. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389–395.

Weimerskirch H, Akesson S, Pinaud D (2006) Postnatal dispersal of wandering albatross *Diomedea exulans*: implications for the conservation of the species. *Journal of Avian Biology*, **37**, 23–28.

Weimerskirch H, Capdeville D, Duhamel G (2000) Factors affecting the number and mortality of seabirds attending trawlers and long-liners in the Kerguelen area. *Polar Biology*, **23**, 236–249.

Weimerskirch H, Catard A, Prince PA *et al*. (1999) Foraging white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* at risk: from the tropics to Antarctica. *Biological Conservation*, **87**, 273–275.

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

Weimerskirch H, Jouventin P, Mougin JL *et al*. (1985) Banding recoveries and the dispersal of seabirds breeding in French Austral and Antarctic Territories. *Emu*, **85**, 22–33.

Wenger SJ, Freeman MC (2008) Estimating species occurrence, abundance, and detection probability using zero-inflated distributions. *Ecology*, **89**, 2953–2959.

Woehler EJ (1997) Seabird abundance, biomass and prey consumption within Prydz Bay, Antarctica, 1980/1981–1992/1993. *Polar Biology*, **17**, 371–383.

Zwally HJ, Comiso JC, Parkinson CL *et al*. (2002) Variability of Antarctic sea ice 1979–1998. *Journal of Geophysical Research*, **107**, 1–19.

Chapitre 4 : Variation saisonnière de l'habitat océanographique et du comportement en mer du Pétrel à menton blanc (*Procellaria aequinoctialis)* nichant à Kerguelen

Photo : P. Tixier

I. Problématique et objectifs

Le deuxième volet de ce travail de thèse a consisté à comprendre l'influence des paramètres océanographiques sur les stratégies de recherche alimentaire et le comportement en mer d'une espèce d'oiseau marin subantarctique migratrice au cours d'un cycle annuel.

Nous nous sommes intéressés au pétrel à menton blanc nichant à Kerguelen, car sa distribution en mer était peu connue et cette espèce a un statut de conservation pré-occupant. Selon les critères de l'Union Internationale de la Conservation de la Nature (UICN), le pétrel à menton blanc est considéré comme vulnérable (BirdLife 2005b ; déclin supérieur à 20% en 3 générations ; haut risque d'extinction à moyen terme). Les suivis démographiques menés à terre (Berrow *et al.* 2000 ; Nel *et al.* 2002 ; Barbraud *et al.* 2008 ; Martin *et al.* 2009) indiquent un déclin des populations depuis les années 1980 ; la taille de la population a diminué de 37% à Crozet (Barbraud *et al.* 2008) et le nombre de terrier occupés a diminué de 28% à Bird Island, en Géorgie du Sud (Berrow *et al.* 2000). Les comptages en mer suggèrent également une forte diminution des effectifs observés dans l'océan Indien Austral entre les années 1980 et 2000 (Péron *et al.* 2010a) et dans les eaux antarctiques de Prydz Bay où les densités ont chuté de 86% entre 1980 et 1992 (Woehler 1996).

Les causes de ce déclin sont probablement multiples (Barbraud *et al.* 2008). Une des causes principale de ce constat est liée à la mortalité accidentelle dans les pêcheries à la palangre (Cherel *et al.* 1996, Barnes *et al.* 1997) et dans une moindre mesure dans la pêcherie au chalut (Watkins *et al.* 2008). En effet, comme nous l'avons souligné lors de l'étude développée au chapitre précédent, les pétrels à menton blanc intéragissent fortement avec les navires et plus particulièrement avec les bateaux de pêche (Weimerskirch *et al.* 2000a). Catard *et al.* 2000) ont identifié trois zones majeures où des activités de pêche étaient susceptibles d'affecter la survie des pétrels à menton blanc nichant à Crozet :

- les plateaux des îles sub-antarctiques (Crozet, Kerguelen et Prince Edwards) ainsi que les hauts fonds, qui ont vu depuis 1980 se développer une pêche à la palangre exploitant les stocks de légines (*Dissostichus eleginoides*).
- les eaux subtropicales, où la pêche au Thon rouge (*Thunnus maccoyi)* est responsable de la mortalité accidentelle d'un grand nombre d'albatros (Brothers 1991).
- le courant du Benguela (Afrique du Sud), qui attire de nombreuses pêcherie, notamment la pêche au grands poissons pélagiques et au merlu (*Merluccius)*.

Cependant, la mortalité accidentelle dans les pêcheries n'est pas la seule cause du déclin des populations de pétrel à menton blanc ; des modèles démographiques ont montré que le climat pouvait aussi avoir un rôle négatif sur leur taux de survie (Barbraud *et al.* 2008).

Comprendre les mécanismes à l'origine des boulversements observés à terre et en mer nécessite une bonne connaissance de l'écologie en mer et des conditions rencontrées par les oiseaux sur leur aires d'alimentation. Le suivi par télémétrie est le moyen le plus direct d'obtenir des informations sur les secteurs océaniques prospectés par des oiseaux de colonie d'origine connue. Jusqu'à présent la plupart des études se sont intéressées à la distribution des oiseaux pendant la période de reproduction, mais depuis le développement de nouvelles

technologies telles la géolocalisation (cf §), nous sommes en mesure de suivre les déplacements des individus pendant de plus longues périodes, notamment pendant la période de non reproduction (Phillips *et al.* 2006).
Jusqu'à récemment, les informations concernant cette période se limitaient à des reprises de bagues sur les zones d'hivernage (Weimerskirch *et al.* 1985). Grâce au développement de la géolocalisation par la lumière (cf §) au début des années 1990 (Wilson *et al.* 1992), la distribution hivernale d'un nombre croissant d'espèces a pu être étudiée.
Etudier la distribution en mer et l'utilisation de l'habitat d'une espèce pendant la totalité de son cycle annuel est essentiel pour identifier et anticiper les menaces directes comme la pêche ou indirectes comme les effets de changements climatiques/océanographiques à l'échelle régionale (Catard *et al.* 2000 ; Phillips *et al.* 2006 ; Barbraud *et al.* 2008).
Nous avons utilisé des données de suivis individuels de déplacements obtenues par télémétrie satellitaire (Argos PTT) et géolocalisation (GLS) pour modéliser les zones d'alimentation et décrire les préférences océanographiques du pétrel à menton blanc de Kerguelen et étudier son comportement en mer pendant la totalité du cycle de reproduction.
Dans un premier temps, les données issues de la géolocalisation et du capteur d'activité nous ont permis de décrire les variations saisonnières d'aires de répartion à grande échelle ainsi que les patrons saisonniers et journaliers d'activité. Dans un second temps, nous avons utilisé les données issues des balises satellitaires pour extraire un indice d'utilisation de l'habitat (le pourcentage de temps passé par secteur) permettant d'identifier les zones d'alimentation. Nous avons ensuite utilisé cet indice pour modéliser la distribution des aires d'alimentation et identifier les variables océanographiques clés, controlant la disponibilité des ressources pendant la période d'incubation et d'élevage du poussin, séparemment.

II. Résultats principaux

- La distribution spatiale à large échelle indique des variations saisonnières très marquées des zones d'alimentation du pétrel à menton blanc de Kerguelen (Fig. 1, article 2). Ils exploitent des zones fortement productives pendant toute l'année : les eaux froides de la zone prise saisonnièrement par les glaces (SIZ) de novembre à début avril (saison de reproduction : incubation et élevage du poussin) et les eaux subtropicales de l'upwelling du Benguela d'avril à septembre (non-reproduction). Ils exploitent les eaux subtropicales entre l'Afrique et l'Australie pendant l'exode préposital, précédant la ponte, en octobre.
- Ce changement de distribution est associé à un changement d'activité brutal. Les pétrels à menton blanc sont très actifs pendant la période de reproduction, ils passent en moyenne 80% de leur temps en vol alors qu'ils inversent ce budget d'activité pendant l'hiver, passant 80% de leur temps posé sur l'eau. Ce changement d'activité a lieu de façon synchrone avec le changement de latitude correspondant à la migration hivernale vers le courant du Benguela (Fig. 3 Article 2). Les patrons d'activité journalière révèlent également des différences saisonnières (Fig. 4, article 2). Pendant l'hiver, les pétrels ont un cycle d'activité journalier bien marqué, ils augmentent significativement leur activité

de vol à l'aube et au crépuscule. Cet effet de la photopériode n'est pas retrouvé pendant la période de reproduction ou l'exode préposital.

- Pendant l'hiver, la zone la plus exploitée en moyenne par les 21 individus suivis correspond à la partie nord de l'upwelling du Benguela au large des côtes de la Namibie et de l'Afrique du Sud (Fig.2, article 2). Cette zone est caractérisée par un fort gradient de bathymétrie (pente continentale) et une forte productivité primaire (> 1 $mg.m^{-3}$) associée à un upwelling persitent (cellule de Lüderitz) à l'origine de remontées d'eaux froides en surface.
- Les trajets Argos obtenus grâce à des individus équipés pendant l'incubation (décembre 2007) et l'élevage du poussin (janvier-février 2006) ont permis de comparer les trajets de recherche alimentaire en fonction du stade du cycle de reproduction (Fig. 5). Les trajets d'incubation sont significativement plus longs (~16 jours). Pendant l'élevage, les parents alternent entre des trajets longs (~9 jours) et des trajets courts (1-4 jours) car ils sont contraints de rentrer plus fréquemment pour nourrir leur poussin. Lors des trajets longs, tous les individus que nous avons équipés (n=21) se sont dirigés vers la SIZ, situées à environ 2000 km au sud de Kerguelen. Ils transitent très rapidement vers ces zones fortement productives situées à ~1800 km de la colonie (~2 jours). Ils concentrent leur effort de pêche et passent l'essentiel de leur temps à ~200 km de la limite du pack[11].
- Les modèles d'habitat ont révelé l'importance de 3 variables, la distance à la glace de mer pendant la période d'incubation, la SST pendant la période d'élevage et le gradient de CHLA pendant les deux stades. Les pétrels à menton blanc exploitent les eaux froides (0-1°C) et productives (0.7-0.8 $mg.m^{-3}$) de la SIZ pendant l'incubation et l'élevage. Les prédictions spatiales issues de nos modèles indiquent une meilleure disponibilité des ressources pendant l'élevage du poussin car la zone potentiellement exploitée est beaucoup plus large que pendant l'incubation. Le réchauffement des eaux de surface, la dynamique de la glace de mer et la distribution hétérogène de la chlorophylle a jouent un rôle clé sur la distribution des aires d'alimentation du pétrel à menton blanc pendant l'été.

III. Discussion – Conclusion

Notre étude a montré que les pétrels à menton blanc exploitent des zones très productives pendant toute l'année en migrant vers l'upwelling du Benguela pendant l'hiver, lorsque les ressources se raréfient et la glace de mer recouvre une grande partie de l'océan Austral. La migration est une stratégie adapative commune à de nombreuses espèces appartenant à différents taxons (Alerstam *et al.* 2003). Les oiseaux marins adaptent leur distribution en mer et leur comportement de recherche alimentaire en réponse aux variations saisonnières de (1) la

[11] Zone où la concentration en glace de mer est supérieure à 15%.

disponibilité des ressources et (2) de la demande énergétique associée à chaque période du cycle annuel (Alerstam *et al.* 2003).

Nous avons montré que la dynamique de la glace de mer était le moteur des changements de distribution saisonniers. Les pétrels à menton blanc de Kerguelen s'alimentent exclusivement dans les eaux libres de la SIZ pendant les longs voyages alimentaires d'incubation et d'élevage. Ce résultat est en accord avec le régime alimentaire de cette espèce, qui est constitué essentiellement de krill antarctique pendant la période d'élevage du poussin (Delord *et al.* 2010a). En effet, les eaux de la SIZ sont très productives en été et attirent un grand nombre d'espèces d'oiseaux et de mammifères marins se nourrissant de krill au niveau de la limite sud de l'ACC (SB-ACC) (Tynan 1998 ; Nicol *et al.* 2000). Contrairement aux populations de Kerguelen, celles de Géorgie du sud et de Crozet exploitent majoritairement les eaux subtropicales au début de la saison de reproduction et se dirigent vers les eaux antarctiques seulement après l'éclosion du poussin (Catard *et al.* 2000 ; Phillips *et al.* 2006). Cette différence indique des stratégies distinctes entre les populations, et ne semble pas liée à des différences de conditions océanographiques.

A la fin de la saison de reproduction, tous les individus ont entrepris une migration vers les eaux subtropicales, néritiques de l'upwelling du Benguela. Seul un individu semble s'être rendu dans le courant des Aiguilles situé sur la côte est de l'Afrique du Sud. L'upwelling du Benguela est un des 4 grands systèmes d'upwelling majeurs situé en bordure Est des continents (Hutchings *et al.* 2009). Il s'agit d'une zone de remontées d'eaux froides riches en nutriments, favorisant une forte productivité primaire. La productivité de cette zone supporte de large communautés de poissons pélagiques, oiseaux et mammifères marins. La zone la plus fortement exploitée correspond à la cellule de Lüderitz (Hutchings *et al.* 2009, Fig 3, article 2), dans la partie nord du courant du Benguela au large de la Namibie. Cette zone est caraterisée par des eaux comprises entre 12 et 17°C issues des remontées d'eaux froides favorisant une forte productivité primaire et secondaire (Fig 3, article 2).

L'arrivée dans les zones d'hivernage coïncide avec un changement de comportement alimentaire ; les pétrels à menton blanc réduisent considérablement leur activité de vol pendant la période de non-reproduction. Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer cette diminution d'activité pendant la période estivale (discussion article 2), notamment une altération des capacités de vol liée à la mue. L'activité journalière présente un patron intéressant ; tous les individus augmentent leur activité à l'aube et au crépuscule. Ce résultat suggère une relation étroite entre le comportement d'alimentation et la migration nyctémérale des poissons méso-pélagiques dont ils pourraient se nourrir. Les proies naturelles du pétrel à menton blanc ne sont pas connues pendant l'hiver, néanmois nous savons qu'il peut se nourrir de poissons, crustacés et céphalopodes et que les déchets de pêche peuvent constituer une part importante de son régime alimentaire (Jackson 1988). Il utilise 3 techniques différentes pour se nourrir : par capture de surface, par plongée de surface ou plus occasionnellement par poursuite en plongée mais ses capacités de plongée ne dépassent pas une dizaine de mètres (Huin 1994). Les fous du Cap se nourrissent naturellement de sardines et d'anchois dans les mêmes zones que les pétrels à menton blanc (Grémillet *et al.* 2008b) donc ces espèces doivent probablement faire partie de son régime alimentaire. Le pétrel à menton blanc est une espèce

opportuniste qui s'associe souvent aux bateaux de pêche ou aux mammifères marins pour bénéficier des déchets de pêche ou de la remontée des bancs de poissons vers la surface (Summerhayes *et al.* 1974). On peut se demander si cette stratégie oppotuniste ne s'est pas développée ou accentuée au cours des dernières années suite à l'augmentation du nombre de bateaux de pêche, ou la diminution des ressources naturelles liée à la sur-exploitation ou aux changements climatiques.

Figure IV.1: Exemple d'interactions entre un bateau de pêche et plusieurs espèces d'albatros, pétrels, fous et puffins dans le courant du Benguela, au large de l'Afrique du Sud.

Etant donné que les pétrels à menton blanc ciblent des zones où la disponibilité et l'abondance des proies sont prévisibles toute l'année, il n'est pas surprenant que leur distribution coincide avec les zones les plus exploitées par les bateaux de pêche (Fig IV.1). En Géorgie du Sud, ils utilisent la même stratégie en ciblant les zones fortement productives du plateau patagonien ou du Chili en hiver et pendant l'incubation et les eaux antarctiques pendant la période d'élevage (Phillips *et al.* 2006). Ils sont également sujet à une forte mortalité accidentelle liée aux pêcheries intensives dans leurs zones d'alimentation (Phillips *et al.* 2006).

Bien que l'apport nutritionnel fourni par les déchets de pêche puisse avoir un effet positif, notamment sur le succès reproducteur, la mortalité accidentelle causée par les bateaux de pêche consitue une menace sévère sur la population de pétrels à menton blanc de Kerguelen tout au long de l'année (Barbraud *et al.* 2008). Historiquement, nous savons que les captures accidentelles ont entrainé la mort de plusieurs dizaines de milliers d'individus au large de l'Afrique du Sud (Barnes *et al.* 1997 ; Peterson et al 2007 ; Watkins *et al.* 2008) et dans des zones exploitées pendant la période de reproduction et l'exode préposital (Weimerskirch *et al.* 2000a ; Delord *et al.* 2005 ; Tuck *et al.* 2003). Bien que des mesures de conservation aient permis de diminuer fortement la mortalité aviaire, cette menace reste importante.

L'étude menée par Delord *et al.* (2010, Annexe 5) a mis en évidence le recouvrement spatio-temporel entre les trajets de pétrels à menton blanc de Kerguelen et les palangriers opérant dans les eaux subantarctiques et antarctiques pendant l'été (Fig. IV.2). Le recouvrement concerne également le plateau de Kerguelen, utilisé pendant les trajets courts de la période d'élevage que nous avons exclus de nos modèles d'habitat. En 1997, des proies associées aux palangriers (appâts, légines) étaient présent dans 70% des échantillons de nourriture des

poussins de pétrels à menton blanc à Crozet (Catard *et al.* 2000) alors qu'aucun déchet de pêche n'avait été trouvé entre 1981 et 1983 au sein de la même population (Ridoux 1994) lorsque les palangriers étaient absents. En revanche, l'étude menée par Delord *et al.* (2010) a montré que les pétrels à menton blanc de Kerguelen se nourrissent essentiellement de proies naturelles (krill) pendant l'élevage du poussin ; en 2006, les déchets de pêche et appats étaient très rares dans les contenus stomacaux.

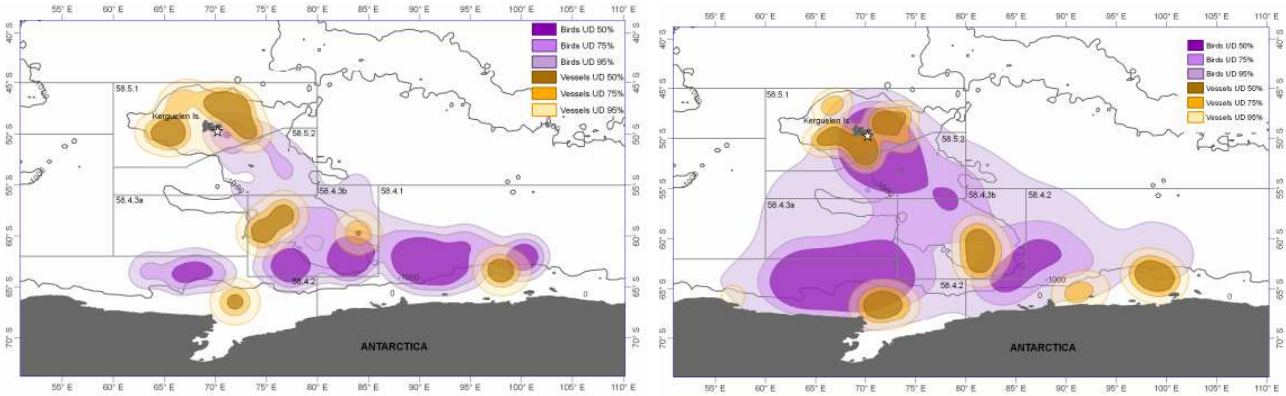


Figure IV.2: Densités de probabilité d'utilisation obtenues par la méthode des kernels à partir des localisations Argos des trajets de pétrel à menton (violet) et des positions des bateaux de pêche (orange) pendant la période d'incubation (a) et la période d'élevage du poussin (b). (source: Delord *et al.* 2010)

Les tendances de populations ne sont pas conues à Kerguelen mais les causes du déclin de la population de Crozet (Barbraud *et al.* 2008) sont susceptibles d'être partagées par la population de Kerguelen.

Dans le contexte des changements climatiques actuels et futurs, les zones propectées par les pétrels à menton blanc pourraient subir d'importants changements écosystemiques. La diminution de l'étendue de glace de mer et de la durée de la période d'englacement prédite par les modèles climatiques (Gross 2005) pourraient entrainer une diminution de la productivité primaire et donc de l'abondance et la distribution du krill. Etant donné les capacités de déplacement du pétrel à menton blanc, il devrait pouvoir suivre un déplacement éventuel de la distribution du krill vers le sud, c'est-à-dire en limite du continent Antarctique. En revanche, si l'abondance de krill diminue, la compétition risque de s'accentuer dans cette zone de l'océan Austral où le krill est exploité par une large communauté d'oiseaux et de mammifères marins (Nicol *et al.* 2000), notamment les espèces résidentes en Antarctique comme les fulmars (*Fulmarus glacialoides*) et pétrels antarctiques (*Thalassoica antarctica*).

Les effets des changements climatiques sur le courant du Benguela sont probablement complexes et pour l'instant assez mal connus. Cependant, le déclin des ressources pélagiques et la tendance à un déplacement vers l'est de certaines espèces de poissons depuis les dernières décennies, pourraient indiquer la direction des changements à venir (Hutchings *et al.* 2009 ; Crawford *et al.* 2008). Comme les contraintes énergétiques sont moins fortes pendant cette période de l'année et qu'ils ne sont pas limités par l'approvisionnement depuis une place centrale, les pétrels à menton blanc seraient en mesure de suivre un déplacement de

la distribution de leur proies. Etant donné leurs capacités à plonger relativement profond (5-6 m en routine) et à se déplacer rapidement sur de grandes distances, ils pourraient être moins sensibles à des changements de distribution des ressources que d'autres espèces.
Ce travail apporte des éléments nouveaux concenant l'influence de l'environnement sur le choix des aires d'alimentation et des stratégies d'acquisition des ressources du pétrel à menton blanc. Les pétrels à menton blanc de Kerguelen font face à differentes menaces en fonction des stades du cycle reproducteur car ils utilisent des aires d'alimentation distinctes, sujettes a des pressions anthropiques et/ou climatiques variables. Ils occupent différentes niches trophiques en fonction des saisons mais ciblent systematiquement des zones fortement productives ou la disponibilité des ressources est prévisible dans le temps et dans l'espace. Les changements saisonniers d'aires de distribution sont guidés par la variation des besoins énergetique et la disponibilité des ressources. La glace de mer est un paramètre physique clé pendant la saison de reproduction puisqu'elle conditionne la quantité de krill disponible aux adultes reproducteurs.

IV. Résultats complémentaires

Nous avons analysé de façon préliminaire les trajets GLS de 10 individus équipés à Crozet afin de comparer les aires de distribution des populations de Crozet et Kerguelen. Les pétrels à menton blanc de Crozet occupent les mêmes sites d'hivernage que les individus de Kerguelen (Fig IV.3) mais leur départ en hivernage est avancé d'environ 2 semaines (Fig IV.4). Mise à part ce décalage, leurs patrons d'activité annuels sont similaires, on retrouve le contraste entre la période de reproduction pendant laquelle les pétrels sont très actifs et la période d'hivernage pendant laquelle ils passent l'essentiel de leur temps posé sur l'eau (Fig IV.4). Ce décalage de 2 semaines se retrouve dans la phénologie de la reproduction ; les pétrels à menton blanc de Crozet se reproduisent en moyenne plus tôt que ceux de Kerguelen. Ceci pourrait expliquer les différences de distribution observées entre Crozet et Kerguelen pendant l'incubation. Les individus de Crozet continuent à exploiter les eaux du courant du Benguela pendant l'incubation (Catard *et al.* 2000) alors que tous les individus de Kerguelen se nourrissent dans la SIZ.

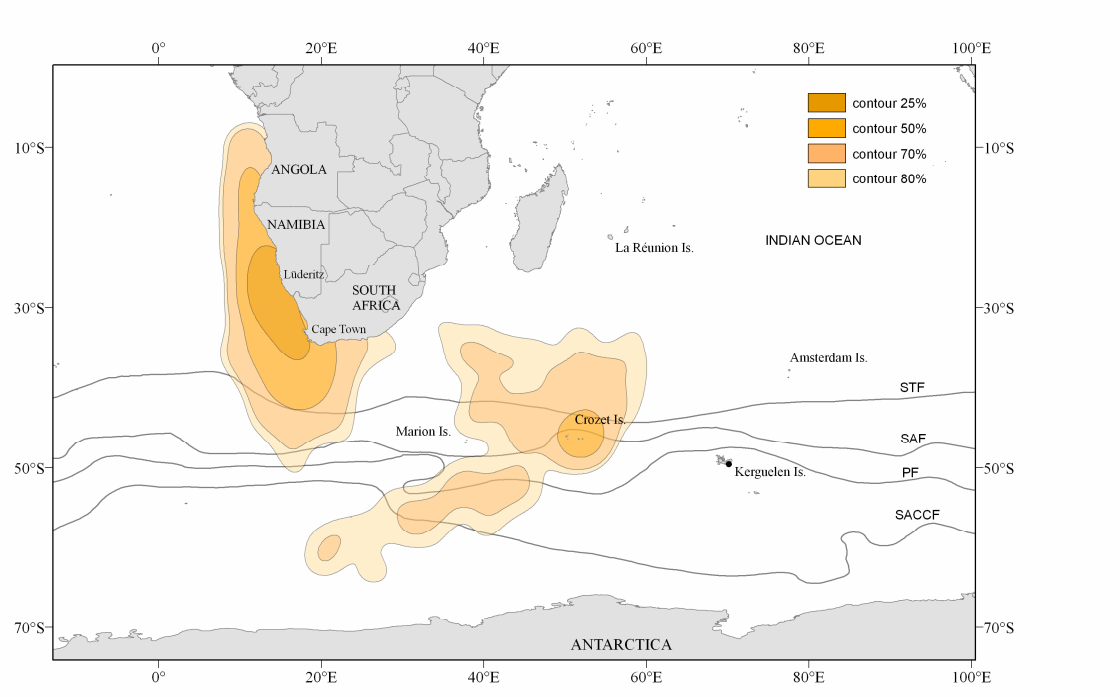


Figure IV.3: Distribution hivernale des pétrels à menton blanc de Crozet estimée par la méthode des kernesl à partir des localisations obtenues par géolocalisation.

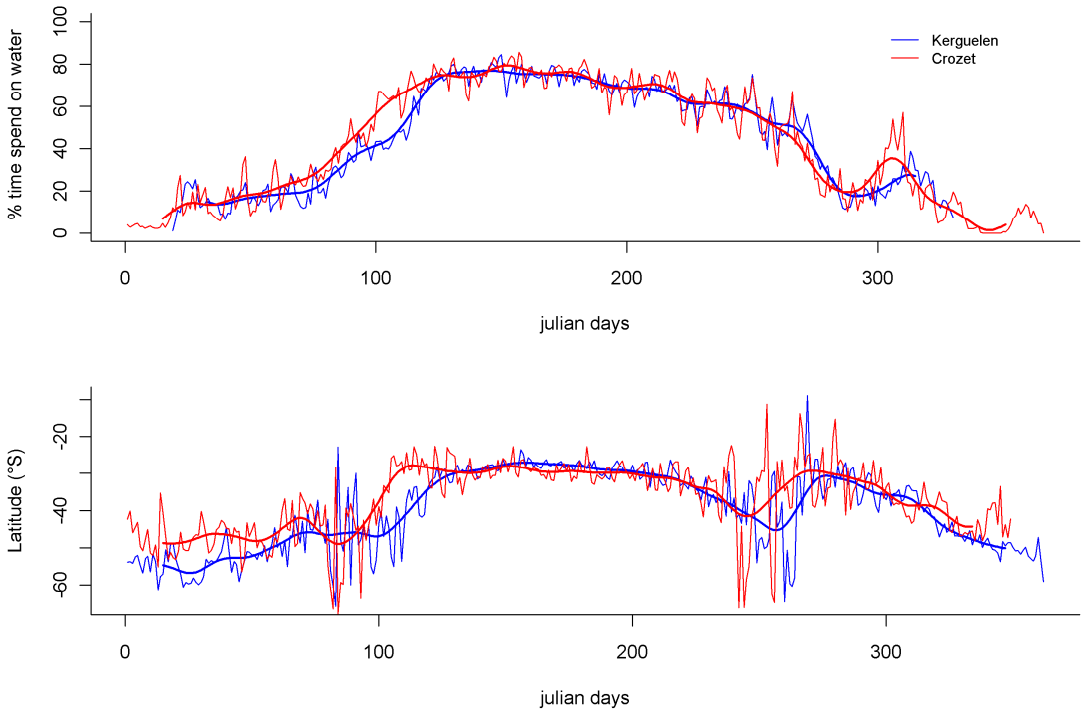


Figure IV.4: Comparaison des profils moyens annuels (a) d'activité et (b) de latitude des pétrels à menton blanc de Crozet et Kerguelen

- Lorsque l'on s'intéresse plus en détail à l'activité des pétrels à menton blanc de Kerguelen dans le courant du Benguela, on s'aperçoit que tous les individus augmentent

leur activité de vol et donc probablement leur effort de recherche alimentaire à l'aube et au crépuscule. Ce patron d'activité se met en place progressivement de mai à septembre et les pics d'activité sont particulièrement bien marqués pendant les mois de juillet et août (Fig IV.5).

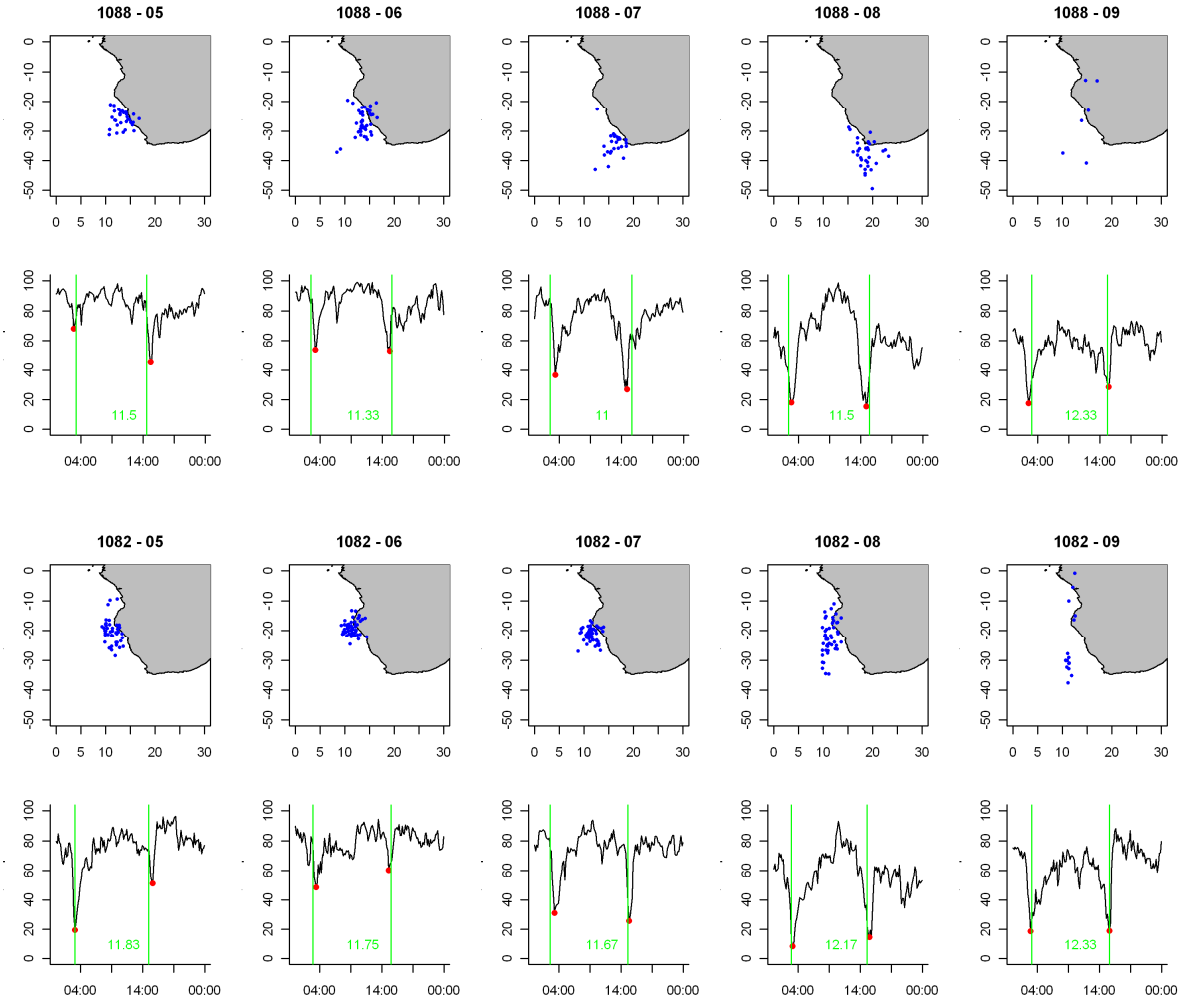


Figure IV.5 : Exemple de l'évolution mensuelle des zones d'alimentation et des cycles journaliers d'activité pour deux individus (a et b) de mai à septembre (hiver austral). Les lignes verticales vertes correspondent aux heures de lever et coucher du soleil estimées localement grâce aux signaux de lumière enregistrées par les GLS.

- Grâce à 2 individus suivis pendant 3 années successives, nous avons pu explorer la fidélité aux zones d'hivernage. Ces 2 individus sont restés fidèles à leur zone d'hivernage pendant les 3 années ; la distribution du premier individu s'étend sur une large bande de latitude (Angola, Namibie, Afrique du Sud) pendant les 3 années, alors que le deuxième occupe une zone plus localisée au large des côtes ouest et sud de l'Afrique du Sud (Fig IV.6) . Etudier la fidélité aux sites d'hivernage ou aux zones d'alimentation estivales est un point intéressant car elle est reliée à la qualité de l'habitat et permettrait de détecter des modifications majeures de l'écosystème.

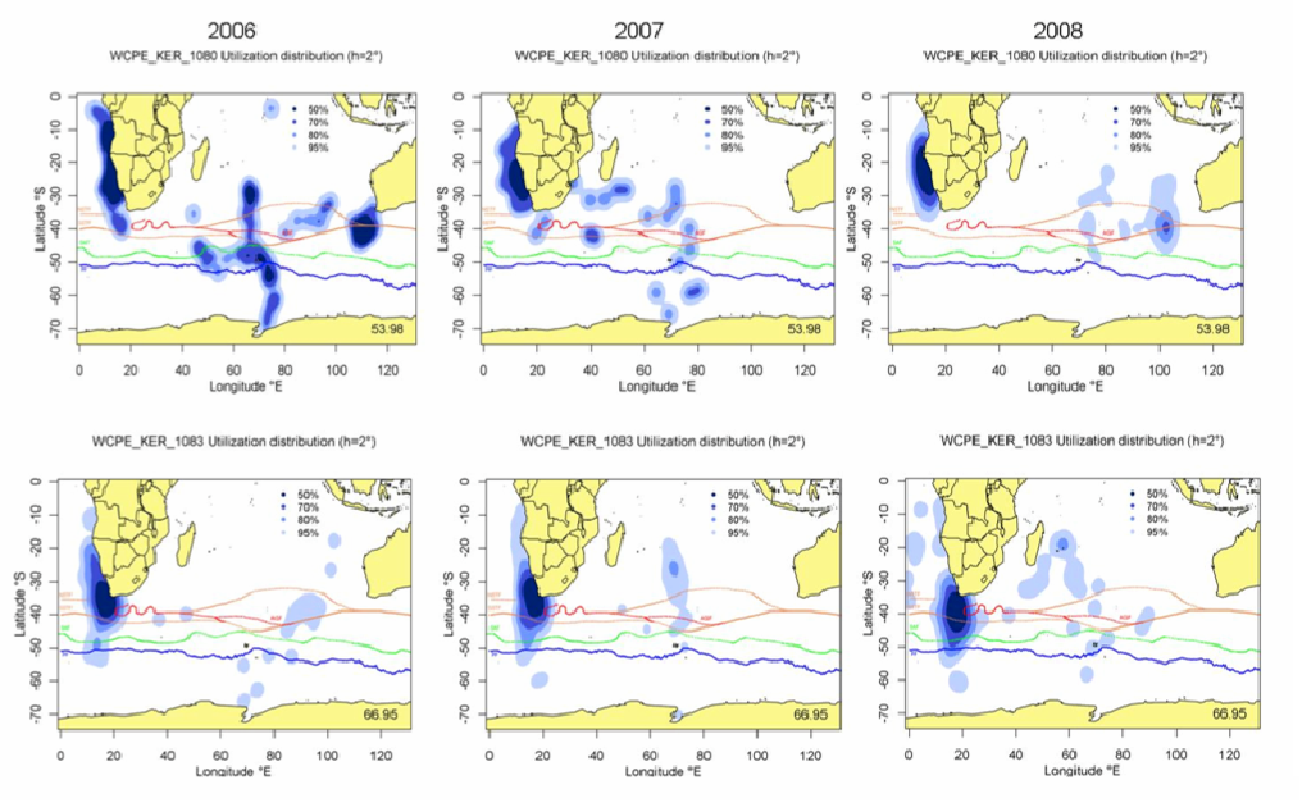


Figure IV.6 : Comparaison inter-annuelle des aires de distribution de 2 pétrels à menton blanc nichant à Kerguelen, suivis 3 années successives. Le période représentée comprend l'exode préposital.

- Enfin, les individus suivis pendant les trajets d'incubation ont été sexé, permettant une comparaison des paramètres des voyages alimentaires entre mâles et femelles (Fig IV.7). Il n'y a pas de ségrégation spatiale entre les 2 sexes, mais les femelles se déplacent plus vite en moyenne que les mâles.

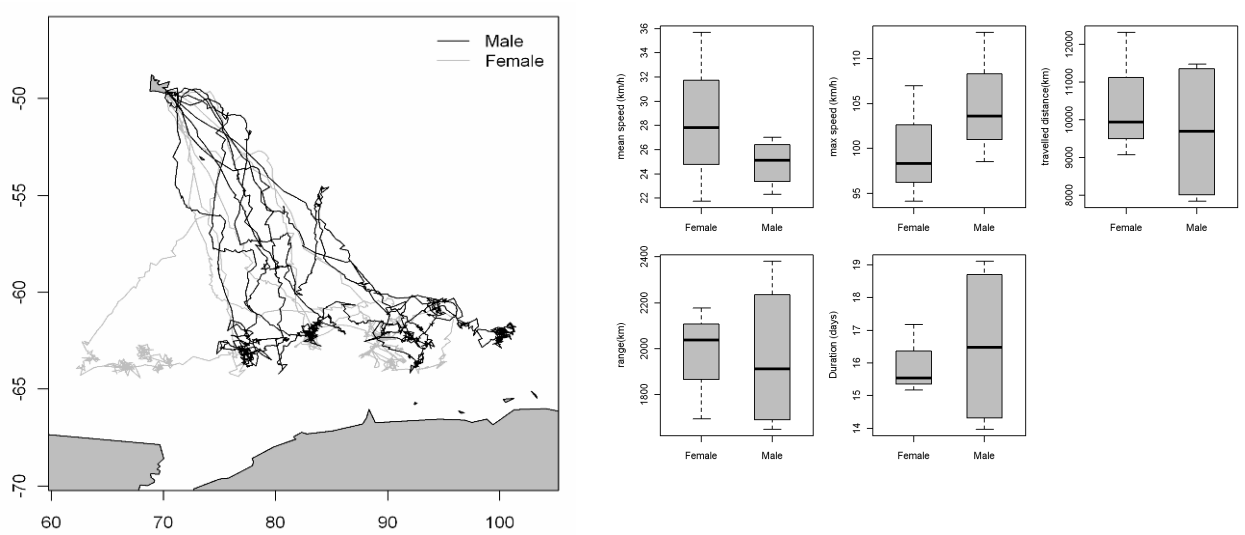


Figure IV.7 : Distinction mâle/femelle des trajets alimentaire des pétrels à menton blanc de Kerguelen pendant l'incubation. Comparaison des paramètres des trajets alimentaires des mâles (n=4) et femelles (n=3) de pétrels à menton blanc équipés à Kerguelen pendant l'incubation.

Elles ont tendance à parcourir de plus longues distances en moins de temps, car leurs voyages en mer sont plus courts d'une journée. Les paramètres de trajet des mâles ont une plus grande variance que ceux des femelles mais cela pourrait être dû au faible nombre d'individus (3 femelles et 4 mâles).

V. Perspectives

Ce travail a fait émerger de nombreuses questions ouvrant des perspectives de recherches très interessantes sur cette espèce de pétrel qui figure parmi les plus abondantes de l'océan Austral et dont le statut de conservation est pourtant préoccupant.

- Il serait intéressant de comparer la distribution hivernale et les rythmes d'activité des populations de différentes localités (Kerguelen, Crozet, Georgie du Sud, Marion et Prince Edward, Antipodes et Campbell). La différence de phénologie observée entre Crozet et Kerguelen mériterait d'être confirmée par un suivi démographique à long terme de la colonie de pétrels à menton blanc de Kerguelen et soulève des questions intéressantes en terme d'ajustement phénologique à la variabilité environnementale.
- Dans un contexte de changements climatiques et de sur-exploitation des ressources, l'étude de l'écologie alimentaire des oiseaux hivernant dans le courant du Benguela est essentielle. Il serait interéssant d'équiper plusieurs individus de GLS de façon régulière tous les ans ou tous les 2-3 ans pour estimer la variabilité inter-annuelle des zones d'hivernage et être en mesure de détecter de futurs changements d'aires d'alimentation, reliés au déplacement des ressources ; comme il a été montre chez plusieurs espèces s'alimentant dans cette région (Crawford *et al.* 2008 ; Crawford 2009).
- D'autre part, les hypothèses expliquant la réduction de l'activité pendant la période hivernale (mue, baisse des besoins énergetiques, meilleur succès de pêche, associations inter-spécifiques) mériteraient d'être testées grâce à des campagnes d'observation en mer. Il serait également intéressant de faire le lien entre les patrons d'activité journaliers et la distribution verticale des proies potentielles. En effet, l'aube et le crépuscule sont des périodes critiques pendant lesquelles les oiseaux peuvent s'alimenter sur les bancs de poissons effectuant des migrations nyctémérales dans la colonne d'eau. Les poissons amorcent leur descente à l'aube et remontent en surface au crépuscule, offrant une fenêtre temporelle pendant laquelle les proies sont accessibles à faible profondeur par prédation visuelle. Les sardines et anchois effectuent ce type de migration verticale en réponse à celle du plancton dont elles se nourrissent. Cette étude nécessiterait une meilleure connaissance du régime alimentaire du pétrel à menton blanc pendant l'hiver et des rythmes de migration verticale des espèces proies.
- Une quinzaine d'espèces d'albatros et pétrels s'alimentent dans le courant du Benguela pendant une partie importante de l'année (Phillips *et al.* 2005). Une comparaion inter-spécifique des patrons d'activité journaliers pourrait mettre en évidence des différences de stratégies alimentaires. Par exemple le pétrel à menton blanc et le puffin fuligineux sont des espèces très proches en terme de morphologie et de zones d'alimentation mais

leurs comportements sont très différents dans le courant du Benguela (Jackson 1988). Les puffins sont plus côtiers et ne suivent pas les bateaux de pêche et on peut se demander si ils adoptent le même patron d'activité journalier. Les albatros à sourcils noirs de Géorgie du sud hivernent dans le courant du Benguela et leur écologie alimentaire n'est pas documentée pendant cette partie du cycle de reproduction. Un albatros à sourcils noirs de Kerguelen a hiverné dans le courant du Benguela en 2009 et son patron d'activité journalier moyen ne présentait pas de pics à l'aube et au crépuscule. Il passe beaucoup de temps posé sur l'eau pendant la nuit et augmente son activité de vol pendant la journée (Fig IV.8), ce patron est commun chez les albatros (Phalan *et al.* 2007).

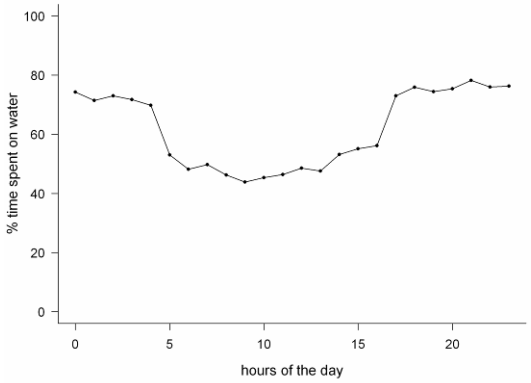


Figure IV.8 : Patron moyen d'activité journalière pendant l'hiver dans le courant du Benguelachez un Albatros à sourcils noirs équipés à Kerguelen en 2009

- Dans une optique de conservation, étudier la distribution spatiale et le comportement alimentaire des immatures et des juvéniles de pétrel à menton blanc pourrait nous renseigner sur les menaces actuelles et futures pesant sur ces classes d'âge et donc sur le taux de recrutement de la population. Les études demographiques et les captures accidentelles à bord des bateaux de pêche suggèrent que les jeunes et les immatures sont les plus touchés par la mortalité occassionnée par la pêche (Barbraud *et al.* 2008). Quelques suivis récents ont montré que ces individus utilisent des zones situées au large des côtes de l'Afrique du sud. Etant donné que les pêcheries opèrent toute l'année dans le courant du Benguela, les risques d'intéractions létales avec les immatures seraient importants si ils y restent toute l'année.
- Les GLS pourraient fournir des informations sur les interactions nocturnes avec les bateaux de pêche car des pics de lumière pendant la nuit ont été enregistrés par le capteur photosensible dans le courant du Benguela. Ces pics de lumière sont probablement liés aux lumières des bateaux de pêche. Etant donné la précision associée aux données de géolocalisation, ces pics ne permettraient pas de localiser précisement les intéractions ; en revanche, ils pourraient être utiles pour quantifier les durées d'interaction (>10 min) et leur fréquence.
- Enfin, le sexe de la plupart des individus équipés de GLS a été déterminé et il serait intéressant de comparer les rythmes d'activité, les dates de migration et les zones d'alimentation en fonction du sexe.

VI. Article 2 :

Vol. 416: 267–284, 2010
doi: 10.3354/meps08785

MARINE ECOLOGY PROGRESS SERIES
Mar Ecol Prog Ser

Published October 14

Seasonal variation in oceanographic habitat and behaviour of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* from Kerguelen Island

Clara Péron[1,*], Karine Delord[1], Richard A. Phillips[2], Yohan Charbonnier[1], Cédric Marteau[3], Maité Louzao[1,4], Henri Weimerskirch[1]

[1]Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UPR 1934, 79369 Villiers en Bois, France
[2]British Antarctic Survey, Natural Environment Research Council, High Cross, Madingley Road, Cambridge CB3 0ET, UK
[3]Terres Australes et Antarctiques Françaises, rue Gabriel Dejean, 97458 St Pierre - BP 400- La Réunion, France
[4]Helmholtz Centre for Environmental Research — UFZ, Permoserstrasse 15, 04318 Leipzig, Germany

ABSTRACT: Marine environments experience seasonal variation in physical and biological parameters, with consequent changes in predator distributions. During the breeding period, proximity to suitable feeding sites is essential for central place foragers, whereas during the non-breeding period their distribution is relatively unconstrained. We combined light-based geolocation and satellite tracking to investigate seasonal variation in foraging grounds and behaviour of white-chinned petrels from Kerguelen Island. Birds were associated with highly productive areas throughout the year. During breeding (summer), they performed long commuting trips from the colony to distant, productive Antarctic waters. Thereafter, birds migrated 5200 km westwards to the Benguela upwelling system off Namibia and South Africa to spend the winter. This seasonal shift of foraging grounds coincides with a change in activity patterns; much less time was spent in flight in winter than in summer. Individual variability in the locations of foraging zones and seasonal/daily activity patterns was low. Trip durations were shorter during chick-rearing than incubation, although birds often travelled as far or farther, tracking the gradual break up of pack ice. Habitat use models revealed an association with distance to sea-ice edge and chlorophyll *a* gradient during incubation, whereas sea surface temperature and chlorophyll *a* gradient best explained habitat use during chick rearing. White-chinned petrels are likely to overlap with other marine predators and fisheries throughout the year. Fishery bycatch constitutes the most significant direct threat to petrels at sea. Moreover, future climate-induced reductions in productivity could affect birds year-round.

KEY WORDS: Foraging behaviour · Activity · Breeding · Non-breeding ground · Upwelling · Sea ice · Bycatch · Geolocation · Satellite tracking

Resale or republication not permitted without written consent of the publisher

INTRODUCTION

Within dynamic environments, animals track highly productive habitats, changing their foraging grounds and strategies depending on food availability in order to fulfil their energetic requirements and, consequently, maximize fitness. Marine environments undergo seasonal patterns in primary productivity, especially at higher latitudes; hence, resources available to marine species are heterogeneous in space and time, leading to changes in predator distribution (Polovina et al. 2001). Foraging grounds are also determined by species dispersal capacity and energy requirements, which may vary during the annual cycle (Green et al. 2009). Seabirds are central place foragers during the breeding season, having to commute between their colonies and feeding zones at sea to provision their offspring. This strategy imposes energetic constraints

*Email: peron@cebc.cnrs.fr

© Inter-Research 2010 · www.int-res.com

which limit foraging range and thus accessibility of certain marine habitats. Breeding occurs generally during summer, when productivity is highest. During the non-breeding season, birds can disperse over wide areas or migrate to completely different habitats as they do not have to return to the colony (Shaffer et al. 2006, Bost et al. 2009, Egevang et al. 2010).

An increasing number of studies apply habitat use models to provide insights into the oceanographic cues that drive marine top predator distribution (Tremblay et al. 2009). To date, few studies have quantified how key oceanic habitats exploited by marine top predators change year-round across the dynamic marine environment (Phillips et al. 2006, González-Solís et al. 2007b). Yet, providing information on spatial distribution and habitat use of a species throughout the year is essential to identify and predict regional effects of climate change over the species' entire range and to assess direct population-level threats such as fishery bycatch. These potential threats could then be included in demographic models to assess their relative influence on population dynamics (e.g. Rolland et al. 2008). Tracking data now enable the exploration of relationships between animal movements/behaviour and oceanographic variables at different spatial scales (Pinaud & Weimerskirch 2007). These can be combined in models to predict potential habitats at sea for birds from untracked sites and populations (Louzao et al. 2009). The purposes of habitat modelling are to (1) explain species–habitat relationships through robust mathematical description, and (2) provide spatially explicit habitat predictions based on key variables. They are becoming essential tools to drive marine conservation initiatives and guide the establishment of marine protected areas (Cañadas et al. 2005, Louzao et al. 2006).

Until recently, most studies of seabird distribution focused on the breeding season (Weimerskirch et al. 1994, Hyrenbach et al. 2002, Pinaud & Weimerskirch 2007), when birds are central place foragers and more amenable to short-term deployment and recovery of tracking devices (Phillips et al. 2004). The recent advent of miniaturized light-based geolocators (Global Location Sensors, weight <3 g) has enabled tracking of individuals of known origin and status for long time periods. Despite reduced accuracy (Phillips et al. 2004), this method allows the investigation of seabird migration patterns and non-breeding distributions, traditionally based on rare and opportunistic band recoveries or ship-based observations (Tuck et al. 1999). Moreover, continuous recordings of wet/dry activity (immersion) provides additional information on at-sea activity patterns by day and night along the whole track (Phalan et al. 2007, Phillips et al. 2007).

Here, we focused on a species of high conservation concern, the white-chinned petrel *Procellaria aequinoctialis*. Although one of the most abundant seabirds in the Southern Ocean, occurring throughout mid and high latitudes, this petrel is classified as Vulnerable in the IUCN red list (BirdLife International 2010). Their ship-following behaviour (Ryan & Moloney 1988) and ability to feed actively during both night and day make them highly susceptible to fisheries bycatch (Weimerskirch et al. 2000a). As a consequence, tens of thousands of individuals are killed each year when attempting to secure bait from longline hooks, or in interactions with trawl-net warps (Barnes et al. 1997, Watkins et al. 2008). This species experiences amongst the highest bycatch rates of any seabird in the Southern Ocean (Phillips et al. 2006). Long-term population declines inferred from analysis of at-sea observations in the southern Indian Ocean (Woehler 1996, Péron et al. 2010) are corroborated by land-based censuses at Marion, South Georgia and Crozet Islands (Berrow et al. 2000, Nel et al. 2002, Barbraud et al. 2008, Martin et al. 2009). In addition to being susceptible to fisheries bycatch, white-chinned petrels are affected by climatic variability in the marine environment (Barbraud et al. 2008), and it is thus essential to better understand the habitats used by this species throughout its annual cycle.

By combining tracking data from geolocators and satellite transmitters, we assessed how petrels cope with seasonal changes in food availability throughout the year, at large and medium spatial scales, respectively. We investigated seasonal and daily variation in at-sea activity patterns to provide new insights on foraging strategies. Using habitat modelling, we identified the key oceanographic determinants of white-chinned petrel summer foraging distribution and generated spatially explicit predictions of petrel habitat utilisation.

MATERIALS AND METHODS

Study site and species ecology. The study was carried out at the 'Cañon des Sourcils Noirs', a colony of white-chinned petrels, located at the south-east of Kerguelen Island (70° 15′ 43 E, 49° 36′ 21 S). This subantarctic island holds the largest population of white-chinned petrels in the southern Indian Ocean, estimated recently at 186 000 to 297 000 breeding pairs (Barbraud et al. 2009). White-chinned petrels (mass 1.0 to 1.2 kg) are burrow-nesting seabirds that breed annually. Their breeding season lasts ~5 mo. Adults arrive at the colony in October to copulate, and after a pre-laying exodus of 2 to 3 wk at sea, females lay a single egg in late November (Mougin 1968, Jouventin

et al. 1985, Phillips et al. 2006). Chicks hatch in January and fledge in April (Jouventin et al. 1985). At other breeding localities, male and female white-chinned petrels alternate incubation duties, performing long foraging trips lasting approximately 2 wk; in contrast, during chick-rearing at South Georgia, trips are much shorter, and at Crozet, birds alternate between long and short trips (dual strategy) (Catard et al. 2000, Phillips et al. 2006). Chicks are left alone in their burrow after they have acquired thermal independence (2 to 6 d).

Tracking with geolocators. For the large scale study of movements we used Global Location Sensing (GLS) loggers that allow estimates of latitudes and longitude from light measurements (Wilson et al. 1992) and provide low accuracy locations (Phillips et al. 2004). We deployed 30 GLS loggers (developed by the British Antarctic Survey, Cambridge) on breeding adults in late November 2005 (10 ind.) and December 2007 (20 ind.). Loggers were mounted on plastic leg bands and weighed 5 g (Mk4), 2.5 g (Mk9) or 1.5 g (Mk13), which are well below the 3% limit recommended for flying birds (Phillips et al. 2003). The recovery rate was 80%; 2 individuals were left with loggers during 3 consecutive years and 1 individual was equipped for 1 yr in 2005 and 2007 (see Table S1 in the supplement at www.int-res.com/articles/suppl/m416p267_supp.pdf for details on GLS equipment). The loggers operate with an internal clock and measure the light level every minute, recording the maximum reading within each 10 min block (Afanasyev 2004). Two positions per day can be inferred from the light signal with an average accuracy of 186 km (±114 km), estimated for free-ranging albatrosses (Phillips et al. 2004). Positions were calculated using MULTITRACE 3/16 light (www.jensen-software.com/) based on timing of dawn and dusk, noting any transitions that may have been unreliable because of interruptions to light curves. Filtering procedure and statistical analyses were performed using the R software (R Development Core Team 2009). We removed unrealistic positions that were obtained: (1) from light curves showing major interferences at dawn or dusk, (2) those yielding unrealistic flight speeds (McConnell et al. 1992; speed threshold = 20 m s^{-1}) and (3) those around equinox periods (20/21 March and 22/23 September), when latitude cannot be estimated (Wilson et al. 1992). The high proportion of erroneous locations (50, 68 and 81% during the non-breeding, breeding and pre-laying exodus period, respectively) are mainly attributable to equinox periods and interferences to the light curve because of intermittent shading of the sensor when birds tuck their leg in their plumage. Interference in the light signal was evident throughout the year but greatest during breeding and the pre-laying exodus, when birds spent more time in flight. The speed threshold was set to 20 m s^{-1}, based on the maximum mean velocity of white-chinned petrels estimated from fine resolution GPS (Global Positioning System) tracks (H. Weimerskirch unpubl. data) and speed estimates reported by Spear & Ainley (1997).

Routes taken to and from wintering areas and accurate departure/return dates could not be determined because birds migrated during equinox periods. We thus separated locations during the non-breeding period, as distinct from the pre-laying exodus and breeding periods, by identifying rapid shifts in latitude and clear changes in activity patterns around April and October (see Fig. S1 and Table S2 in the supplement at www.int-res.com/articles/suppl/m416p267_supp.pdf). Seasonal changes in foraging distribution were investigated by generating fixed kernel density maps using a search radius of 200 km (Phillips et al. 2006) and a cell size of 0.2°. All individuals were pooled (n = 24) and, considering the inherent error in geolocation, locations over land masses were kept for kernel calculations. Given the higher frequency of light curve interference at different times of year (which leads to range inflation), maps show the 25, 50, 70 and 90% kernel contours for the non-breeding period, and the 25 and 50% contours during the breeding and pre-laying exodus. Habitats were investigated by determining the oceanographic parameters (bathymetry: BAT; sea surface temperature: SST; chlorophyll *a* concentration: CHLA; and their gradients: BATG, SSTG, CHLAG) within kernel utilization distribution contours separately for each stage of the annual cycle.

Activity data analysis. GLS loggers also test for saltwater immersion every 3 s and store the sum of positive tests at the end of each 10 min block (e.g. a value of 0 indicates that the logger was always dry and a value of 200 indicates that the logger was always wet). The mean percentage of time spent on water was calculated daily and monthly during each stage of the annual cycle to provide information on seasonal variation in foraging behaviour. Time budget calculations excluded periods spent in burrows (prolonged periods of darkness and dry records). Furthermore, we examined number and duration of periods spent on the water (i.e. 'water bouts'), defined as any continuous sequence of 10 min blocks during each of which the bird spent at least 3 s sitting on the water (Phalan et al. 2007), thus including short periods of flights within the 10 min blocks. This method is likely to underestimate the true number of landings and overestimate their duration; however, Phalan et al. (2007) found a close correlation between the number of water bouts and the number of landings estimated using high resolution wet/dry loggers. Daylight and darkness periods were assessed using sunset and sunrise times estimated

from the light signal. We compared activity characteristics between stages, and according to daylight versus darkness using either parametric tests (ANOVAs) or non-parametric tests when variables differed from normal distributions (Kruskal-Wallis or Wilcoxon tests). For activity data, the annual cycle was divided into the relevant stages using fixed dates (non-breeding: 31 March to 1 October; pre-laying exodus: 1 October to 1 December; incubation: 1 December to 15 January; chick rearing: 15 January to 31 March).

Satellite tracking. In addition, white-chinned petrels were tracked using Argos satellite platform transmitter terminals (PTTs) to obtain more detailed data on distribution and habitat associations during the breeding season. Fieldwork was conducted during incubation (16 December 2007 to 9 January 2008) and chick rearing (15 January to 21 February 2006). Burrows were marked with wooden stakes and checked regularly to detect shifts in parental attendance and to equip/retrieve devices at the start/end of foraging trips. The 7 individuals tracked during incubation were equipped with battery-powered PTTs working in continuous mode. During the chick-rearing period, 8 individuals were equipped with PTTs powered by battery and working in continuous mode, and 6 individuals with PTTs recharged using a solar panel and a duty cycle of 12 h ON and 24 h OFF. Transmitters were attached to the back feathers using TESA® tape and weighed 18, 20 or 30 g, which corresponded to 1.6 to 2.9% of bird body mass. Previous studies conducted on white-chinned petrel at Crozet Island demonstrated that the equipment increased long trip durations (Catard et al. 2000). As time intervals between transmissions varied greatly (range: 1 to 179 min), locations were resampled at 30 min intervals and filtered in order to remove unrealistic positions using the speed-distance-angle (sda) filter developed by Freitas et al. (2008), without constraint on turning angle and based on a maximum mean velocity of 20 m s^{-1} (Spear & Ainley 1997). We defined outward/inward commuting journeys as periods where birds were flying rapidly in direct routes between their foraging grounds and the colony. Comparisons of trips parameters (with the exception of trip duration) were only made on birds equipped with battery-powered PTTs for which we had continuous data. ANOVAs were used to compare trip characteristics between stages and short/long trips.

Modelling habitat use. We focused on the breeding season and used a hierarchical modelling approach to relate oceanographic variables to residence times estimated via Argos data. Residence time was defined as the proportion of time spent by each bird within a 0.25° × 0.25° cell. We postulate that a bird actively exploiting a prey patch would spend more time in a certain area than when commuting between foraging patches (Area Restricted Search; Kareiva & Odell 1987). Residence time was calculated using the trip-Grid function in R, which resamples each individual track at a higher temporal resolution by linear interpolation (every 60 s) and calculates the time spent in each spatial unit. Then, we assigned the corresponding percentage of time spent in relation to the total trip duration. We kept the estimated percentage of time spent calculated from linear interpolation of the tracks during the OFF-period of the solar PTTs. Ultimately, environmental data (see 'Oceanographic data' below) were temporally and spatially matched to this index of spatial usage at the same spatial scale. Long foraging trips performed during incubation and chick rearing were modelled separately. Short trips (range = 4 to 78 h) were excluded because birds probably used different oceanographic cues when foraging on the Kerguelen continental shelf, and trip durations were in any case too short to model habitat use using the monthly composite data on oceanography that were available.

Environmental variables were selected depending on their biological relevance and availability in the study area (52 to 102° E, 45 to 66° S). We selected both fixed (BAT) and dynamic variables (SST, SSTG, CHLA, CHLAG and distance to daily sea-ice limit, DIST-ICE; see 'Oceanographic data' for details), because they are likely to influence foraging behaviour. These explanatory variables were standardised (centered and scaled) to improve algorithm convergence and scale the range of the predictors. We checked for colinearity by calculating all pairwise Spearman rank correlation coefficients (r_S). When pairs of predictor variables were strongly correlated ($|r_S| > 0.6$), we ran 2 univariate models with each of these predictors and selected the predictor that led to the lowest Akaike Information Criteria (AIC) (Burnham & Anderson 2002). We used linear mixed models with the log-transformed percentage of time spent as response variable, and non-correlated oceanographic parameters as explanatory variables. Models were fitted with a Gaussian error distribution and an identity link function. We included individual identity as a random intercept term (during incubation) and trip nested within individual (during chick rearing) to account for the hierarchical structure of the data (Bolker et al. 2009). Non-independence of the error due to spatial autocorrelation was accounted for by adding an autoregressive term (Dormann et al. 2007). We tested multiple autocorrelation structures and selected the one that provided the lowest AIC and best fitted the experimental variogram (Zuur et al. 2009). An exponential correlation structure was thereby selected. We performed all possible linear combinations of explanatory variables and ranked the models based on their AIC values. We then calculated the Akaike weight (w_i) for each model, which represents

the relative likelihood of candidate models (Burnham & Anderson 2002). Predictive performances of the best models were assessed by cross-validation. In each simulation (n = 1000), models were fitted to a training dataset (70% of each trip, selected randomly) and the predictive performance was assessed by comparing observed and predicted time spent of the test dataset (remaining 30%). We used Pearson correlation coefficients to assess model predictive performance for each simulation. Ultimately, we mapped the predicted spatial distribution of foraging habitat during both incubation (December 2007) and chick rearing (January 2006) within a spatial extent in accordance with the observed range of long trips performed by white-chinned petrels. The standard deviation of the random intercept terms in the models indicated the level of inter- and/or intra-individual variability. Predictions were made for each trip and then averaged to take into account inter- and/or intra-individual variability and so draw inferences at the population level.

Oceanographic data. BAT was retrieved from the ETOPO2v2 database at a spatial resolution of 0.033°. SST (NOAA POES AVHRR GAC 0.1°) and CHLA (Aqua MODIS NPP 0.05°) were obtained using the Xtractomatic routine (http://coastwatch.pfel.noaa.gov/xtracto/), allowing data extraction from BloomWatch website (http://coastwatch.pfel.noaa.gov/coastwatch/CWBrowserWW360.jsp). As these environmental variables were not available at the same spatial resolution, we aggregated cells to match a standard grid of 0.25° cell size. Cloud cover prevented use of weekly data; we thus created our own monthly composite grids by averaging the 4 wk centred at the middle date for each track. Additionally, we calculated spatial gradients: BATG, SSTG and CHLAG, respectively. Satellite-based observations of sea ice (resolution: 25 km) were obtained from the National Snow and Ice Data Center (http://nsidc.org/data/docs/daac/nsidc0051_gsfc_seaice.gd.html; Cavalieri et al. 1996). We used ArcGIS 9.2 (ESRI) to transform sea-ice concentration (SIC) data from the NSIDC's polar stereographic projection into a geographic coordinate system (WGS84). The sea-ice edge is usually defined as the transition region where sea ice covers more than 15% of the ocean surface (Zwally et al. 2002). Thus, we calculated the sea-ice edge as the maximum latitude of the >15% SIC and used a loess filter to create a smooth contour representing this continuous feature. Given the dynamic nature of sea-ice extent during the austral summer, we used daily SIC to identify the sea-ice edge and calculate the distance between each centroid of the grid cell and this limit (DIST-ICE). Moreover, we matched daily bird locations with concurrent daily SIC to quantify associations with pack ice. The general positions of most fronts and the Southern Boundary of the Antarctic Circumpolar Current (SB-ACC) were provided by Orsi et al. (1995) and Harris & Orsi (2001, updated 2006), and that of the polar front was provided by Moore et al. (1999). Sea surface height and eddy kinetic energy are known to influence seabird foraging distributions (Nel et al. 2001), but they were not available south of 62° S, where white-chinned petrels spend most of their time, and hence could not be included in our models.

RESULTS

Seasonal variation in foraging grounds

White-chinned petrels tracked with GLS loggers showed a clear separation in foraging grounds during the breeding and non-breeding seasons, and pre-laying exodus (Fig. 1). They utilised 3 distinct waters masses with contrasting SST depending on the period: neritic subtropical upwelling zone off South Africa in winter (14 to 16°C), oceanic subtropical (12 to 15°C) and subantarctic waters (6 to 12°C) during the pre-laying exodus, and Antarctic/subantarctic waters (~1 to 5°C) during breeding. During the pre-laying exodus (October), white-chinned petrels dispersed widely, exploiting mainly subtropical and subantarctic waters of the Indian Ocean (Fig. 1). Five individuals returned to the Benguela Current system and 3 others headed towards the western coast of Australia. As birds migrated during the equinox periods (2 to 3 wk around 21 March and 22 September), we were not able to describe migration pathways or individual migration schedules. However, based on the rapid shift in activity patterns, mean estimated dates of departure and arrival from breeding sites were 7 April and 25 September, respectively. Overall, birds travelled a minimum distance of 15 000 km during the non-breeding period. All birds migrated to neritic waters off South Africa and Namibia (Benguela Current) during the non-breeding period (April to October) and shifted to forage in subantarctic waters surrounding Kerguelen Island, and Antarctic waters, during the breeding period (Fig. 1). In both years, all tracked individuals wintered in the Benguela region off southwest Africa, with the exception of one bird that wintered off southeast Africa (Agulhas Current) in 2008. The 3 individuals equipped during both years showed fidelity to their wintering grounds. Interestingly, some light peaks were observed during the night for several individuals during the winter months, suggesting the presence of artificial light, potentially from fishing vessels. The contours of the 90% kernel density distributions encompassed a large area from 5° S to 40° S in winter, but the core areas (25% contours) delimited more

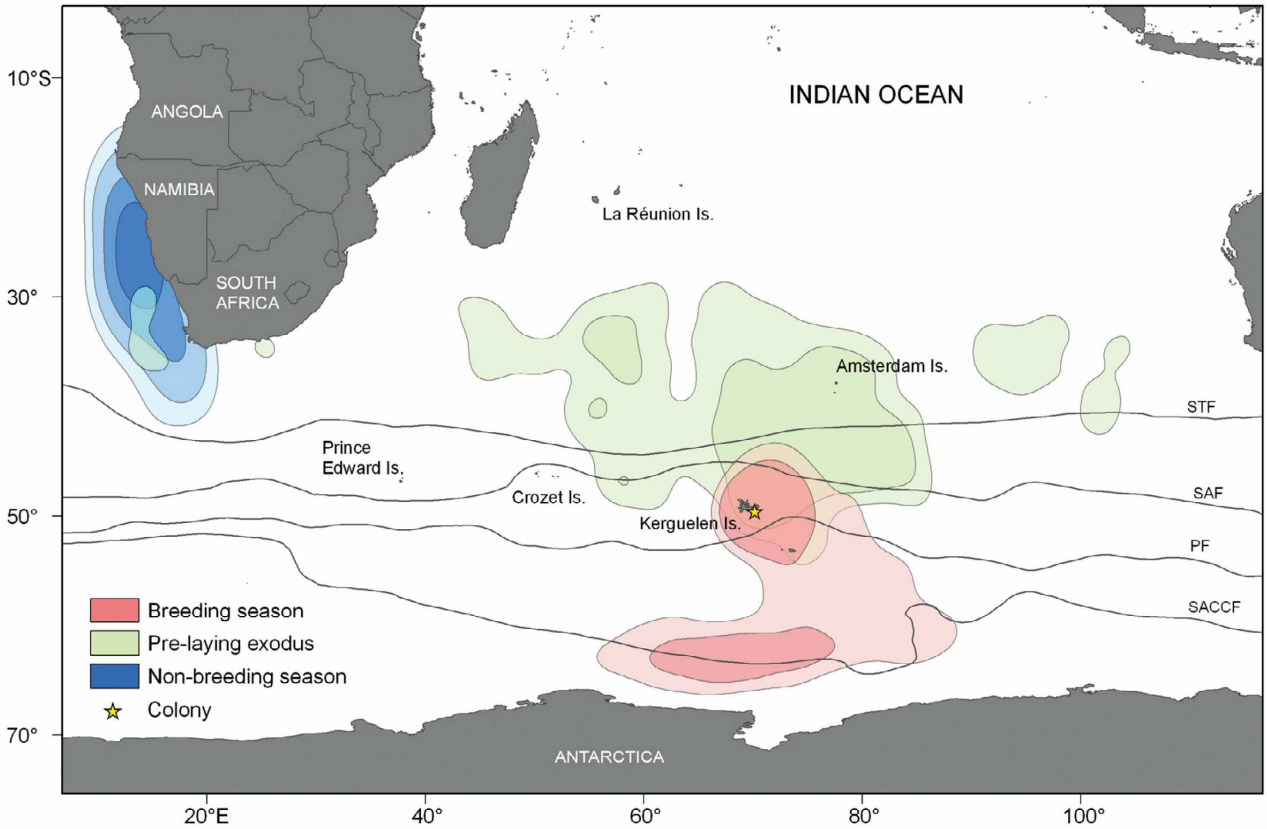


Fig. 1. *Procellaria aequinoctialis*. Density distributions of white-chinned petrels (n = 26 birds, 4068 estimated locations) from Kerguelen Island during the austral winter (non-breeding period), summer (breeding period) and pre-laying exodus in 2006 and 2008. Density contours encompass 25 to 90% of the total winter distribution, and 25 to 50% of the summer and exodus distributions. Frontal structures delimit 4 distinct biogeographic domains: subtropical waters north of the Subtropical Front (STF), the convergence zone between the STF and the Subantarctic Front (SAF), subantarctic waters between the SAF and the Polar Front (PF), and Antarctic waters south of the PF. SACCF: Southern Antarctic Circumpolar Current Front (Harris & Orsi 2001)

specifically the coastal upwelling zone of the Benguela Current and were characterized by cold upwelling (SST ~16°C) and high levels of productivity (Figs. 2 & 3). CHLA and all gradients (BATG, SSTG and CHLAG) were greater in core than peripheral areas, whereas mean depth was much lower (500 m), corresponding to the continental shelf (Fig. 2). Habitat preferences were for areas of high primary productivity (CHLA and CHLAG) and SSTG during the breeding and non-breeding seasons, whereas birds were dispersed in less productive waters during the pre-laying exodus (Fig. 2).

Seasonal and daily variations in activity patterns

The seasonal shift in foraging areas was associated with a change in flight activity (Fig. 4). White-chinned petrels spent more time sitting on the water during the non-breeding period (Table 1) than during the pre-laying exodus ($F_{1,40}$ = 398.9, p < 0.001) and breeding periods ($F_{1,36}$ = 235.2, p < 0.001 and $F_{1,40}$ = 648.8, p < 0.001 for incubation and chick rearing, respectively). Moreover, there were significant differences in the number and duration of bouts spent on the water between the non-breeding and breeding periods (p < 0.001). During the non-breeding period, bouts on the water were fewer and, on average, longer, than during breeding (Table 1). Birds rearing chicks spent less time on the water than incubating birds ($F_{1,36}$ = 21.9, p < 0.001). We found no differences in the proportions of time spent on the water in daylight and darkness except during chick rearing (Wilcoxon rank sum test, W = 116.0, p < 0.01), when birds spent more time on water during daylight (Table 1).

Diel activity revealed contrasting seasonal patterns (Fig. 5). All birds tracked over the Benguela Current in winter exhibited the same typical daily pattern: they increased their flight activity at dawn and dusk (Fig. 5a). In contrast, there were no typical daily

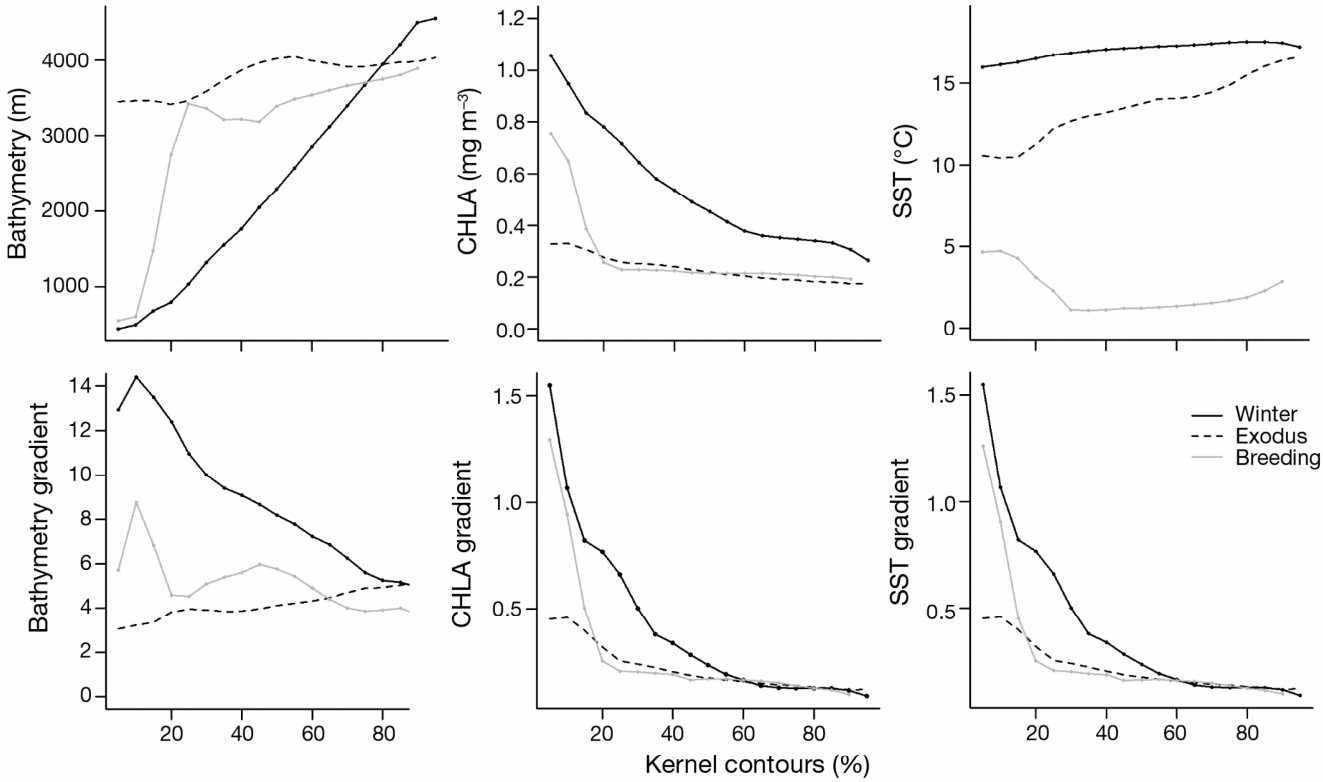


Fig. 2. *Procellaria aequinoctialis*. Oceanographic conditions in white-chinned petrel ranges (delimited by kernel density contours) during non-breeding (black line), pre-laying exodus (dotted line) and breeding (grey line) periods. Values correspond to medians of the oceanographic parameters. CHLA: chlorophyll *a* concentration; SST: sea surface temperature

activity patterns during the pre-laying exodus and breeding periods (Fig. 5b).

Breeding foraging trips

A total of 32 foraging trips were recorded by satellite transmitters: 7 long trips from incubating birds and 25 long or short trips from 14 birds rearing chicks (see Table S3 in the supplement for details on PTT deployments; www.int-res.com/articles/suppl/m416p267_supp.pdf). Among the birds equipped during the chick-rearing period, 9 individuals made repeated foraging trips, generally alternating between long and short trips. Not surprisingly, the distance travelled and the maximal ranges differed significantly between short and long trips for adults rearing chicks (Table 2). In contrast, the maximum range and the average flight speed of long foraging trips performed during incubation and chick rearing did not differ significantly ($F_{1,19}$ = 0.8, p > 0.05 and $F_{1,11}$ = 2.2, p > 0.05, respectively). All birds travelled towards a 50° longitudinal section along the sea-ice edge of the Antarctic continent, approximately 1900 km from the colony. They spent most of the time (76 and 58 % during incubation and chick rearing, respectively) south of 60° S within a 500 km strip along the pack ice. Birds foraged 1° farther south during the chick-rearing period (up to 66° S) and their longitudinal range was 10°

Table 1. *Procellaria aequinoctialis*. Summary of activity parameters for each stage of the annual cycle of white-chinned petrels (mean ± SD)

	Time spent on water (%)	Duration of water bouts (min)	Number of water bouts	Time spent on water (%) during: Daylight	Darkness
Winter	65.4 ± 0.8	164.4 ± 24.1	6.7 ± 0.8	66.2 ± 5.4	64.9 ± 6.8
Pre-laying exodus	26.2 ± 7.3	45.0 ± 9.3	13.9 ± 1.8	25.3 ± 7.7	27.9 ± 9.8
Incubation	32.2 ± 8.0	57.7 ± 14.7	12.9 ± 1.8	33.3 ± 11.4	28.8 ± 10.3
Chick rearing	21.8 ± 5.8	41.1 ± 9.3	13.2 ± 1.5	24.4 ± 7.8	18.9 ± 5.7

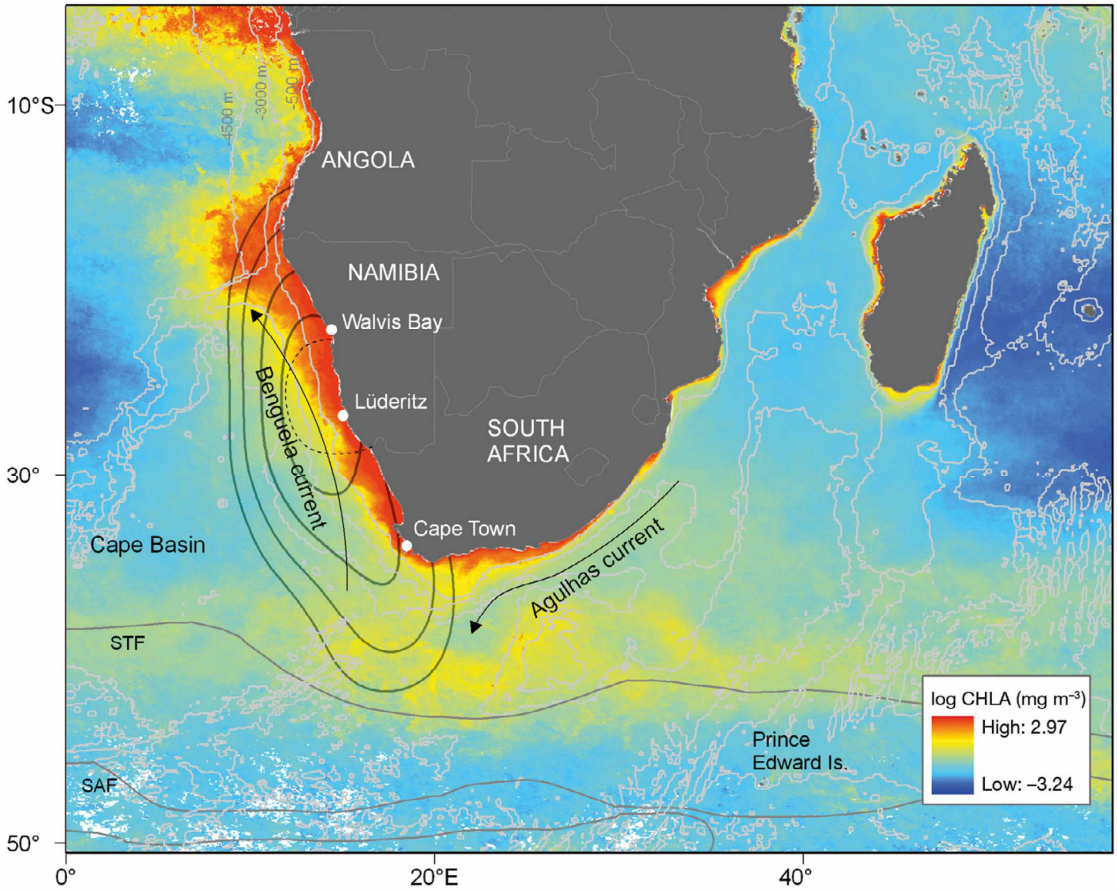


Fig. 3. *Procellaria aequinoctialis*. White-chinned petrel kernel density distributions (25, 50, 70, 90% contours) during the non-breeding period and mean chlorophyll *a* concentrations (CHLA) (April to October 2006 and April to October 2008). Dotted line corresponds to the Lüderitz cell within the Benguela upwelling system (from Shannon & O'Toole 2003). STF: Subtropical Front; SAF: Subantarctic Front

Table 2. *Procellaria aequinoctialis*. Comparisons of foraging trip parameters (mean ± SD) of white-chinned petrels between breeding stages and long versus short trips during chick rearing. ***Values were significantly different ($p < 0.001$) between incubation and chick rearing. –: not calculated

Type of trip	Incubation	Chick rearing	
	Long (n = 7)	Long (n = 15)	Short (n = 10)
Maximal range (km)	1965.7 ± 278.8	1847.6 ± 170.7	252.8 ± 238.8
Distance travelled (km)	10005.8 ± 1731.4***	6381.8 ± 1625.5***	761.5 ± 641.1
Trip duration (d)	16.3 ± 1.9***	8.9 ± 1.9***	1.07 ± 0.7
Mean speed (km h^{-1})	26.4 ± 4.6	29.6 ± 2.6	29.3 ± 3.9
Latitudinal range (°S)	49.4–64.3	49.0–65.8	56.6–49.3
Longitudinal range (°E)	62.3–101.4	52.7–100.8	70.1–81.3
Outward trip duration (d)	1.6 ± 0.5	1.7 ± 0.6	–
Inward trip duration (d)	3.2 ± 1.5	1.8 ± 0.7	–

wider to the west compared with incubating birds. Trip durations among incubating birds were twice those recorded during chick rearing, and birds travelled greater distances (~16.3 ± 1.9 d; 10 006 ± 1731 km versus ~8.9 ± 1.9 d; 6382 ± 1626 km, respectively). There were no differences in the duration of the outward/ return journeys between stages (Table 2), but incubating birds spent less time commuting during the outward journey (1.6 ± 0.5 d), following their recent incubation fast, than during the return (3.2 ± 1.5 d, $F_{1,12} = 6.7$, $p < 0.05$).

During both breeding stages, birds spent most time within the seasonal ice zone (SIZ), south of 60° S (Fig. 6). All incubating birds rapidly headed straight towards the sea-ice edge and then concentrated foraging effort in different patches between 61 and 64° S (~10 d). The core area where birds spent maximum time corresponded to offshore waters (isobath = –4000 m) located ~200 km away from the edge of the pack ice in December (Fig. 6a), where SST was 0°C on average. In contrast, birds rearing

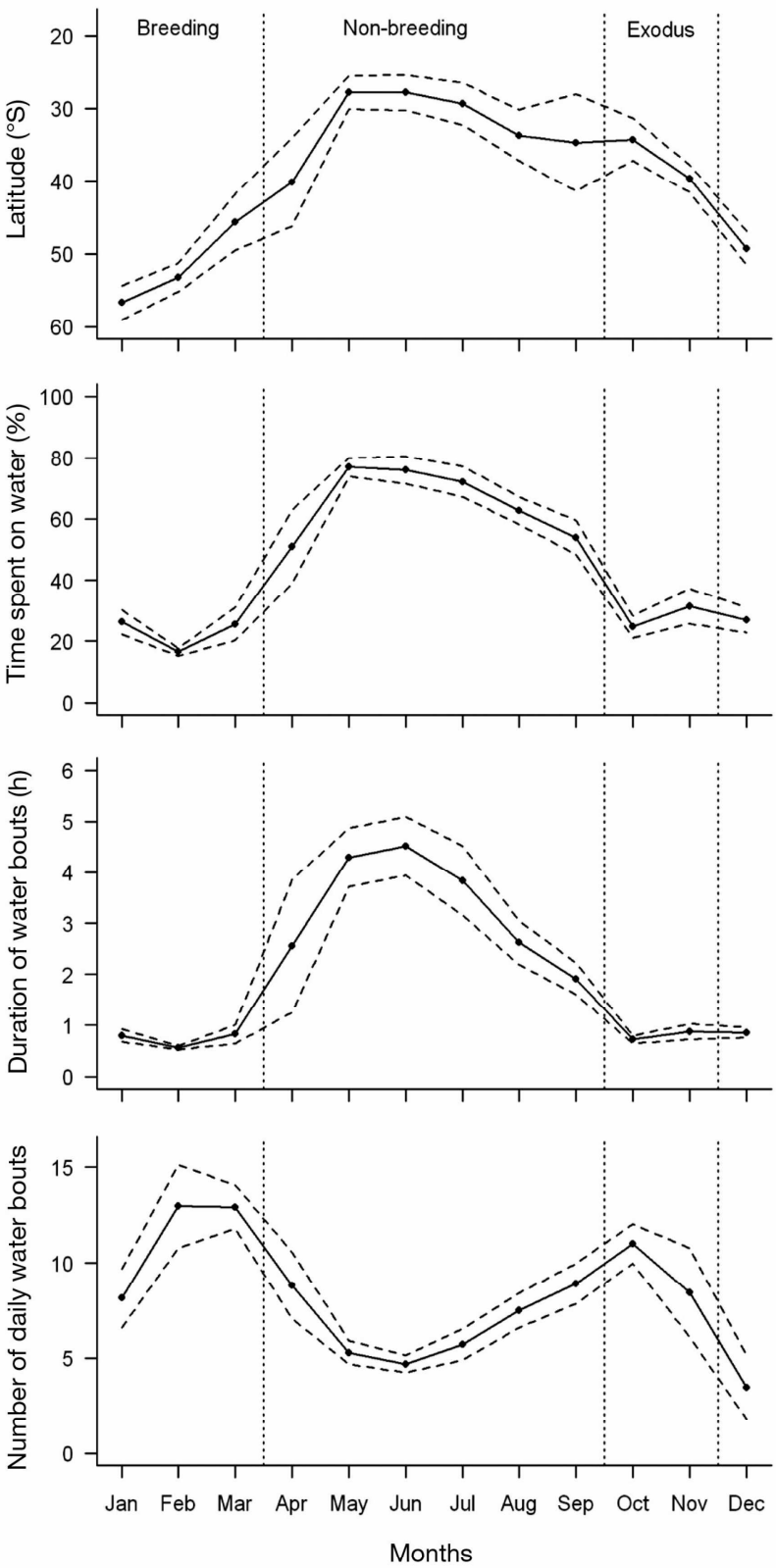


Fig. 4. *Procellaria aequinoctialis*. Mean annual variation in latitude and activity parameters calculated from 21 geolocator-immersion loggers (solid line) ±SD (dashed lines)

chicks allocated their time more homogeneously throughout the foraging trips and exploited waters ~300 km away from the January sea-ice edge (Fig. 6b), where SST was 1°C on average. This foraging zone overlies the SB-ACC (Fig. 6).

Modelling of foraging habitat during incubation and chick rearing

Cross-correlation analysis indicated that SST and DIST-ICE were highly correlated, as were CHLA and GCHLA (see Table S4 in the supplement at www.int-res.com/articles/suppl/m416p267_supp.pdf). Univariate ranking led to the removal of CHLA from both models, whereas SST was discarded from the incubation model and DIST-ICE from the chick-rearing model. The models with lowest AIC had relatively high support (Akaike weight, w_i ~90%) and the ΔAIC between these models and the second best models were greater than 5 (see Table S5 in the supplement; www.int-res.com/articles/suppl/m416p267_supp.pdf). Consequently, we did not apply an averaging procedure but retained the most parsimonious model (Table 3). The most important predictors explaining residence time of incubating birds were DIST-ICE and CHLAG (Table 3), indicating that birds foraged preferentially in areas close to the pack ice and characterized by high CHLA variability. During chick rearing, residence time was negatively related to SST and positively associated with CHLAG. SST appeared to be a better predictor of residence time than distance to pack ice later in the breeding season. SSTG was retained by the model selection procedure but its influence on residence time was minor during both stages (Table 3). Model ranking indicated that BAT and BATG had weak influences on spatial allocation of time spent at sea. The standard deviations of the random effects included in the 2 models were relatively small, which suggests low between and within individual variability in response to oceanographic variables (Table 3). Despite the high Akaike weights of the models with the lowest AIC, indicating low parameter uncertain-

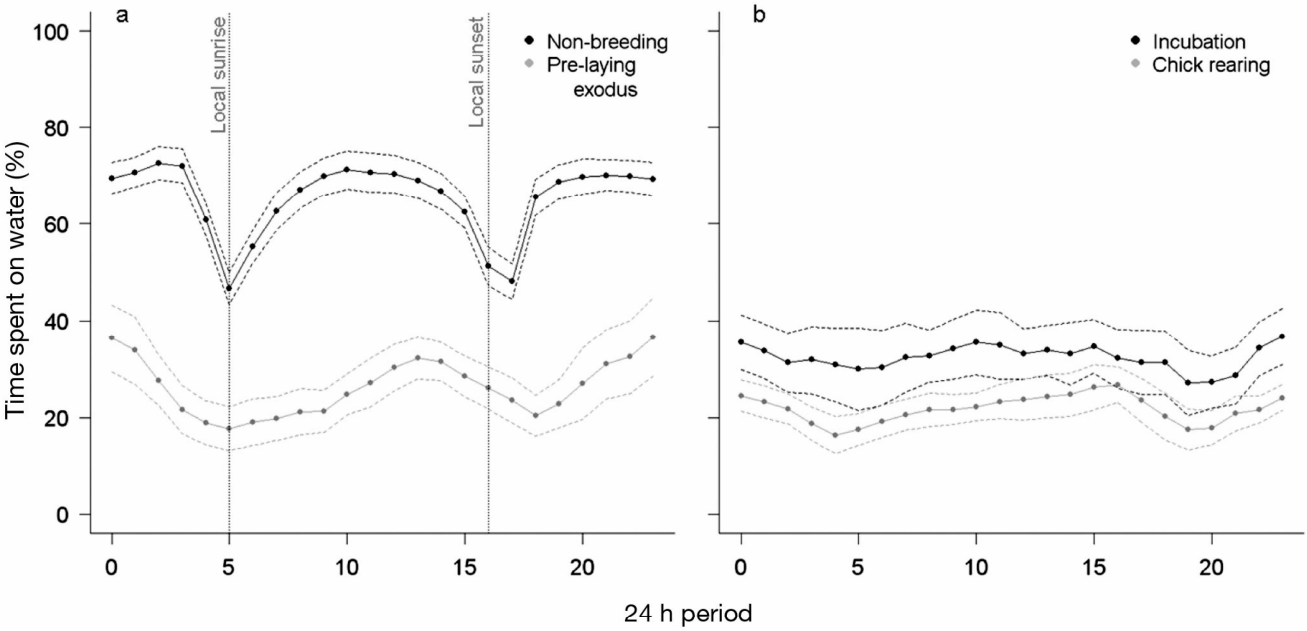


Fig. 5. *Procellaria aequinoctialis*. Diel variation in white-chinned petrel activity patterns during (a) the non-breeding period and pre-laying exodus, and (b) incubation and chick rearing. Values are means calculated from 21 geolocator-immersion loggers (solid lines) ±SD (dotted lines). Timing of sunset/sunrise in (a) refers to winter mean values calculated from light signals between April and October (when birds are in the Benguela region). We could not define these times for other periods given the variability in locations

Table 3. *Procellaria aequinoctialis*. Coefficient estimates and standard errors for environmental variables included in the best candidate models of white-chinned petrel habitat use during incubation and chick rearing. Coefficients are in log-scale because the dependent variable (% time spent) was log-transformed to meet the requirements of linear modelling. The most important oceanographic variables for each breeding stage are marked in **bold**, by comparing (absolute) normalized estimated coefficients. SST: sea surface temperature; SSTG: SST gradient; CHLAG: chlorophyll *a* gradient; DIST-ICE: distance to summer limit of pack ice; AIC: Akaike Information Criteria; w_i: Akaike weight

	Time spent (%)	
	Incubation	Chick rearing
Intercept	−2.297 ± 0.048	−1.652 ± 0.064
+ SST	–	**−0.085 ± 0.037**
+ SSTG	0.0005 ± 0.029	0.0008 ± 0.018
+ CHLAG	**0.101 ± 0.034**	**0.022 ± 0.026**
+ DIST-ICE	**−0.215 ± 0.041**	–
SD random intercept:		
Individuals	0.069	0.0004
Trips	–	0.1303
r^2	0.33	0.35
AIC	8048.46	12209.08
w_i (%)	89.68	90.88
Cross-validation (n = 1000) – (r^2, mean [$CI_{95\%}$])		
70% train dataset	0.29 [0.26–0.31]	0.32 [0.30–0.33]
30% test dataset	0.28 [0.23–0.33]	0.30 [0.26–0.34]

ties, the cross-validation procedure revealed poor predictive performance (r^2 test = 0.28 and 0.30 for incubation and chick rearing, respectively, Table 3). However, the averaged spatial predictions of the percentage of time spent matched well with the observed patterns (Fig. 7). During incubation, white-chinned petrel foraging zones were restricted to a narrow latitudinal strip along the pack ice, and zones of maximal CHLAG (Fig. 7a), whereas during chick rearing, sea ice retreated and SST was the most important predictor leading to much larger potential habitat (Fig. 7b). The habitat model for chick-rearing birds identified a key foraging area — the Kerguelen plateau — which was visited during short trips but not included in the modelling process.

DISCUSSION

Our study demonstrates that Kerguelen white-chinned petrels forage within highly productive zones throughout the year and suggests that they adapt their foraging strategy and behaviour to seasonal variation in prey availability and energetic demand. Their habitats at-sea ranged from subtropical waters of the Benguela Current system during winter, to the Antarctic seasonal ice zone during breeding. In these regions, prey concentrations are relatively high and predictable

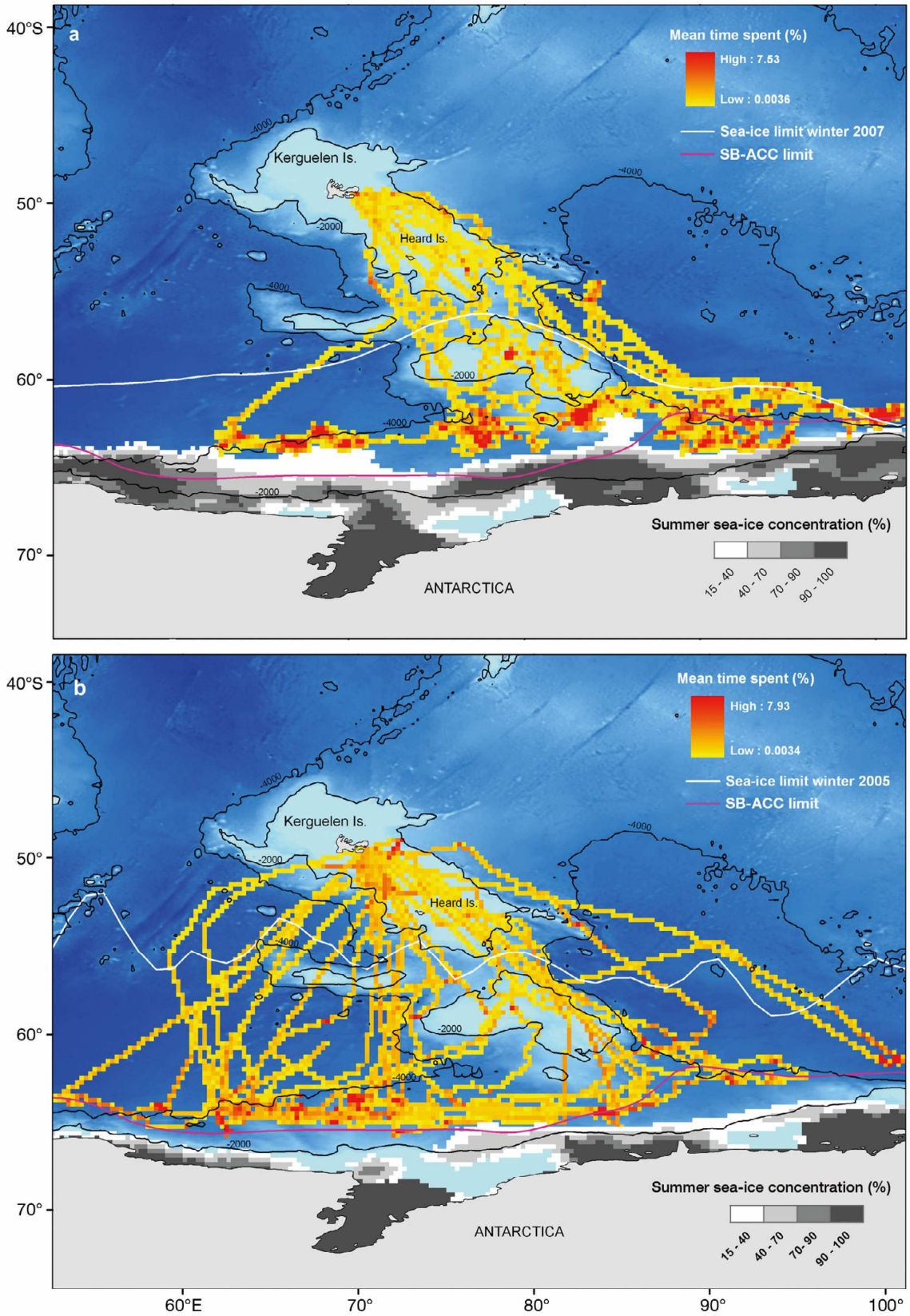


Fig. 6. *Procellaria aequinoctialis*. Observed habitat use (mean percentage of time spent in each 0.25° cell) of white-chinned petrels during (a) incubation and (b) chick-rearing periods, and the associated sea-ice concentrations (in December 2007 and January 2006, respectively). The winter sea-ice limit corresponds to the maximum extent of sea ice in September. SB-ACC: Southern Boundary of the Antarctic Circumpolar Current

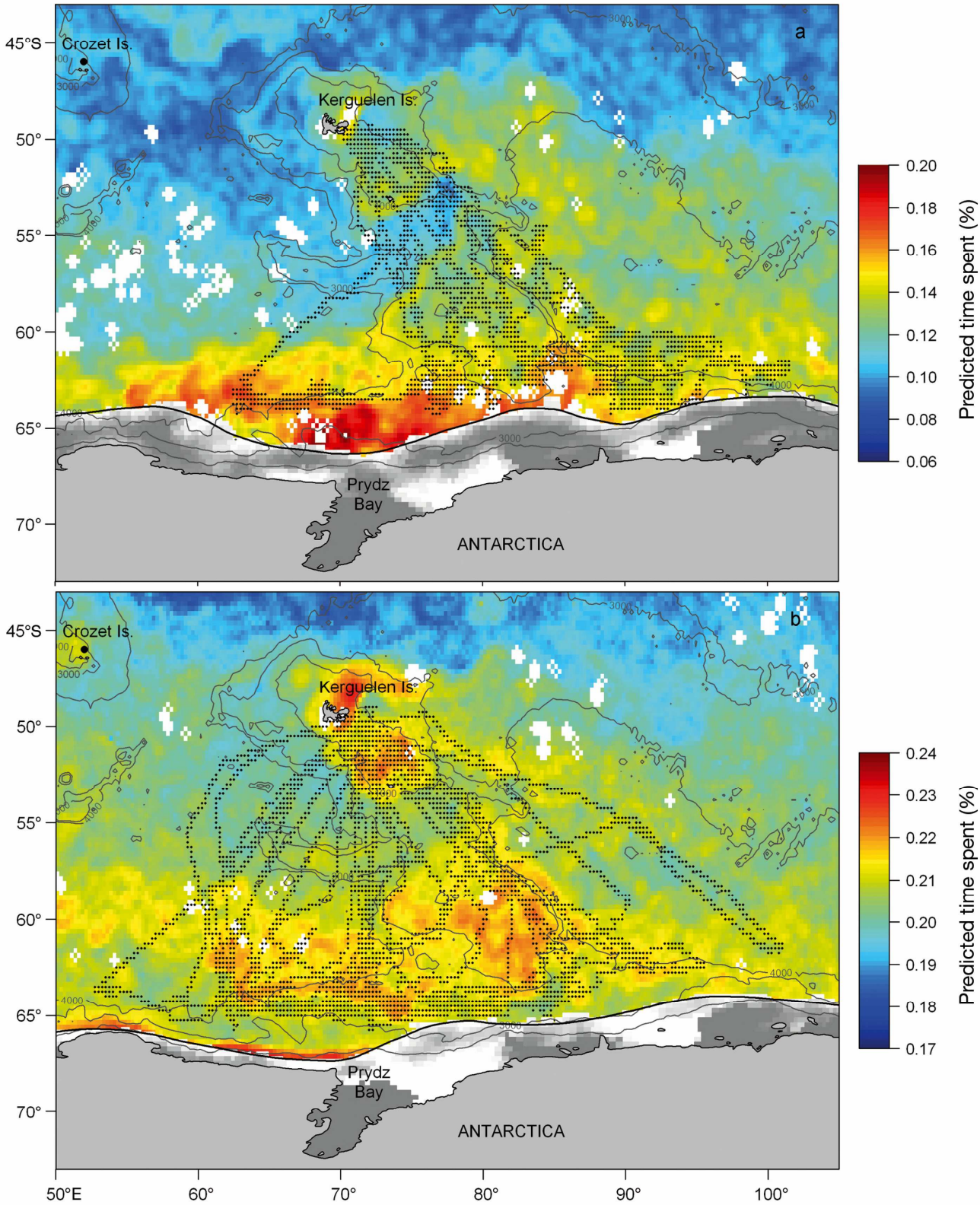


Fig. 7. *Procellaria aequinoctialis*. Mean spatial predictions of percentage of time spent within each spatial unit obtained by habitat modelling during (a) incubation (December 2007) and (b) chick rearing (January 2006). Dots correspond to locations where proportions of time spent were estimated and used to fit the models

in time, because they are tied to seasonally forced cold, upwelling waters (Benguela Current) or the sea-ice edge, respectively; both conditions are responsible for elevated levels of primary and secondary production (Longhurst 2007). The seasonal increase in krill abundance associated with the spring/summer retreat of sea ice appears to drive the southerly shift in distribution of white-chinned petrels after egg laying in the southern Indian Ocean.

Foraging in the Benguela Current

In common with many other albatrosses and petrels, white-chinned petrels migrate from their breeding grounds to exploit rich, productive waters in winter (Phillips et al. 2005, 2006, Shaffer et al. 2006, González-Solís et al. 2007a). Our study revealed that the typical winter migration of white-chinned petrels breeding at Kerguelen Island is to the Benguela Current system, one of the 4 major eastern boundary upwelling systems of the world (Hutchings et al. 2009). Indeed, white-chinned petrel has been reported as one of the most abundant pelagic seabirds over the continental shelf in that region between May and September (Summerhayes et al. 1974), but information on their colony of origin was limited to a few band recoveries (Weimerskirch et al. 1985, Barbraud et al. 2008). Only one individual (3.7% of birds tracked) wintered in the Agulhas Current. The relatively narrow shelf zone surrounding Namibia and South Africa is characterised by intense upwelling of nutrient-rich deep waters, associated with strong southerly winds and complex current systems (Shannon 1985). This upwelling enhances primary and secondary production, and supports high abundances of epipelagic fishes, notably anchovies *Engraulis encrasicolus* and sardines *Sardinops sagax*. At the top of the trophic web, a vast community of predatory fish, seabirds, and marine mammals feed upon these pelagic species, which are also targeted by intensive commercial fisheries throughout the year (Shannon 1985, Grémillet et al. 2008). Several migrant seabirds visit this region in winter, including non-breeding black-browed albatrosses *Thalassarche melanophrys* from South Georgia (Phillips et al. 2005), and Cory's shearwaters *Calonectris diomedea* from the Atlantic and Mediterranean Islands (González-Solís et al. 2007a).

Despite the relatively low accuracy of geolocators, which inevitably results in some range inflation (Phillips et al. 2004), and the high proportion of fixes that had to be discarded in our study because of light level interference, the large number of birds tracked nevertheless provided sufficient locations to describe oceanographic habitats reliably. The core area of white-chinned petrel distribution corresponds to the northern region of the Benguela Current off Namibia and encompasses the perennial Lüderitz upwelling cell situated between 26 and 27° S. This cell is characterized by maximum wind stress from the south and the coldest nutrient-enriched waters along the southwest African coast (Lett et al. 2007). The range of SST in the core white-chinned petrel wintering area (12 to 17°C) corresponds to the zone of maximum productivity between freshly upwelled water (9 to 11°C) and the offshore divergence (>19°C) (Lett et al. 2007). Hence, we also found that white-chinned petrels were associated with high CHLA concentrations and bathymetric gradients. The kernel density distribution indicated that petrels exploit neritic waters over the narrow continental shelf (<500 m), in agreement with conclusions reached in a recent stable isotope study (Jaeger et al. 2010). Moreover, a previous study conducted by Jackson (1988) reported higher white-chinned petrel densities close to the shelf break (500 m), a bathymetric feature also targeted by longliners and trawlers operating in the region throughout the year (Grémillet et al. 2008). White-chinned petrels are known to attend fishing vessels during both night and day (Ryan & Moloney 1988) and the peaks of light observed during the night when processing our logger light records indicated night interactions with fishing vessels. Although white-chinned petrels experience high rates of bycatch, particularly in August and September in the southern Benguela (Grantham et al. 2008, Watkins et al. 2008), fishing vessels provide food to seabirds in the form of bait or continuous flow of offal during fish processing (Barnes et al. 1997). Indeed, discards (Cape hake *Merluccius capensis* and rat-tail *Coelorhynchus fasciatus*) comprise a high proportion of the diet of white-chinned petrels in the region (Jackson 1988). Local depletion of food resources (anchovies and sardines) by fisheries has had dramatic effects on populations of Cape gannets *Morus capensis* breeding on the coast of Namibia and Southern Africa (Okes et al. 2009). However, this effect may be less severe for birds that overwinter in the area because they are not central place foragers at that time and, with no spatio-temporal constraints, can move freely to find profitable prey patches. Hence, both local availability of natural food resources and locations of fishing vessels will influence white-chinned petrel distribution (Ryan & Moloney 1988). Similarly, white-chinned petrels breeding at South Georgia winter in highly productive subtropical waters on the Patagonian Shelf and Humboldt upwelling system off Chile, where they are known to interact a great deal with fisheries (Phillips et al. 2006).

Our study revealed that white-chinned petrels spent a greater proportion of time sitting on the water during the non-breeding period than during the breeding

period, a behaviour shared with others procellariiforms (Mackley et al. 2010). Interestingly, they sat on the water for longer periods and reduced their number of landings/take-offs during the non-breeding period. We suggest several, non-exclusive hypotheses to explain reduced flight activity during the non-breeding period: (1) lower energy requirement compared to the breeding season, (2) an opportunistic sit-and-wait foraging strategy in highly productive waters, (3) interaction with other marine top predators or fisheries that facilitate foraging (Au & Pitman 1986, Bartumeus et al. 2010) or (4) a reduced flight ability due to moult. The diel activity pattern of wintering birds revealed a peak in flight activity at dawn and dusk. This accords with observations by Barnes et al. (1997) of an increase in white-chinned petrel foraging activity (flying, diving or competing for food) ca. 2.5 h prior to sunrise, independent of fishing operations. This observation led to a recommendation that line shooting be completed before this period to reduce bycatch. The diel winter activity pattern was surprisingly consistent among individuals. This synchronization may be enforced by changes in prey availability linked to diel vertical migration of small pelagic schooling fish (Beckley & van der Lingen 1999), which often move towards the surface during the night in response to similar movement of their prey. This might allow an optimal foraging window for petrels when prey are still accessible and light intensity is great enough to allow visual predation.

Foraging in Antarctic waters

The breeding period coincides with increased energetic demands when birds need to benefit from predictable resources to maintain their own condition while also provisioning the chick (Weimerskirch 2007). Kernel density distributions and habitat use models highlighted 2 areas of increased utilisation during the breeding season; one corresponding to the continental shelf around Kerguelen Island and the other to Antarctic waters. White-chinned petrels from Kerguelen foraged in subtropical/subantarctic waters during the pre-laying exodus and made long trips to Antarctic waters during both incubation and chick rearing.

This contrasts with white-chinned petrels from Crozet and South Georgia, which exploit mainly subtropical and subantarctic waters during the early breeding season (Benguela Current and Patagonian Shelf, respectively) and shift to Antarctic waters only after chicks hatch (Weimerskirch et al. 1999, Catard et al. 2000, Phillips et al. 2006). Satellite transmitters revealed that adults rearing young performed shorter long trips, but were able to commute rapidly and directly to areas at similar distances to those used during incubation. However, our results suggested that they forage more continuously along the outward portion of the journey than incubating birds, which concentrated their foraging effort at the southernmost latitudes. They targeted the SIZ, where melting sea ice is gradually broken into floes, and foraged almost exclusively in open water (<1% of total locations were in pack ice), consistent with at-sea observations in this region (Woehler et al. 2003, 2010). All long trips were performed clockwise, a direction favoured by the eastward winds prevailing south of 60° S, close to Antarctica (Weimerskirch et al. 2000b).

Habitat models indicated that the distance to the pack ice was an important determinant of white-chinned petrel foraging zones during incubation, whereas SST was the most important factor during chick rearing. The change in the main predictors between the 2 breeding stages resulted in a less extensive foraging zone during incubation than during chick rearing, as highlighted by predictive maps. It may be driven by changes in oceanographic conditions as summer progresses and/or changes in energetic constrains. As summer progresses, sea-ice cover decreases, the SIZ becomes larger, important resources become increasingly available at large spatial scales and birds are forced to increase foraging efficiency to fulfil their breeding obligations. Predictions of spatial usage made during incubation and chick-rearing periods in the same breeding seasons (2005/06 and 2007/08) confirmed that this spatial pattern was consistent and did not result from inter-annual variability in oceanographic parameters. In contrast to winter distribution, petrels did not occur in areas of steep bathymetric gradients, but instead exploited deep, oceanic waters. The linear interpolation of the tracks during the OFF-period of the solar PTTs may have introduced some noise in the chick-rearing model, because we assumed that birds flew in a straight line at a constant speed between 2 locations separated by several hours. However, model selection performed on a dataset excluding the OFF-period retained the same explanatory variables; the directions of the relationships were similar, and coefficients differed only slightly.

During both stages, birds were associated with the main frontal features of Antarctic waters (i.e. high CHLA and SST variability) characterized by local convergence and prey aggregation (Hunt et al. 1981). The predicted foraging areas matched well with the distribution of Antarctic krill *Euphausia superba*, a key food resource in the Southern Ocean ecosystem, found south of 59° S in our study area (Miquel 1991, Nicol et al. 2000, Jarvis et al. 2010). The analysis of chick diet samples collected during the same period at the same colony confirms the importance of Antarctic krill as

food resource during long trips towards Antarctica (Delord et al. in press). Indeed, the SIZ supports large concentrations of Antarctic krill that depend on the extent and duration of sea-ice cover, summer phytoplankton blooms, and sea-ice-affiliated algae that promote early adult spawning in spring, and survival of the larvae the following winter (Atkinson et al. 2004). The predictability of krill for foraging petrels may be favoured by its concentration in a few high-density swarms, at scales of tens of metres and larger aggregation within patches at a scale of km (Atkinson et al. 2008). Moreover, this foraging area overlaps with the SB-ACC, which corresponds to the poleward extent of the Antarctic circumpolar current, considered to be a seasonally predictable and productive foraging location for many marine top predators feeding on krill during the austral summer (Tynan 1998, Nicol et al. 2000). Information on large-scale distribution and abundance of Antarctic krill on a monthly basis would therefore be a useful addition to our models, but unfortunately, such data are currently unavailable. Nevertheless, concurrent diet analyses have indicated that white-chinned petrels also feed on fish, squid and others crustaceans while rearing chicks (Delord et al. in press).

In contrast with behaviour during the non-breeding period, breeding white-chinned petrels spent less time sitting on the water and did not exhibit a distinct diel activity pattern. The absence of a typical diel activity pattern during the pre-laying exodus and breeding stages may be due to the high variation in daylight length depending on the latitude of the foraging grounds (e.g. >23 h daylight near Antarctica in January). The high proportion of time in flight is likely to reflect increased energetic demand and higher foraging effort in summer compared to winter (i.e. active search versus sit and wait strategies, respectively). Prolonged summer daylight in Antarctic waters may also explain part of the differences in foraging strategies, potentially making prey available all day long (Phalan et al. 2007). The high frequency of short water bouts indicated that white-chinned petrels were more active during summer and alternated between short periods on water (probably feeding) and longer periods in flight (searching).

Future climate and conservation implications

White-chinned petrels from Kerguelen Island face different threats depending on the stage of their annual cycle, as they target distinct foraging grounds that are subject to varying anthropogenic pressures. Seabird bycatch by longline fishing vessels and trawlers off South Africa has historically been extremely high, with annual estimates of 33 850 birds killed in longline fisheries (Petersen et al. 2007) and 18 000 birds killed in interactions with trawlers (Watkins et al. 2008). A considerable proportion of this bycatch consists of white-chinned petrels with an estimated 8000 birds per year in the hake longline fishery in the 1990s (Barnes et al. 1997), and 1500 birds per year in the recent study of trawl mortality (Watkins et al. 2008). Although improved mitigation measures are now in place in South African fisheries (Anonymous 2008), the bycatch threat remains critical for white-chinned petrels. Although bycatch mortality is possibly lower in summer, longline fisheries targeting Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* over the Kerguelen Shelf, and more recently Antarctic toothfish *D. mawsoni* in Antarctic waters, could contribute to additional mortality especially near breeding colonies (Weimerskirch et al. 2000a, Tuck et al. 2003, Delord et al. 2005). Since there is no demographic monitoring for white-chinned petrels breeding at Kerguelen Island, it is impossible to quantify the effect of bycatch on their population dynamics. Nevertheless, given that both bycatch and large-scale climatic phenomena (e.g. El Niño Southern Oscillation, ENSO) contributed to population decline of white-chinned petrels breeding at Crozet (Barbraud et al. 2008), it is possible that birds from Kerguelen Island are similarly affected.

The foraging areas highlighted herein are highly productive and characterized by complex oceanographic processes. The effects of climate change on the Benguela Current system are poorly known, but declines and eastward shifts in pelagic resources observed during the past decades indicate the direction of ongoing changes (Hutchings et al. 2009). The prevailing climate change models predict continued ocean warming, earlier break-up of annual sea ice, and large-scale reduction in overall Antarctic sea-ice cover (Gross 2005). The recent loss of sea ice in the Antarctic Peninsula coincided with a decline in abundance of Antarctic krill (Loeb et al. 1997, Atkinson et al. 2004) — a clear signal of major environmental changes that could occur throughout the Southern Ocean and within our study sector. If krill becomes increasingly scarce, competition will intensify. Moreover, fisheries operating in these highly productive zones negatively affect seabirds by reducing abundance of marine resources and/or causing additional mortality by direct interactions. Although the white-chinned petrel may be less susceptible than other species given its versatility in foraging methods (greater diving ability, capacity to feed during both day and night, and extensive foraging range), they remain one of the most common casualties of fisheries. Habitat modelling provides new insights on the spatial distribution of potential threats and key foraging areas that

could be incorporated into demographic models to assess their relative influence on population dynamics and to predict future population trends. Given the increasing anthropogenic pressures in this region and evidence of wide-scale population declines of white-chinned petrels, there is little room for complacency.

Acknowledgements. This study was carried out at Kerguelen Island with the logistical and financial support of IPEV (French Polar Institute, Program No. 109 to H.W.). It was also supported by the Syndicat des Armements Réunionnais de Palangriers Congélateurs (SARPC), the Prince Albert II de Monaco Foundation and the French Southern Territories (TAAF). We thank all the fieldworkers involved in logger deployment or recovery: M. Nevoux, A. Jacquet, R. Perdriat, Q. Delorme, A. Knochel, J.-B. Thiebot, J. Nezan, J.-B. Pons. We also thank D. Pinaud for his help and advice on spatial analysis, and V. Lecomte and P. Pinet for their advice on activity data. Some of the data used in this paper were obtained from the Australian Antarctic Data Centre (IDN Node AMD/AU), a part of the Australian Antarctic Division (Commonwealth of Australia). These data are described in the metadata record 'Locations of the various fronts in the Southern Ocean' (Harris & Orsi 2001, updated 2006). This study is a part of programs REMIGE and GLIDES funded by ANR-Biodiversity (France) and represents a contribution to the British Antarctic Survey Ecosystems Programme.

LITERATURE CITED

Afanasyev V (2004) A miniature daylight level and activity data recorder for tracking animals over long periods. Mem Natl Inst Polar Res 58:227–233

Anonymous (2008). National plan of action for reducing the incidental catch of seabirds in longline fisheries. Department of Environmental Affairs and Tourism, Republic of South Africa, Pretoria

Atkinson A, Siegel V, Pakhomov E, Rothery P (2004) Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. Nature 432:100–103

Atkinson A, Siegel V, Pakhomov EA, Rothery P and others (2008) Oceanic circumpolar habitats of Antarctic krill. Mar Ecol Prog Ser 362:1–23

Au DWK, Pitman RL (1986) Seabird interactions with dolphins and tuna in the eastern tropical Pacific. Condor 88: 304–317

Barbraud C, Marteau C, Ridoux V, Delord K, Weimerskirch H (2008) Demographic response of a population of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* to climate and longline fishery bycatch. J Appl Ecol 45:1460–1467

Barbraud C, Delord K, Marteau C, Weimerskirch H (2009) Estimates of population size of white-chinned petrels and grey petrels at Kerguelen Islands and sensitivity to fisheries. Anim Conserv 12:258–265

Barnes KN, Ryan PG, Boix-Hinzen C (1997) The impact of the hake *Merluccius* spp. longline fishery off South Africa on procellariiform seabirds. Biol Conserv 82:227–234

Bartumeus F, Giuggioli L, Louzao M, Bretagnolle V, Oro D, Levin S (2010) Fishery discards distort seabird search patterns. Curr Biol 20:215–222

Beckley L, van der Lingen C (1999) Biology, fishery and management of sardines (*Sardinops sagax*) in southern African waters. Mar Freshw Res 50:955–978

Berrow SD, Croxall JP, Grant SD (2000) Status of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* Linnaeus 1758, at Bird Island, South Georgia. Antarct Sci 12:399–405

BirdLife International (2010) Species factsheet: *Procellaria aequinoctialis*. http://www.birdlife.org

Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MH, White JS (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. Trends Ecol Evol 24:127–135

Bost CA, Thiebot JB, Pinaud D, Cherel Y, Trathan PN (2009) Where do penguins go during the inter-breeding period? Using geolocation to track the winter dispersion of the macaroni penguin. Biol Lett 5:473–476

Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer Verlag, New York, NY

Cañadas A, Sagarminaga R, De Stephanis R, Urquiola E, Hammond PS (2005) Habitat preference modelling as a conservation tool: proposals for marine protected areas for cetaceans in southern Spanish waters. Aquat Conserv: Mar Freshw Ecosyst 15:495–521

Catard A, Weimerskirch H, Cherel Y (2000) Exploitation of distant Antarctic waters and close shelf-break waters by white-chinned petrels rearing chicks. Mar Ecol Prog Ser 194:249–261

Cavalieri D, Parkinson C, Gloersen P, Zwally HJ (1996, updated 2008) Sea ice concentrations from Nimbus-7 SMMR and DMSP SSM/I passive microwave data (list dates of temporal coverage used). Digital media. National Snow and Ice Data Center, Boulder, CO. http://nsidc.org/data/docs/daac/nsidc0051_gsfc_seaice.gd.html

Delord K, Gasco N, Weimerskirch H, Barbraud C, Micol T (2005) Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islands, 2001–2003. CCAMLR Sci 12:53–80

Delord K, Cotté C, Péron C, Marteau C and others (in press) At-sea distribution and diet of an endangered top predator: links of white-chinned petrels with commercial longline fisheries. Endang Species Res doi:10.3354/esr00309

Dormann CF, McPherson JM, Araujo MB, Bivand R and others (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. Ecography 30:609–628

Egevang C, Stenhouse IJ, Phillips RA, Petersen A, Fox JW, Silk JRD (2010) Tracking of Arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration. Proc Natl Acad Sci USA 107:2078–2081

Freitas C, Lydersen C, Fedak MA, Kovacs KM (2008) A simple new algorithm to filter marine mammal Argos locations. Mar Mamm Sci 24:315–325

González-Solís J, Croxall JP, Oro D, Ruiz X (2007a) Transequatorial migration and mixing in the wintering areas of a pelagic seabird. Front Ecol Environ 5:297–301

González-Solís J, Croxall JP, Afanasyev V (2007b) Offshore spatial segregation in giant petrels *Macronectes* spp.: differences between species, sexes and seasons. Aquat Conserv: Mar Freshw Ecosyst 17:S22–S36

Grantham HS, Petersen SL, Possingham H (2008) Reducing bycatch in the South African pelagic longline fishery: the utility of different approaches to fisheries closures. Endang Species Res 5:291–299

Green JA, Boyd IL, Woakes AJ, Warren NL, Butler PJ (2009) Evaluating the prudence of parents: daily energy expenditure throughout the annual cycle of a free-ranging bird, the macaroni penguin *Eudyptes chrysolophus*. J Avian Biol 40:529–538

Grémillet D, Pichegru L, Kuntz G, Woakes AG, Wilkinson S, Crawford RJM, Ryan PG (2008) A junk-food hypothesis for

gannets feeding on fishery waste. Proc Biol Sci 275: 1149–1156
Gross L (2005) As the Antarctic ice pack recedes, a fragile ecosystem hangs in the balance. PLoS Biol 3:e224
Harris U, Orsi A (2001, updated 2006) Locations of the various fronts in the Southern Ocean. Australian Antarctic Data Centre — CAASM Metadata. http://data.aad.gov.au/aadc/metadata/metadata_redirect.cfm?md=AMD/AU/southern_ocean_fronts
Hunt GLJ, Gould PJ, Forsell DJ, Peterson HJ (1981) Pelagic distribution of marine birds in the eastern Bering Sea. In: Hood DW, Caulder JA (eds) The eastern Bering Sea shelf: oceanography and resources. National Oceanic & Atmospheric Administration, Washington, DC, p 689–717
Hutchings L, van der Lingen CD, Shannon LJ, Crawford RJM and others (2009) The Benguela Current: an ecosystem of four components. Prog Oceanogr 83:15–32
Hyrenbach KD, Fernandez P, Anderson DJ (2002) Oceanographic habitats of two sympatric North Pacific albatrosses during the breeding season. Mar Ecol Prog Ser 233: 283–301
Jackson S (1988) Diets of the white-chinned petrel and sooty shearwater in the southern Benguela region, South Africa. Condor 90:20–28
Jaeger A, Connan M, Richard P, Cherel Y (2010) Use of stable isotopes to quantify seasonal changes of trophic niche and levels of population and individual specialisation in seabirds. Mar Ecol Prog Ser 401:269–277
Jarvis T, Kelly N, Kawaguchi S, van Wijk E, Nicol S (2010) Acoustic characterisation of the broad-scale distribution and abundance of Antarctic krill (*Euphausia superba*) off East Antarctica (30–80°E) in January–March 2006. Deep-Sea Res II 57:916–933
Jouventin P, Mougin JL, Stahl JC, Weimerskirch H (1985) Comparative biology of the burrowing petrels of the Crozet Islands. Notornis 32:157–220
Kareiva P, Odell G (1987) Swarms of predators exhibit 'prey-taxis' if individual predators use area-restricted search. Am Nat 130:233–270
Lett C, Veitch J, van der Lingen CD, Hutchings L (2007) Assessment of an environmental barrier to transport of ichthyoplankton from the southern to the northern Benguela ecosystems. Mar Ecol Prog Ser 347:247–259
Loeb V, Siegel V, Holm-Hansen O, Hewitt R, Fraser W, Trivelpiece W, Trivelpiece S (1997) Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. Nature 387:897–900
Longhurst A (2007) Ecological geography of the sea. Elsevier Academic Press, Oxford
Louzao M, Hyrenbach KD, Arcos JM, Abello P, De Sola LG, Oro D (2006) Oceanographic habitat of an endangered Mediterranean procellariiform: implications for marine protected areas. Ecol Appl 16:1683–1695
Louzao M, Bécares J, Rodríguez B, Hyrenbach KD, Ruiz A, Arcos JM (2009) Combining vessel-based surveys and tracking data to identify key marine areas for seabirds. Mar Ecol Prog Ser 391:183–197
Mackley EK, Phillips RA, Silk JRD, Wakefield ED, Afanasyev V, Fox JW, Furness RW (2010) Free as a bird? activity patterns of albatrosses during the nonbreeding period. Mar Ecol Prog Ser 406:291–303
Martin AR, Poncet S, Barbraud C, Foster E, Fretwell P, Rothery P (2009) The white-chinned petrel (*Procellaria aequinoctialis*) on South Georgia: population size, distribution and global significance. Polar Biol 32:655–661
McConnell BJ, Chambers C, Fedak MA (1992) Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. Antarct Sci 4: 393–398
Miquel JC (1991) Distribution and abundance of post-larval krill (*Euphausia superba* Dana) near Prydz Bay in summer with reference to environmental conditions. Antarct Sci 3:279–292
Moore JK, Abbott MR, Richman JG (1999) Location and dynamics of the Antarctic Polar Front from satellite sea surface temperature data. J Geophys Res 104:3059–3073
Mougin JL (1968) Etude écologique de quatre espèces de pétrels Antarctiques. Oiseau 38:1–52
Nel DC, Lutjeharms JRE, Pakhomov EA, Ansorge IJ, Ryan PG, Klages NTW (2001) Exploitation of mesoscale oceanographic features by grey-headed albatross *Thalassarche chrysostoma* in the southern Indian Ocean. Mar Ecol Prog Ser 217:15–26
Nel DC, Ryan PG, Crawford RJM, Cooper J, Huyser OAW (2002) Population trends of albatrosses and petrels at sub-Antarctic Marion Island. Polar Biol 25:81–89
Nicol S, Pauly T, Bindoff NL, Wright SW and others (2000) Ocean circulation off east Antarctica affects ecosystem structure and sea-ice extent. Nature 406:504–507
Okes NC, Hockey PAR, Pichegru L, van der Lingen CD, Crawford RJM, Grémillet D (2009) Competition for shifting resources in the southern Benguela upwelling: Seabirds versus purse-seine fisheries. Biol Conserv 142: 2361–2368
Orsi AH, Whitworth T III, Nowlin WD Jr (1995) On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. Deep-Sea Res 42:641–673
Péron C, Authier M, Barbraud C, Delord K, Besson D, Weimerskirch H (2010) Inter-decadal changes in at-sea distribution and abundance of subantarctic seabirds along a latitudinal gradient in the Southern Indian Ocean. Glob Change Biol 16:1895–1909
Petersen SL, Honig MB, Nel DC (2007) The impact of longline fisheries on seabirds in the Benguela Current large marine ecosystem. In: Petersen S, Nel D, Omardien A (eds) Towards an ecosystem approach to longline fisheries in the Benguela: an assessement of impacts on seabirds, sea turtles and sharks. WWF South Africa Report Series — 2007/Marine/001. WWF South Africa, Cape Town, p 9–31
Phalan B, Phillips RA, Silk JRD, Afanasyev V and others (2007) Foraging behaviour of four albatross species by night and day. Mar Ecol Prog Ser 340:271–286
Phillips RA, Xavier JC, Croxall JP (2003) Effects of satellite transmitters on albatrosses and petrels. Auk 120: 1082–1090
Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V, Briggs DR (2004) Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. Mar Ecol Prog Ser 266:265–272
Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V, Bennett VJ (2005) Summer distribution and migration of nonbreeding albatrosses: individual consistencies and implications for conservation. Ecology 86:2386–2396
Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V (2006) Year-round distribution of white-chinned petrels from South Georgia: relationships with oceanography and fisheries. Biol Conserv 129:336–347
Phillips RA, Catry P, Silk JRD, Bearhop S, McGill R, Afanasyev V, Strange IJ (2007) Movements, winter distribution and activity patterns of Falkland and brown skuas: insights from loggers and isotopes. Mar Ecol Prog Ser 345:281–291
Pinaud D, Weimerskirch H (2007) At-sea distribution and scale-dependent foraging behaviour of petrels and albatrosses: a comparative study. J Anim Ecol 76:9–19

Polovina JJ, Howell E, Kobayashi DR, Seki MP (2001) The transition zone chlorophyll front, a dynamic global feature defining migration and forage habitat for marine resources. Prog Oceanogr 49:469–483

R Development Core Team (2009) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna

Rolland V, Barbraud C, Weimerskirch H (2008) Combined effects of fisheries and climate on a migratory long-lived marine predator. J Appl Ecol 45:4–13

Ryan PG, Moloney CL (1988) Effect of trawling on bird and seal distributions in the southern Benguela region. Mar Ecol Prog Ser 45:1–11

Shaffer SA, Tremblay Y, Weimerskirch H, Scott D and others (2006) Migratory shearwaters integrate oceanic resources across the Pacific Ocean in an endless summer. Proc Natl Acad Sci USA 103:12799–12802

Shannon LV (1985) The Benguela ecosystem I: evolution of the Benguela physical features and processes. Oceanogr Mar Biol Annu Rev 23:105–183

Shannon LV, O'Toole MJ (2003) Sustainability of the Benguela: ex Africa semper aliquid novi. In: Sherman K, Hempel G (eds) Large marine ecosystems of the world: trends in exploitation, protection and research. Elsevier, Amsterdam, p 227–253

Spear LB, Ainley DG (1997) Flight speed of seabirds in relation to wind speed and direction. Ibis 139:234–251

Summerhayes CP, Hofmeyr PK, Rioux H (1974) Seabirds off the southwestern coast of South Africa. Ostrich 45:88–109

Tremblay Y, Bertrand S, Henry RW, Kappes MA, Costa DP, Shaffer SA (2009) Analytical approaches to investigating seabird–environment interactions: a review. Mar Ecol Prog Ser 391:153–163

Tuck GN, Polacheck T, Croxall JP, Weimerskirch H, Prince PA, Wotherspoon S (1999) The potential of archival tags to provide long-term movement and behaviour data for seabirds: first results from wandering albatross *Diomedea exulans* of South Georgia and the Crozet Islands. Emu 99:60–68

Tuck GN, Polacheck T, Bulman CM (2003) Spatio-temporal trends of longline fishing effort in the Southern Ocean and implications for seabird bycatch. Biol Conserv 114: 1–27

Tynan CT (1998) Ecological importance of the Southern Boundary of the Antarctic Circumpolar Current. Nature 392:708–710

Watkins BP, Petersen SL, Ryan PG (2008) Interactions between seabirds and deep-water hake trawl gear: an assessment of impacts in South African waters. Anim Conserv 11:247–254

Weimerskirch H (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources? Deep-Sea Res II 54:211–223

Weimerskirch H, Jouventin P, Mougin JL, Stahl JC, Van Beveren M (1985) Banding recoveries and the dispersion of seabirds breeding in French austral and Antarctic territories. Emu 85:22–23

Weimerskirch H, Doncaster CP, Cuenot-Chaillet F (1994) Pelagic seabirds and the marine environment: foraging patterns of wandering albatrosses in relation to prey availability and distribution. Proc Biol Sci 255:91–97

Weimerskirch H, Catard A, Prince PA, Cherel Y, Croxall JP (1999) Foraging white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* at risk: from the tropics to Antarctica. Biol Conserv 87:273–275

Weimerskirch H, Capdeville D, Duhamel G (2000a) Factors affecting the number and mortality of seabirds attending trawlers and long-liners in the Kerguelen area. Polar Biol 23:236–249

Weimerskirch H, Guionnet T, Martin JSSA, Costa DP (2000b) Fast and fuel efficient? Optimal use of wind by flying albatrosses. Proc Biol Sci 267:1869–1874

Wilson RP, Ducamp JJ, Rees G, Culik BM, Niekamp K (1992) Estimation of location: global coverage using light intensity. In: Priede IMSS (ed) Wildlife telemetry: remote monitoring and tracking of animals. Ellis Horward, Chichester, p 131–134

Woehler EJ (1996) Concurrent decreases in five species of Southern Ocean seabirds in Prydz Bay. Polar Biol 16: 379–382

Woehler EJ, Raymond B, Watts DJ (2003) Decadal-scale seabird assemblages in Prydz Bay, East Antarctica. Mar Ecol Prog Ser 251:299–310

Woehler EJ, Raymond B, Boyle A, Stafford A (2010) Seabird assemblages observed during the BROKE-West survey of the Antarctic coastline (30°E–80°E), January–March 2006. Deep-Sea Res II 57:982–991

Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009) Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York, NY

Zwally HJ, Comiso JC, Parkinson CL, Cavalieri DJ, Gloersen P (2002) Variability of Antarctic sea ice 1979–1998. J Geophys Res 107:3041 doi:10.1029/2000JC000733

Editorial responsibility: Rory Wilson, Swansea, UK

Submitted: May 28, 2010; Accepted: August 23, 2010
Proofs received from author(s): October 4, 2010

Chapitre 5 : Prédictions futures de la distribution des zones d'alimentation du manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) de Crozet

Photo prise à Ratmanoff (Kerguelen) le 11 décembre 2007

I. Problématique et objectifs

Le troisième volet de cette thèse s'intérèsse à la partie prédictive des modèles d'habitat. L'objectif de cette étude était d'utiliser des modèles d'habitat pour prédire la distribution future des zones d'alimentation d'une espèce d'oiseau marin à partir des scénarios climatiques futurs fournit par le GIEC.

Nous avons choisi un modèle biologique qui contraste avec les deux études précédentes, puisqu'il s'agit d'une espèce plongeuse, le manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*).

Les manchots sont les oiseaux marins dominant des écosystèmes de l'océan Austral en terme de biomasse consommante (Woehler 1995). Ce sont des animaux longévifs ayant un temps de génération lent, qui peuvent accumuler rapidement des réserves de graisses importantes et jeûner pendant de longues périodes (Williams 1995). La forte spécialisation trophique et les traits d'histoire de vie des manchots royaux les rendent potentiellement plus sensibles aux changements climatiques (Davies *et al.* 2004). Par rapport au oiseaux volants, les manchots sont des oiseaux beaucoup plus contraints spatialement du fait de leur déplacements à la nage ou en plongée (Weimerskirch 2007). Leurs capacités de plongée sont uniques chez les oiseaux (jusqu'à 440 m) mais leur faible distance de prospection horizontale et leur forts besoins énergétiques les rendent particulièrement sensibles à des changements de disponibilité des ressources. C'est pourquoi, la plupart des espèces de manchots se nourrissent dans des zones où les proies sont abondantes et prédictibles dans le temps et dans l'espace (Wilson 1995 in Williams 1995).

Notre modèle d'étude, le manchot royal, présente un reproduction s'étendant sur plus d'une année. Contrairement aux espèces étudiées précédemment, les individus reproducteurs n'effectuent pas de réelles migrations hivernales car ils retournent nourrir leur poussin au cours de l'hiver (Bost *et al.* 2004). Ils restent donc dépendant des ressources de l'océan Austral pendant toute l'année (Charrassin & Bost 2001).

Le manchot royal présente un modèle biologique intéressant car son écologie alimentaire et ses tendances démographiques sont bien connues à Crozet ; il s'agit d'une espèce spécialiste qui se nourrit essentiellement pendant la journée, de myctophidés, poissons mésopélagiques présents en abondance au niveau du front polaire (Cherel & Ridoux 1992 ; Guinet *et al.* 1997; Bost *et al.* 1997). Les populations de Crozet sont stables ou en diminution depuis le milieu des années 1990 (Delord *et al.* 2008) et des suivis démographiques à long terme ont débuté en 1998 (Le Bohec *et al.* 2008). Enfin, il se prête bien au suivi par télémétrie du fait de sa taille (90 cm, >12 kg). Ainsi, de nombreux travaux ont permis d'étudier son comportement en mer et les liens étroits entre l'utilisation de l'habitat et les paramètres océanographiques à différentes échelles spatio-temporelles (Guinet *et al.* 1997 ; Bost *et al.* 1997 ; Bost *et al.* 2009b ; Charrassin & Bost 2001 ; Sokolov *et al.* 2006 ; Cotté *et al.* 2007 ; Scheffer *et al.* 2010).

Le suivi satellitaire des voyages en mer des manchots de Crozet a permis de mettre en évidence une stratégie de recherche alimentaire bien définie. Bien que quelques individus se dirigent vers le front subantarctique, la très large majorité des manchots nagent en direction

de la limite sud de la zone polaire frontale où ils concentrent leurs efforts de pêche en intensifiant leur activité de plongée (Bost *et al.* 1997 ; Guinet *et al.* 1997 ; Charrassin & Bost 2001).

L'archipel de Crozet, situé dans le sud de l'océan Indien, entre le front subantarctique et le front polaire (zone polaire frontale), abrite environ 2/3 de la population mondiale de manchot royaux (Guinet *et al.* 1995) et les modèles climatiques (GCM) prédisent une augmentation de la SST de 1 à 3°C d'ici 2100 dans l'aire de distribution estivale des manchots royaux de la colonie d'étude (Fig V.1). Cette gamme de réchauffement varie en fonction des scénarios d'émissions de gaz à effet de serre envisagés (Fig V.1).

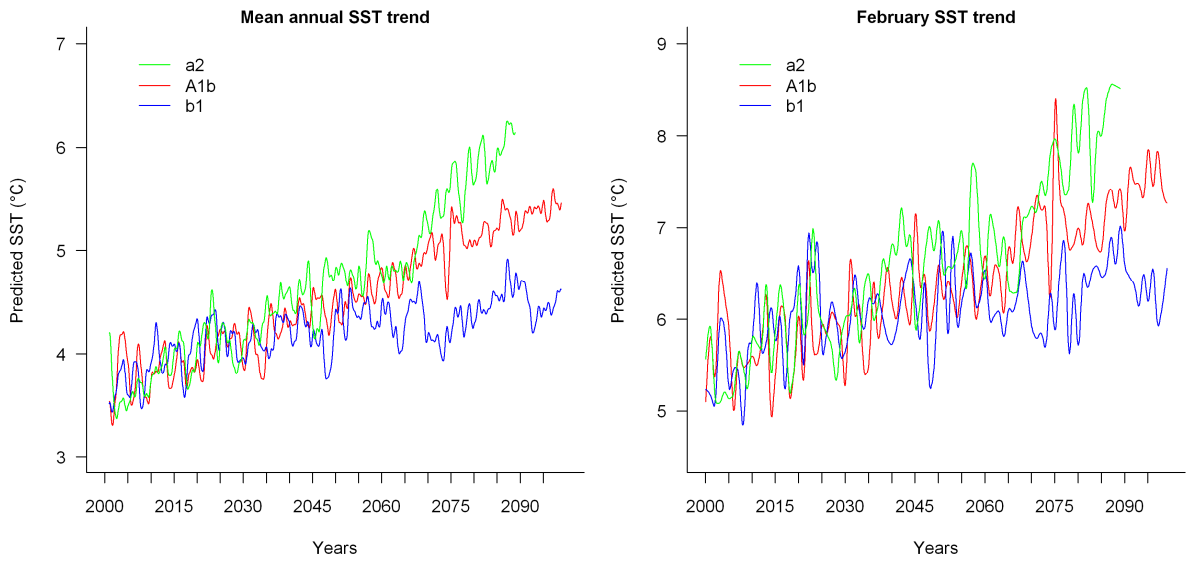


Figure V.1: Projections futures des SST moyennées dans la zone prospectée par les manchots de Crozet (46°E -60°E et 44°S-54°S); Les projections sont issues du modèle NCAR (US) forcé par 3 scénarios d'émissions de gaz à effet de serre différents (a2, A1b, b1). (a) tendances annuelles, (b) tendances associées au mois de février, pendant la période d'élevage du poussin.

Une telle augmentation de température des eaux de surface devrait avoir des répercussions importantes sur la dynamique des masses d'eaux et notamment la position des fronts. En conséquence, nous avons cherché à déterminer dans quelle mesure ces changements allaient affecter la distribution des manchots royaux de Crozet.

Notre étude s'appuie sur un jeu de données à long terme (1992-2008) de suivi télémétrique des déplacements en mer des manchots royaux de Crozet pendant la période d'incubation (Fig V.2) et d'élevage du poussin (Fig V.3). Les manchots ont été équipés sur l'île de la Possession (51°45' E, 46°25'S) dans l'archipel de Crozet.

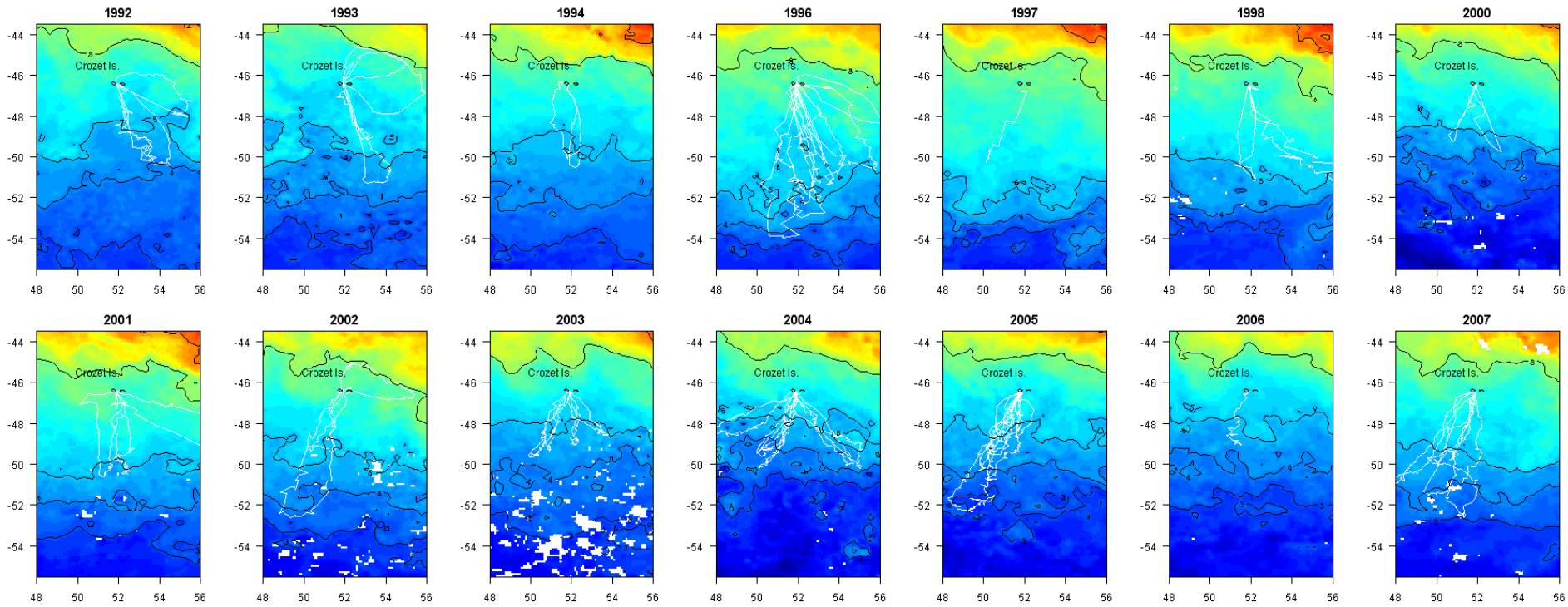
Dans un premier temps, nous avons cherché à quantifier les relations fonctionnelles entre un indice d'utilisation de l'habitat (temps passé par secteur) et des variables océanographiques pertinentes (cf § article 3). Cette étape de modélisation s'est basée sur les trajets observés (1998-2008) et a permis de décrire les variations inter-annuelles des zones d'alimentation à chacun des stades du cycle de reproduction. Dans un second temps, nous avons utilisé les données de SST futures prédites par les GCM pour projeter la position du front polaire, et prédire la distribution de l'habitat préférentiel du manchot royal d'ici la fin du 21ème siècle.

II. Résultats principaux

- Nous avons pu confirmer que l'effort de prospection alimentaire des manchots royaux de Crozet se concentre principalement au sud de la zone polaire frontale, délimitée par le front subtropical et le front polaire, pendant l'incubation et l'élevage des poussins. Les manchots sont davantage contraints au début de la période d'élevage que pendant l'incubation car la demande énergétique est plus forte mais leur rayon maximal de prospection reste important car le front polaire se déplace progressivement vers le sud au cours de l'été (Fig. 2, article 3).
- Les résultats des modèles d'habitat confirment l'importance de la SST comme facteur structurant de l'habitat prospecté et donc des zones d'alimentation des manchots (Table 1, article 3). Ce paramètre domine largement les autres variables océanographiques pendant les deux stades (incubation et élevage). Au cours de leurs trajets alimentaires, les manchots se nourrissent dans des eaux relativement froides (3-5°C) où les gradients de bathymetrie sont faibles, c'est-à-dire en milieu océanique. Les autres paramètres exerçant un rôle important sur la structuration spatiale des zones d'alimentation sont des paramètres biologiques liés à la production primaire (chlorophylle a et son gradient) et des indices d'activité méso-échelle (gradient de SST, anomalies de hauteur d'eau, d'énergie cinétique associée aux tourbillons). Les différences de coefficients estimés entre les 2 stades suggèrent que les manchots ajustent leurs réponses aux contraintes énergétiques associées à la reproduction et aux variations saisonnières de température et de productivité primaire.

- Les prédictions spatiales dans la zone accessible aux manchots révèlent de fortes variations inter-annuelles. Pendant les années plus chaudes, comme l'été 2007, les zones d'alimentation prédites par les modèles se distribuent environ 120 km plus au sud que lors d'une année de type « froide » comme 2004 (Fig. 3, article 3). Ainsi, une différence de SST de 1°C en moyenne entre ces 2 années a engendré des changements de distribution important. Les manchots doivent donc parcourir de plus grandes distances pour atteindre les zones favorables, alors qu'ils sont contraints de revenir fréquemment à la colonie relayer leur partenaire et/ou nourrir le poussin.

- Le modèle de circulation générale que nous avons retenu (NCAR) prédit une augmentation de SST d'environ 2°C sous les conditions d'émissions de gaz à effets de serre du scénario A1b. Cette augmentation de la température des masses d'eau engendrerait un déplacement du front polaire vers le sud d'environ 300 km d'ici 2099. (Fig. 4, article 3).



FigureV.2 : Série à long terme des voyages alimentaires des manchots roayux de Crozet, pendant la période d'incubation (janvier-février).

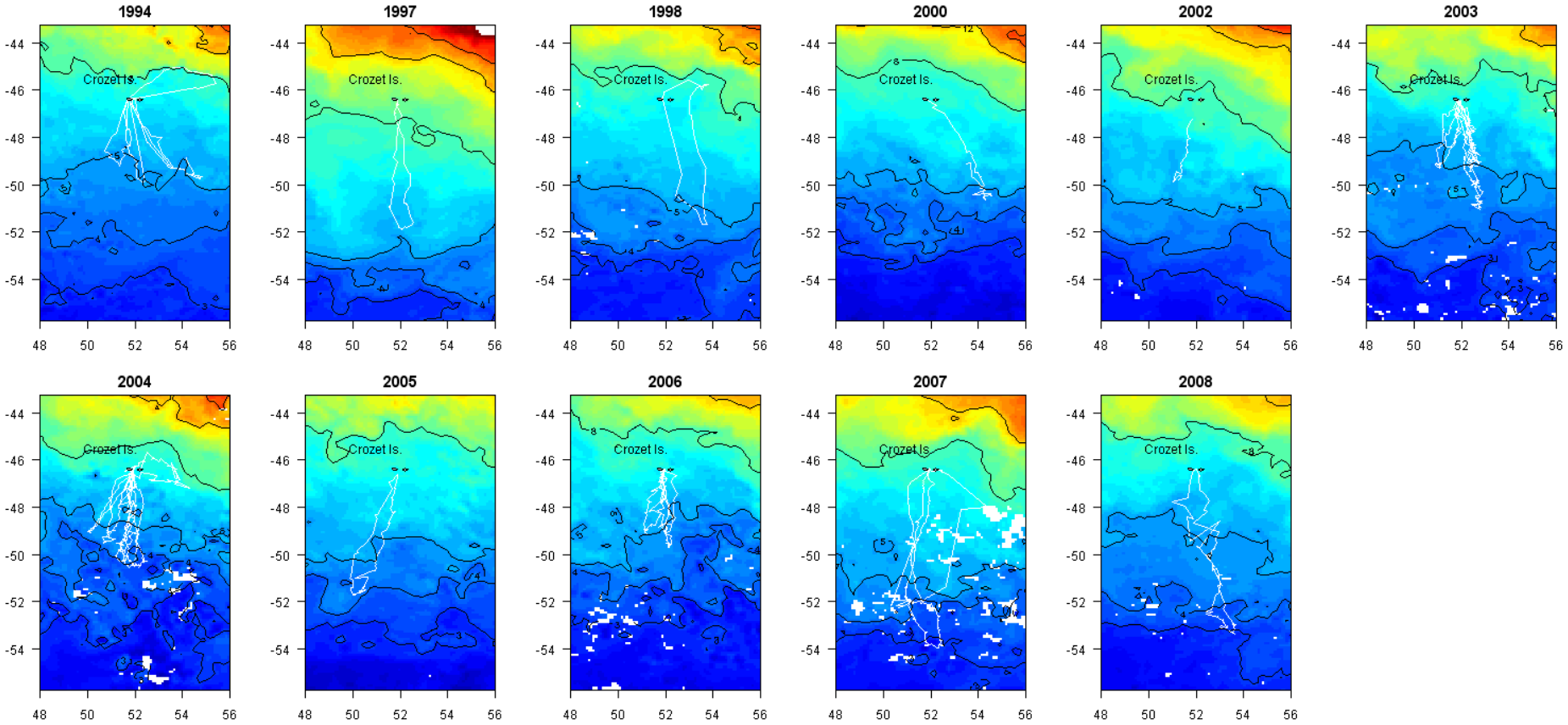


Figure V.3 : Série à long terme des voyages alimentaires des manchots royaux de Crozet, pendant la période d'élevage (février-début mars).

- Etant donné la forte corrélation entre la SST et les zones d'alimentation et l'absence de prédictions futures pour les autres paramètres du modèle, nous avons utilisé la SST prédite par le GCM comme unique prédicteur de la distribution des zones de pêche. D'après ce modèle, les zones les plus profitables se déplaceraient en moyenne d'environ 42 km par décennie, multipliant par un facteur 2 la distance à parcourir pour atteindre le front polaire à l'avenir 2099.

III. Discussion - conclusion

Les modèles d'habitat ont montré que la réponse des manchots aux variables océanographiques varie peu en fonction des années. La SST contrôle le distribution des zones d'alimentation les plus favorables pendant les deux stades du cycle reproducteur quelles que soient les années. Ce résultat n'est pas surprenant étant donné que, pendant l'été, les manchots royaux se nourrissent essentiellement de deux espèces de myctophidés (*Electrona carlsbergi* et *Krefftichthys anderssoni*) (Cherel & Ridoux 1992 ; Bost *et al.* 1997) dont la distribution est fortement contrainte par leur optimal thermique (2.6 to 5°C) et la position du front polaire (Hulley 1981). Les manchots utilisent préférentiellement les zones où ces espèces de poissons sont abondantes et prévisibles (Bost *et al.* 2009b) comme le front polaire (Pakhomov *et al.* 1996). La distance à cette structure océanographique a fortement varié au cours des 16 années de suivi en rapport avec la variabilité climatique dans l'océan Indien et Atlantique (Bost et al in prep). Les modèles d'habitat ont reconstitué ces fluctuations en prédisant un déplacement vers le sud des zones d'alimentation pendant les années les plus chaudes.

Les études portant sue les variations inter-annuelles de tailles de populations (Delord *et al.* 2004) et/ou de performances démographiques (Le Bohec *et al.* 2008) invoquent généralement un changement de disponibilité et/ou d'abondance des ressources alimentaires. L'étude de Le Bohec *et al*. (2008) annonce un déclin de 9% de la population des manchots royaux adultes pour chaque augmentation de 0.26°C de la température de surface de la mer. Les années « chaudes » semblent donc avoir un impact négatif sur les performances démographiques (Le Bohec *et al.* 2008) et l'évolution des tailles de populations (Bost et al in prep).
Les modèles d'habitat nous ont permis d'identifier un facteur proximal, la distance aux zones d'alimentation favorables, conditionnant le coût énergétique de la recherche alimentaire. En effet, les manchots sont contraints de rentrer à la colonie régulièrement pour relever leur partenaire et/ou nourrir leur poussin et leur capacité de jeûne n'excède pas 21-22 jours (Groscolas *et al.* 2000). De même, la capacité d'un jeune poussin à attendre le retour du parent resté en mer n'excède pas 22 jours (C.A. Bost com. Pers.). A partir des données océanographiques locales, les modèles d'habitat permettent de prédire la distribution des zones de pêche dans le temps et donc leur distance par rapport à Crozet. Les relations fonctionnelles reliant la qualité de l'habitat, les dépenses énergétiques et les performances démographiques n'ont pas pu être explorées dans cette étude car les données concernant les bilans énergétiques et les performances démographiques ne sont pas encore disponibles.

D'après les prédictions des modèles climatiques du GIEC, le réchauffement des masses d'eau entraienerait un déplacement progressif du front polaire et donc des zones d'alimentation du manchot royal d'environ 300 km d'ici la fin du 21ème siècle. Un tel changement serait bien au délà des capacités de recherche alimentaire actuelles des manchots royaux et donc au maintien de la population de Crozet, principale localité de reproduction pour l'espèce (Delord *et al.* 2004 ; Guinet *et al.* 1995) ; à moins que les manchots adoptent rapidement des stratégies alternatives. Deux types de réponses évolutives sont envisageables, la dispersion ou l'adaptation (Forcada & Trathan 2009). Au travers des millénaires, ils ont montré des adaptations qui leur ont permis de survivre à des changements climatiques de grande ampleur (Emslie & McDaniel 2002 ; Kooyman 2002). Ces hypothèses sont dévelopées dans la discussion de l'article 3. L'hypothèse de dispersion se traduirait par un déplacement progressif des individus par émigration vers des colonies situées plus au sud (Kerguelen, Heard), donc plus proches du front polaire. La colonisation de sites antarctiques semble très peu probable étant donné la durée du cycle de reproduction du manchot royal et la rigeur des conditions hivernales. D'autre part, l'hypothèse d'adaptation ferait entrer en jeu des phénomènes de micro-évolution ou, plus probablement de plasticité phénotypique. La forte pression de sélection engendrée par le réchauffement rapide des masses d'eau pourrait engendrer des changements de stratégie alimentaire (changement de zones de pêche, de régime alimentaire, plongées plus profondes) ou bien de phénologie (avancement de la date de reproduction) par plasticité phénotypique.

En hiver, par exemple, lorsque les proies sont rares, le manchot royal est capable d'étendre ses capacités de plongée et d'atteindre des profondeurs de -400 m en prolongeant son apnée (Charrassin *et al.* 2002).

Ainley *et al.* 2010) soulignent les capacités d'adaptation du manchot royal, qui selon ces auteurs pourrait suplanter dans l'avenir le manchot empereur en Antarctique, en cas de retrait massif de la banquise. Ils mettent en avant les longues périodes d'occupation des colonies (Williams 1995), ses capacités à étendre sa saison de reproduction (flexibilité) en fonction de la disponibilité des ressources et ses plus faibles besoins énergétiques. En comparaison, le manchot empereur dépend de ressources plus abondantes et plus riches et doit accomplir son cycle de reproduction sur une période plus courte. Le manchot royal aurait les capacités d'exploiter beaucoup plus d'habitats à terre pour la reproduction ou en mer pour la recherche alimentaire que le manchot empereur. Cependant, ces « adaptations » semblent compromises par la rapidité des changements climatiques comparé au temps de génération de cette espèce (~17 ans) et la rareté des sites de reproduction au sud de Crozet. De plus, cette pression de séléction s'excerce de façon non-stationnaire car le réchauffement n'est pas linéaire mais s'exprime au travers d'une variabilité inter-annuelle/inter-décennale importante. Les manchots royaux ont colonisé 8 sites de reproduction dans l'océan Austral et exploitent pour la majorité la zone polaire frontale située : au nord de la Géorgie du sud (Trathan *et al.* 2008), au sud de l'île de Prince Edward et au sud-est de Macquarie (Wienecke & Robertson 2006). Dans toutes ces localités, le rayon de prospection maximal autour de la colonie ne dépasse pas 450 km (Bost *et al.* 2009b).

Le statut de conservation du manchot royal n'est pas préoccupant pour le moment (IUCN[12]) mais si l'intensité et/ou la vitesse du réchauffement futur des masses d'eau passent au delà de la gamme de réponses phénotypiques du manchot royal, la migration du front polaire pourrait avoir des conséquences dramatiques sur les populations situées les plus au nord comme celles de Crozet et Marion. La figure V.4 illustre la diminution des effectifs de manchots suite à l'évènement « chaud » de 1997.

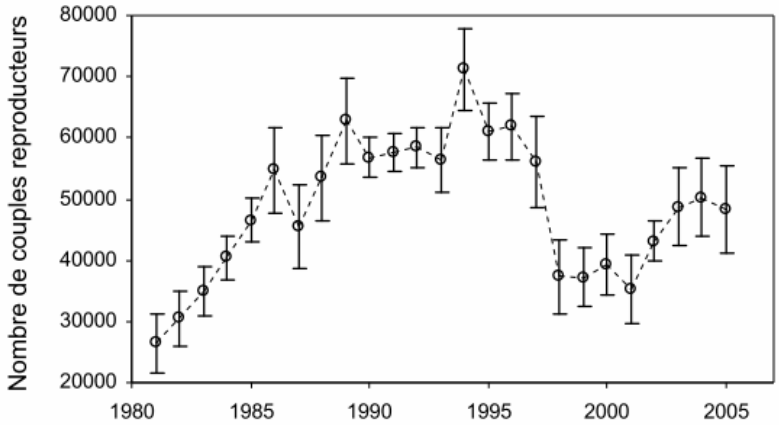


Figure V.4: Nombre de couples reproducteurs de la population de manchots royaux à Crozet (combinant les effectifs des 2 grandes colonies de l'île de la Possession). L'anomalie positive de SST de 1996-1997 a coïncidé avec une chute des effectifs de couples reproducteurs.

IV. Perspectives

Il reste beaucoup d'incertitudes concernant les effets des changements climatiques sur l'écosystème pélagique de l'océan Austral et les réponses des organismes des niveaux trophiques inférieurs sont largement méconnues. Nos modèles ont soulevé l'importance de la CHLA dans la structure spatiale des zones de recherche alimentaire ; or l'impact du réchauffement climatique sur la productivité primaire est complexe et relativement mal connu à l'échelle spatiale de notre étude (Mayewski *et al.* 2009). De même, on ne connait pas les réponses possibles des myctophidés. Ils pourraient suivre le déplacement du front polaire ou bien migrer dans la colonne d'eau pour conserver leur optimal thermique. Dans les deux cas, ces changements de distributions (horizontaux ou verticaux) les rendraient moins accessibles et entraineraient des coûts énergétiques supplémentaires pour les manchots. Cependant, ces réponses restent largement hypothétiques. Idéalement, des approches écosystémiques incluant les différents échelons du réseau trophique et leur dynamique spatio-temporelle offriraient de meilleures prédictions.

Nous n'avons pas pris en compte la dimension verticale dans nos modèles, or les manchots sont des oiseaux plongeurs et des études ont montré que leur profondeur de plongée était fortement dépendante de l'épaisseur de la couche de mélange (Charrassin & Bost 2001).

[12] http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/search

L'impact du réchauffement des masses d'eau sur la profondeur de la couche de mélange est encore peu connu (Sallée *et al.* 2010) mais un approfondissement de la thermocline pendant l'été pourrait avoir un effet négatif sur les manchots, en augmentant la dépense énergétique associée à la plongée.

En perspective, il serait égalament très intéressant d'étudier les caractéristiques océanographiques des zones où vont se nourrir les manchots royaux des colonies situées sur les autres îles de l'archipel, notamment sur l'île aux Cochons (située au nord ouest de l'Ile de la Possession) qui abrite la plus grande colonie au monde. A l'heure actuelle on ne connaît pas leurs aires d'alimentation et on peut se demander si ils exploitent aussi le sud de la zone polaire frontale. Comme les cartes de chlorophylle indiquent un panache de forte productivité primaire au nord-ouest de Crozet, on peut se demander si les manchots sont capables de se nourrir dans cette zone ou si la productivité primaire n'est pas un bon indice de la présence de proies des manchots royaux dans cette zone.

V. Article 3

Predicted poleward shift of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) foraging range in response to global warming over the next century

Péron C.[1], Weimerskirch H.[1], Bost C.A.[1]

[1]Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UPR 1934, 79369 Villiers en Bois, France

ABSTRACT

Seabird populations of the Southern Ocean are responding to climate change since the last decades and projected warming is expected to cause dramatic changes in marine top predator populations over the next century. Shift in species distribution is one of the possible adaptations to changes in environmental conditions. Using a unique long-term tracking dataset (1998-2008) of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) from Crozet Is. (Southern Indian Ocean), we modelled the relationships between oceanographic parameters and penguins summer foraging distribution over multiple years. Despite significant influences of primary productivity and some proxies of mesoscale activity, king penguins foraging distribution was mainly driven by SST during both incubation and brooding periods and this, consistently over years. King penguins spent a high proportion of their foraging time in cold waters typical of the Polar Frontal where they feed on temperature-dependent myctophids. The models moreover revealed contrasted spatial patterns of foraging effort between warm and cold years. We then projected king penguins responses to future sea surface temperature (SST) changes using a model based solely on SST projections from a General Circulation Model (GCM) of Earth's climate included in the most recent Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) assessment report. According to our models, the predicted 2°C warming of the water masses will lead to a gradual southward shift of the more profitable zones (~42.4 km further south per decade in average) by the end of the century for both breeding stages. Consequently, the travel distance to reach foraging zones associated to the Polar Front will double. Such shift is far beyond the usual foraging range of king penguins during the breeding season and will probably trigger adaptive responses such as shifts in foraging strategy or phenological adjustments.

Keywords: habitat model, Antarctic Polar Front, climate change, distribution shift, IPCC models

1. INTRODUCTION

Twentieth century climate change has already affected a wide range of organisms through advancement of species phenology, changes in physiology or shift in geographic ranges (Parmesan 2006). Predicting species responses to climate change has now become a major goal for ecologists. Based on current knowledge of species responses to environmental changes, increasing number of studies aim at predicting future population trends or distribution under different scenarios of Climate Change using either demographic (Jenouvrier et al. 2009) or habitat models (Thuiller 2003, Durner et al. 2009). Climate change has already affected extensively Arctic ecosystems (Greene et al. 2008) but also some regions of Antarctica and the surrounding Southern Ocean (Mayewski et al. 2009). Future climate simulations from coupled ocean–atmosphere general circulation models (GCMs) predict continued increase in Sea Surface Temperature throughout the 21st century (IPCC 2007). Seabird populations of the Southern Ocean are responding to climate change since the last decades (Croxall et al. 2002; Jenouvrier et al. 2005; Rolland et al. 2008) and projected warming is expected to cause dramatic changes in marine top predators populations over the next century (Jenouvrier et al. 2009; Ainley et al. 2010). Global warming is expected to force species distributions towards higher elevations (Li et al. 2009) and latitudes (Thomas & Lennon 1999), leading to extinctions of species whose future breeding or foraging habitats becomes too small or too isolated. At the population level, these changes are thought to be mediated by modification of local environmental conditions that drive changes in resources available to predators (Hunt et al. 1981). As seabird populations are closely linked to oceanographic features, it is crucial to understand how projected warming will affect species foraging distribution. For example, Quillfeldt et al. 2010) documented a poleward winter movements of non-breeding thin-billed prions (*Pachyptila belcheri*) in response to warming sea temperatures over the last century.

Among southern oceanic seabirds, king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) has been the focus of comprehensive foraging studies with respect to habitat relationship and diving behavior (Kooyman et al. 1992; Bost et al. 1997; Bost et al. 2002; Bost et al. 1997; Bost et al. 2004; Charrassin & Bost 2001; Trathan et al. 2008). Hence, we know that their foraging strategy is strongly influenced by oceanographic features (Sokolov et al. 2006; Bost et al. 2009). They rely essentially on myctophid fish (Cherel & Ridoux 1992) that are mostly available at the Antarctic Polar Front (Sabourenkov 1991; Pakhomov et al. 1994). These trophic and habitat specializations together with life-history traits such as long life expectancy, long generation time and low reproductive output (Weimerskirch et al. 1992;) make them potentially more vulnerable to climate change (Davies et al. 2004; Le Bohec et al. 2008). Crozet archipelago holds the world's largest population of king penguins, estimated at 890,000 pairs, and long term demographic monitoring indicated that the populations are stable or decreasing since the mid-1990s (Delord et al. 2004). Variations in breeding population sizes and demographic parameters have been related to density-dependence processes and/or environmental variability forced by El Niño Southern Oscillations (Delord et al. 2004; Le

Bohec et al. 2008; Barbaud et al 2008). These authors suspected changes in resources acquisition to be responsible for the decline in breeding success and survival during warm events.

We used a unique long term dataset of tracking data (16 years) to: (1) characterise the foraging habitat of king penguins year by year, and (2) predict how projected warming of the Antarctic and subantarctic waters will affect king penguins foraging range during the summer breeding period. We first identified the key oceanographic variables driving the foraging distribution of king penguins to investigate inter-annual variability in penguins accessibility to marine resources. Then, we used future Sea Surface Temperature projections provided by the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) Fourth Assessment Report (IPCC 2007) to derive future trends in the position of the polar front and predict the spatial patterns of habitat use and foraging range of king penguins.

2. MATERIAL AND METHODS

The study was carried out at Possession Island, Crozet Archipelago, in the southern Indian Ocean (Fig. 1). The breeding cycle of the king penguin takes over one year, laying a single egg between November and February and fledging chicks in November-December of the next year (Stonehouse 1960; Weimerskirch et al. 1992). The constraints of breeding and moult require an alternation of foraging trips at sea with periods of fasting on shore. During the incubation period, each parent alternately incubates and restores its body reserves in two to three weeks foraging trips. After hatching, the parental energy demand increases greatly since the chick must be provisioned regularly, thus resulting in shorter foraging trip (Cherel et al. 1994; Descamps et al. 2002).

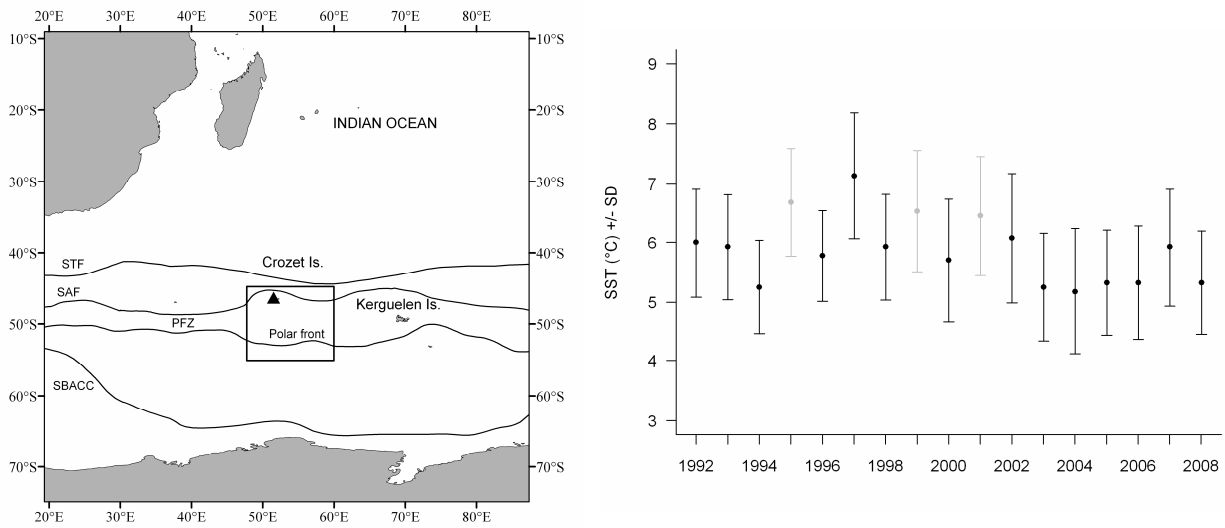


Figure 1: (a) Map of the study area with the bounding box corresponding to king penguins foraging range during breeding in summer. The mean annual position of the fronts (STF: subtropical front, SAF: subantarctic front and SBACC: southern boundary of the Antarctic circumpolar current) are illustrated (Orsi et al. 1995, Moore et al 1999). (b) Variations in mean February Sea-surface temperature (°C +/- SD) within the bounding box during the study period (black: tracking data available, grey: no tracking data available or breeding failures).

(a) Tracking data.

Breeding adults were fitted with Argos Platform Transmitter Terminals (PTTs, models Toyocom and Sirtrack Kiwisats) during each austral summer (December to March) from 1992 to 2008. Loggers were fitted to the lower back feathers with cyanoacrylate glue and secured with cable ties. They weighed 208g, i.e. approximately 1.8% of body weight, and were hydrodynamically streamlined. Birds were equipped before departure to sea just after they had been relieved by their partner at the nest. Previous study showed that PTT equipment is likely to alter trip duration and diving abilities of penguins (Wilson et al. 2004). However, no significant differences in breeding failure were reported among control and instrumented birds and we hypothesize this bias to be constant over years (Bost et al. 1997; Cotté et al. 2007). We selected trips performed in January-February for the incubation and February-March for

the brooding period and locations data were filtered following Cotté et al. (2007). The reproductive status of the birds was confirmed at the end of the foraging trip and individuals in breeding failure were not included in the analysis because they were no longer central place foragers constrained to return at their colony for breeding duties.

(b) Habitat modelling.

Habitat models were used to explain and predict spatial distribution of foraging effort within the geographic range accessible to penguins (e.g. within their maximal summer range). We used the proportion of time spent in each pixel of a grid as a proxy of foraging areas because it is a good indicator of foraging success (e.g. mass of food ingested) (Bost et al. 1997). High time spent is associated to slowing down periods when penguins dive repeatedly and increase their food intake by exploiting prey patches (Bost et al. 1997).

This residence time was calculated by re-sampling each individual track at a higher temporal resolution by linear interpolation (every 60 sec) and calculating the time spent in each spatial unit of a 0.1°×0.1° grid. Then, we assigned the corresponding percentage of time spent in relation to the total trip duration. We matched temporally and spatially this proxy of foraging habitat to 8 environmental variables that were likely to influence penguins foraging behaviour. Since some oceanographic variables were not available prior to 1998, we limited the tracking dataset to the period 1998-2008. Bathymetry (BAT) was retrieved from the ETOPO2v2 database at a spatial resolution of 0.033°. Sea Surface Temperatures (SST, Pathfinder, 4.4 km, day and night), Chlorophyll a concentrations (CHLA, Seawifs, 0.1°), Sea Surface Height deviation (SSHd, AVISO, 0.25°) and zonal/meridional geostrophic currents (AVISO, 0.25°) were extracted monthly from the BloomWatch website housed by NOAA's Environmental Research Division (http://coastwatch.pfel.noaa.gov/coastwatch/CWBrowserWW180.jsp).

Additionally, we calculated spatial gradients of BAT, SST and CHLA (BATG, SSTG, and CHLAG, respectively). Finally, we used zonal (u) and meridional (v) geostrophic currents to calculate Eddy-Kinetic Energy as: $EKE = \frac{1}{2}\left(u^2 + v^2\right)$. EKE was used to quantify mesoscale variability in terms of regions where eddies and meanders are particularly energetic and can be used by king penguins (Cotté et al. 2007). These environmental variables were interpolated to match a standard grid of 0.1° cell size. A total of 42 and 21 king penguins were tracked during incubation and brooding respectively during the period 1998-2008, which enables to model the two breeding periods separately.

We modelled present foraging habitat (the proportion of time spent in each spatial unit) using linear mixed models to account for the hierarchical structure (Bolker et al. 2009) of the data and non independence of the error due to spatial autocorrelation (Dormann et al. 2007). We included 'Year' as a random intercept term and the 'Individual' identity nested within 'Year'. Models were fitted with a Gaussian error distribution and an identity link function and we added an autoregressive term selected using the Akaike Information Criterion (AIC) ranking (exponential correlation with nugget effect). We applied a model averaging procedure to take into account uncertainties of model selection (Burnham & Anderson 2002). Models validation

was performed by checking models residuals and calculating models goodness-of-fit by cross-validation (n=100). Models were calibrated using 70% random subset of the data and then evaluated with the remaining 30% using spearman rank correlation coefficients. The models were generalized at the population level to predict habitat use within the spatial extend accessible to king penguins year by year in January and February for incubation and brooding respectively.

(c) Future trends in water masses.

Predictions of future SST were obtained from climate models participating in the IPCC Fourth Assessment Report (Solomon S et al. 2007). We used climate models forced with the ‘‘business as usual’’ scenario (A1b) because it provide an intermediate warming trend compared to the b1 and a2 scenarios. This scenario describes a future world of very rapid economic growth that depends on fossil and nonfossil energy sources in balanced proportions. Under this scenario, CO_2 levels double from the preindustrial level of 360 parts per million (ppm) to 720 ppm by 2100. The data are part of the World Climate Research Program’s (WCRP’s) Coupled Model Intercomparison Project phase 3 (CMIP3) multimodel dataset, which is available at www.pcmdi.llnl.gov/ipcc/about_ipcc.php. We used climate model SST forecasts provided by the US National Center for Atmospheric Research (NCAR) because it matches best with the satellite observations of the 2000-2010 period within our study area (Annexe 2). We interpolated the 1.41°×1.39° grid of the NCAR climate models onto a 1°×1° grid using inverse weighting distance method and extracted the mean latitudinal positions of the 4°C isotherm monthly from 2000 to 2099 to detect potential shift in the Antarctic Polar Front, the favourite foraging habitat of king penguins (Bost et al. 2009). The Polar Front separates the Antarctic Zone and is defined as the northernmost extent of the subsurface 2°C temperature minimum, which is strongly correlated to the 4°C-5°C surface isotherms during the summer season (Park et al. 1993).

(d) Future predictions of king penguins foraging range.

Since SST was the most important variable to predict king penguins foraging areas and the only one available through IPCC models, we ran a univariate model with SST being the only explanatory variable. SST was available prior to 1998, so we used the entire time series of tracking data (starting in 1992) to fit this model and then predict future habitat use from January and February 2000 to 2099 using SST predictions of the NCAR model. Finally, we selected a threshold of optimal foraging zones (0.70) and extracted the latitudinal positions of this contour over the next century to calculate a minimal travelled distance to profitable areas.

3. RESULTS

(a) Spatial distribution of foraging effort

There was strong inter-annual variability in SST within the current geographic range of king penguins tracked at Crozet Is. since 1992 (Fig. 1b). King penguins tracked from 1998 to 2008 performed longer trips in distance and duration during the incubation period and their maximal longitudinal range was more extended during incubation (48°E-60°E) than brooding (50°E-55°E) (Fig. 2, Annexe 1). In contrast, their maximal latitudinal range was similar during the two breeding stages (Fig. 2). Spatial distribution of observed foraging effort (% time spent) revealed that king penguins exploit mainly southern pelagic waters ~400 km distant from the colony (Fig. 2), an area corresponding to the southern part of the Polar Frontal Zone.

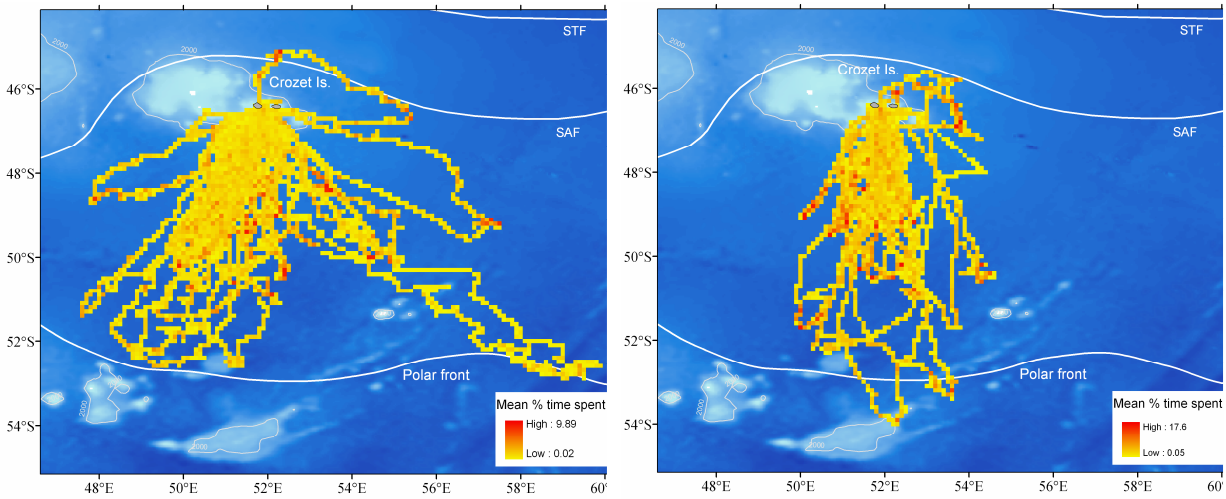


Figure 2: Observed habitat use (mean percentage of time spent in each 0.1°cell) of king penguins tracked from 1998 to 2008 during the (a) incubation and (b) brooding periods. Bathymetry and mean annual position of the fronts (Orsi et al. 1995, Moore et al 1999) are displayed background.

(b) Habitat modelling

Among the 8 potential predictors of penguins foraging distribution, 7 non-correlated oceanographic variables were retained in the models (BATG, SST, SSTG, CHLA, CHLAG, SSHd and EKE). Modelling procedure resulted in the selection of 7 and 10 models with different combination of these variables within the 95% confidence set for the incubation and brooding period, respectively (Table 1). Models residuals were normally distributed and the cross-validation procedure attests that the averaged models provided good fit to the observed data (r^2_{test}=0.44 and 0.40, for incubation and brooding, respectively). Inter-annual variability was higher (SD_{inc}=0.17, SD_{brood}=0.39) than inter-individual variability at a given year. By comparing absolute normalized estimated coefficients of the averaged models, we found that SST was the most important variable predicting king penguins foraging zones during both breeding stages (Table 1). The negative coefficients of SST and BATG indicated that king penguins spent more time in oceanic waters where SST is relatively colder. SST estimate was

lowest for the incubation period revealing that incubating birds concentrated more their foraging effort in colder waters distant from the colony.

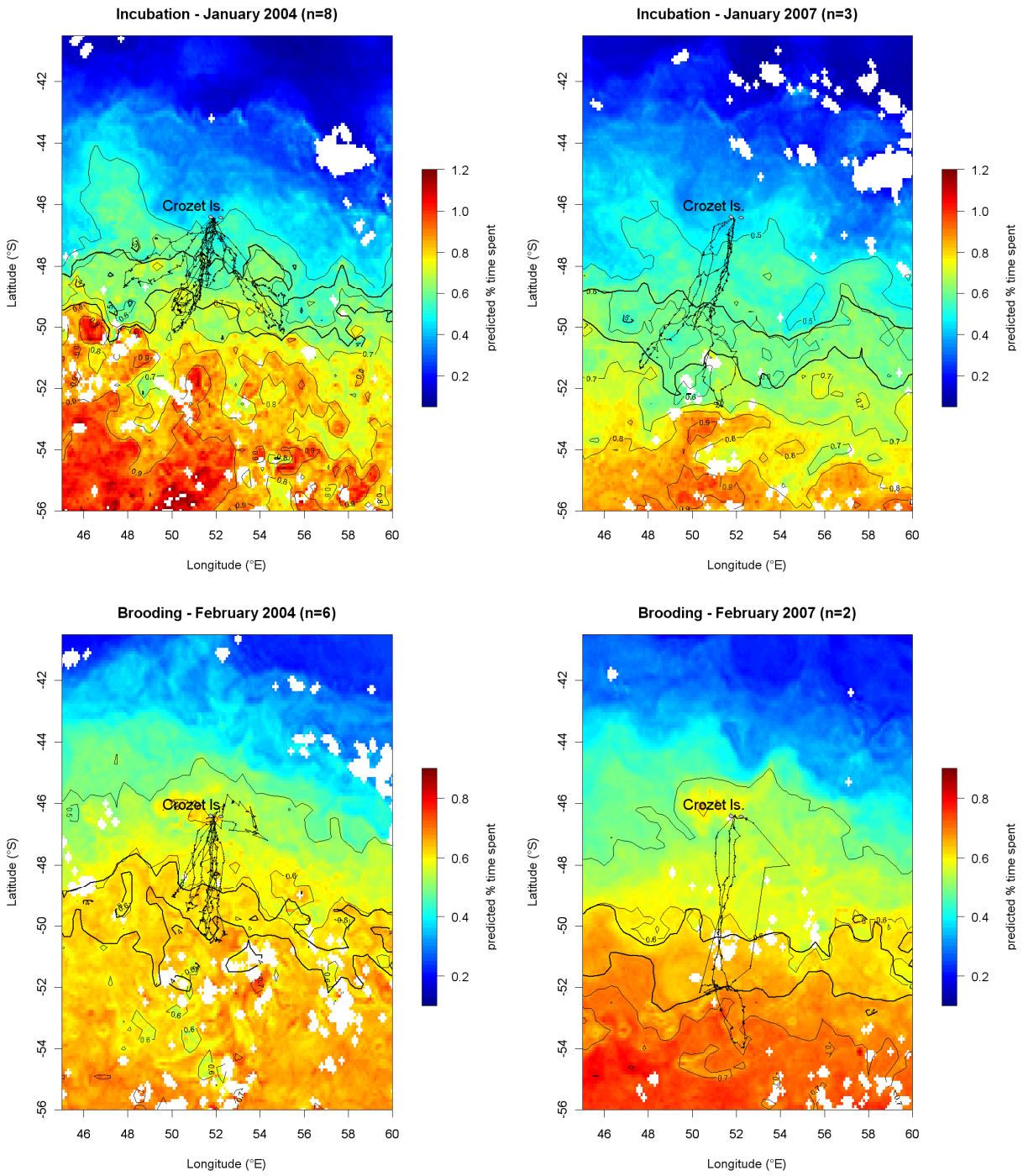


Figure 3: Spatial distribution of foraging zones (percentage time spent) of king penguins during (a) incubation and (b) brooding as predicted by the LMM for 2 years of contrasted oceanographic conditions (2004 and 2007). Thick black lines corresponds to 4°C and 5°C isotherms and thin lines correspond to contours of foraging habitat suitability.

At the spatio-temporal scale considered in our study, CHLAG, SSHd and EKE had negative impact on foraging effort during both stages (Table 1). SSTG and CHLA had opposite influence on penguins foraging effort between stages: incubating birds spent more time in

areas of high SSTG and low CHLA contrary to brooding birds (Table 1). The higher absolute values of CHLAG and SSHd estimates revealed that these predictors were more important during the incubation than during the brooding period. The habitat use predictions reproduced well the southward shift of foraging areas between incubation and brooding due to progressive warming of the water masses.

Table 1: Coefficient estimates and standard errors for environmental variables included in the 95% confidence sets of candidate models of king penguins habitat use during incubation and brooding. Coefficients are on log-scale because dependent variable (% time spent) was log-transformed to meet requirements of linear models. The averaged models are marked in bold.

Model	INT	BATG	SST	SSTG	CHLA	CHLAG	SSHd	EKE	AIC	ΔAIC	w_i	∑ wi
INCUBATION (January-February) n=42												
1	-0.651 ± 0.083		-0.119 ± 0.028	0.034 ± 0.016	-0.024 ± 0.025	-0.029 ± 0.019	-0.049 ± 0.027		10850.9	0	31.38	31.38
2	-0.645 ± 0.085		-0.122 ± 0.028	0.035 ± 0.016	-0.025 ± 0.025	-0.033 ± 0.019			10852.2	1.282	16.53	47.91
3	-0.652 ± 0.085		-0.116 ± 0.028	0.035 ± 0.016	-0.024 ± 0.025	-0.03 ± 0.019	-0.048 ± 0.027	-0.016 ± 0.021	10852.4	1.475	15.01	62.91
4	-0.651 ± 0.084	-0.008 ± 0.019	-0.116 ± 0.029	0.034 ± 0.016	-0.024 ± 0.025	-0.029 ± 0.019	-0.049 ± 0.027		10852.8	1.837	12.52	75.44
5	-0.647 ± 0.086		-0.119 ± 0.029	0.036 ± 0.016	-0.025 ± 0.025	-0.033 ± 0.019		-0.018 ± 0.022	10853.6	2.616	8.484	83.92
6	-0.645 ± 0.085	-0.009 ± 0.019	-0.119 ± 0.029	0.035 ± 0.016	-0.025 ± 0.025	-0.033 ± 0.019			10854	3.089	6.698	90.62
7	-0.652 ± 0.085	-0.007 ± 0.019	-0.114 ± 0.029	0.035 ± 0.016	-0.024 ± 0.025	-0.03 ± 0.019	-0.048 ± 0.027	-0.015 ± 0.022	10854.3	3.35	5.876	96.49
Averaged model												
	0.65 ± 0.084	**0.008 ± 0.007**	**0.119 ± 0.021**	**0.035 ± 0.004**	**0.024 ± 0.006**	**0.031 ± 0.005**	**0.049 ± 0.012**	**0.016 ± 0.009**				
BROODING (February-March) n=21												
1	-0.533 ± 0.143		-0.086 ± 0.043	-0.019 ± 0.02	0.038 ± 0.031	-0.009 ± 0.024			5577.05	0	25.05	25.05
2	-0.531 ± 0.142	-0.03 ± 0.024	-0.073 ± 0.044	-0.018 ± 0.02	0.038 ± 0.031	-0.006 ± 0.025			5577.48	0.423	20.27	45.32
3	-0.532 ± 0.144		-0.087 ± 0.043	-0.019 ± 0.02	0.037 ± 0.031	-0.011 ± 0.025		-0.018 ± 0.025	5578.58	1.521	11.71	57.03
4	-0.53 ± 0.142	-0.03 ± 0.024	-0.074 ± 0.044	-0.018 ± 0.02	0.037 ± 0.031	-0.007 ± 0.025		-0.017 ± 0.025	5579.01	1.955	9.425	66.46
5	-0.533 ± 0.143		-0.086 ± 0.043	-0.019 ± 0.02	0.038 ± 0.031	-0.009 ± 0.024	-0.003 ± 0.033		5579.04	1.989	9.265	75.72
6	-0.531 ± 0.141	-0.03 ± 0.024	-0.073 ± 0.044	-0.018 ± 0.02	0.038 ± 0.031	-0.006 ± 0.025	-0.003 ± 0.033		5579.47	2.414	7.493	83.22
7	-0.532 ± 0.143		-0.086 ± 0.043	-0.019 ± 0.02	0.037 ± 0.031	-0.01 ± 0.025	-0.003 ± 0.033	-0.018 ± 0.025	5580.57	3.514	4.322	87.54
8	-0.53 ± 0.142	-0.03 ± 0.024	-0.074 ± 0.044	-0.017 ± 0.02	0.037 ± 0.031	-0.007 ± 0.025	-0.002 ± 0.033	-0.017 ± 0.025	5581	3.95	3.477	91.02
9	-0.533 ± 0.135	-0.039 ± 0.023		-0.014 ± 0.02	0.026 ± 0.031	-0.008 ± 0.025			5581.55	4.494	2.648	93.66
10	-0.536 ± 0.135			-0.015 ± 0.02	0.024 ± 0.031	-0.013 ± 0.024			5582.26	5.208	1.854	95.52
Averaged model												
	-0.532 ± 0.142	**-0.031 ± 0.009**	**-0.08 ± 0.014**	**-0.018 ± 0.004**	**0.037 ± 0.006**	**-0.008 ± 0.004**	**-0.003 ± 0.01**	**-0.017 ± 0.008**				

We predicted the distribution of habitat utilization for each year of the dataset (1998-2008) but presented the results for 2 contrasted years in SST conditions (2004, cold and 2007, warm) to illustrate inter-annual variability in foraging ranges (Fig. 1b). During both stages, the areas of higher utilization predicted by the models (Fig. 3) were further south during the warmer year (2007), forcing penguins to cover larger distances to reach favourable foraging grounds. In February, areas of highest utilization of brooding penguins coincides with the Polar Front delimited by the 4°C and 5°C surface isotherms (Fig. 3), whereas incubating birds tended to reach waters south of the Polar Front where model predicted higher utilization probability in January (Fig. 3).

(c) Future predictions of foraging grounds

Under the A1b scenario, the NCAR climate model predicted a SST increase of 2°C within penguin foraging range by the end of the century. This SST increase will lead to a southward shift of ~ 2.5° in latitude of the positions of the 4°C isotherm (Fig. 4).

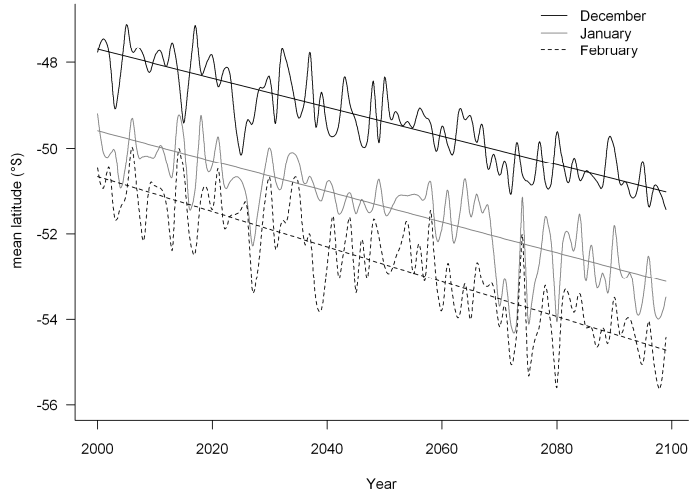


Figure 4: Trends in future summer latitudinal position of the 4°C isotherm within king penguins's range, as given by the scenario A1b1 of the NCAR model.

This shift was consistent throughout the summer months and showed strong inter-annual variability. The average changing rate was 0.36 °S/decade in summer (40 km/decade).

Results from the univariate models that considered SST as the unique predictor of habitat utilization revealed the same southward shift of foraging distribution as they were strongly correlated (Table 2). Consequently, predicted king penguins optimal foraging distribution will follow the southward shift of cold water masses at an estimated rate of 42 km/decade. Hence, the minimal distance from colony to favourable foraging areas is predicted to double by 2099 for both breeding stages (Fig. 5).

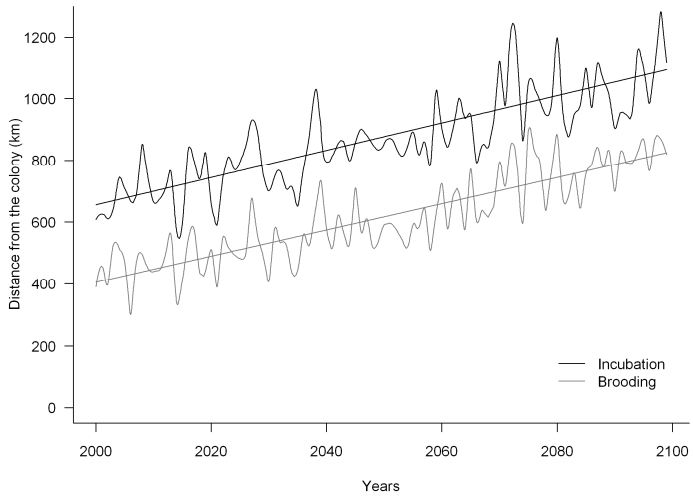


Figure 5: Predicted distance between the colony and the optimal foraging zones (0.70 suitability contour) over the next century.

4. DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Habitat models suggested low inter-annual differences in king penguin response to most oceanographic variables. Foraging distribution was consistently driven by SST during both breeding stages as king penguins spent more time in relatively colder waters close to the Polar Front. The foraging range of king penguins breeding at Crozet Is. strongly fluctuated from year to year during the past 16 years because of inter-annual differences in the position of this frontal structure (Bost et al, in prep). Our results revealed contrasted spatial patterns of foraging effort between warm and cold years. The predicted warming of the water masses will lead to a gradual southward shift of the more profitable zones (i.e more than 300 km) by the end of the century. Such shift is far beyond the usual summer foraging range of king penguins and will probably trigger possible adaptations.

(a) Determinants of foraging distribution

Using a long term dataset of king penguin tracking , we confirmed the strong relationship linking foraging (slowing-down) areas and SST found by shorter term studies (Trathan et al. 2008; Charrassin & Bost 2001). King penguins concentrated foraging effort in colder waters typical of the polar frontal zone (PFZ) where their main prey, temperature-dependent myctophids (Cherel & Ridoux 1992) tend to aggregate, becoming more available and predictable to predators (Bost et al. 1997). Whereas SST appears to have a consistent effect between stages, SSTG and CHLA had opposite effects depending on breeding stages. Incubating birds spent more time in areas of high SSTG and low CHLA whereas during brooding they preferred more productive zones where SSTG is less pronounced. This could be related to changes in oceanographic conditions and/or energetic demand between incubation and brooding. When summer progresses, the Polar Front moves south (Moore et al. 1999) and brooding birds need to gathered more food over a shorter period of time (Charrassin et al. 1998). The trophic link between CHLA and king penguins foraging effort is also mediated by myctophids that feed on meso- and macroplankton (Koslov & Tarverdiyevma 1989) whose fecundity and growth depend on phytoplankton production. In accordance with Cotté et al. (2007), king penguins at-sea distribution is influenced by mesoscale features, as incubating penguins spent more time in areas of high SSTG. However, we did not find significant influences of SSHd and EKE during both stages. The shift observed in habitat use distribution of incubating and brooding penguins during the same year are partly driven by the southward shift in latitudinal positions of the polar front due to a progressive warming of the water masses when summer progresses.

Annual predictions of habitat use revealed contrasted patterns depending on the oceanographic conditions. During “warm” years, the predicted foraging zones are found further south and penguins need to travel longer distance during both incubation and brooding periods. In the Southern Indian Ocean, these inter-annual variations in SST anomalies occur in close relation to the tropical Indian Ocean Dipole (IOD) thought to be a precursor of the

tropical El Niño Southern Oscillations (ENSO) events (Terray 2010), that oscillates with a rough periodicity of 3-7 years (Chang et al. 2006).

(b) Future warming and latitudinal shift in Polar Front

Despite the variability in SST predictions provided by Global Circulation Models of different country, all the models predict a global increase in SST leading to a southward shift of the water masses. Since all climate models were not equally reliable in predicting SST in our study area (Annexe 2), we selected the model with the finer spatial resolution that predicted best the observed (satellite-based) SST trends from 2000 to 2010. The NCAR model did not predict the more dramatic trend with an average increase of 0.2 °C/decade within penguin's range which is comparable to the predicted warming reported by Ainley et al. 2010) in Antarctica. Our study showed that this warming would lead to a latitudinal shift of 2.5°S in the position of the 4° isotherm by 2099. In contrast to Kerguelen Is., the Polar Front is not constrained by bathymetric features south of Crozet Is., which allows larger variations of its latitudinal locations (Sokolov & Rintoul 2009).The rate of the southward shift that we found (40 km/decade) is consistent with the southward shift of ~60 km reported in the circumpolar average positions of the ACC fronts from 1992 to 2008 by Sokolov & Rintoul 2009). The predicted increase in SST and strong warming events lead to extreme southern positions of the Polar Front from 2070 onwards, that may be related to the predicted increase in frequency of El Niño and positive SAM events as expected under enhanced greenhouse conditions (Timmermann et al. 1999; Yin 2005). If we assume the mean relationships we found over our extensive tracking dataset to be constant over the next century, our models demonstrated that king penguins from Crozet will have to travel ~42 km further south per decade in average to reach profitable foraging zones during both breeding stages. This result may have to be considered with more caution for the incubation period since the summer oceanographic conditions are sometimes not fully established in January, modifying the surface signature of the Polar Front. In addition, future positive SST and Southern Annular Mode anomalies may lead to a deepening of the thermocline (Sallée et al. 2010), which in turn will probably alter vertical distribution of potential favourable foraging areas. This oceanographic phenomenon would induce an additional energetic cost by forcing penguins to dive deeper (Bost et al. in prep).

(c) Consequences on king penguin populations

A demographic study conducted at Crozet revealed that breeding success decreased during warmer years as well as annual survival with a 2-years lag (Le Bohec et al. 2008). These alterations of demographic parameters are suspected to be linked to a decrease in foraging efficiency during warmer years. Indeed, during historic warm events such as 1997-1998 El Niño event, king penguins had to travel 250 km more than the previous years, which resulted in a dramatic decrease of king penguin populations at Crozet Is. (Bost et al. in prep). The maximal distance travelled until breeding failure has been estimated at 750 km (i.e. 22-25 days at sea), the survival of the chick is greatly reduced after an absence of the provisioning parent exceeding 22 days (Bost pers. com) and adult can not fast longer than 21 days when

incubating (Groscolas et al. 2000). Consequently, the distance to the foraging zones, which determined the foraging success and trip duration, is likely to be a crucial factor affecting penguins population growth.

(d) Ecosystem and penguin responses to future warming

Our predictive model only accounted for physical forcing by SST because future projections were not available for the other predictors of foraging effort distribution. Ideally, we should favour community and ecosystem approach that included both physical and biotic interactions across trophic levels (Walther 2010; Van der Putten et al. 2010). Still, little is known about large-scale oceanographic mechanisms driving long-term changes in primary productivity in polar regions (Boyce et al. 2010). Similarly, we do not know the impact of the predicted warming and potential changes in productivity on myctophid fish and whether they will be able to track the shift of the water masses to keep up their thermal optimum (2.6 to 5°C, Hulley 1981).

It raises the question of how penguins will respond to the drastic southward shift of their foraging zones? There are two main mechanisms which are dispersal and adaptation. Paleoecological records evidenced some penguins dispersal in the past, especially in adélie penguins found to abandon or colonize breeding sites with persistence and disappearance of sea-ice over millennia (Ainley 2002, Emslie & McDaniel 2002). King penguins colonies of Crozet may thus shift progressively to Kerguelen or Heard Is. that are closer to the polar front. Even if it is a rare phenomenon, it has already been reported at Crozet Is. (Weimerskirch et al 1992), where flipper-banded individuals were recapture on different islands of the Southern Ocean (Marion, Macquarie, Kerguelen and Heard). Given the rarity of subantarctic islands around the Southern Ocean, in an extreme situation, we could also expect king penguins to breed in region of Antarctica that would become ice-free throughout the year. This mechanism would be associated with local extinction and colonization elsewhere, whereas adaptation would prevent local extinction (Forcada & Trathan 2009). Adaptation is the change in the distribution of phenotypes over time and may act via microevolution or phenotypic plasticity (Davis et al. 2005). On one hand, microevolution is difficult to predict, especially at this rate of change and for species with long generation times (Forcada & Trathan 2009). On the other hand, phenotypic plasticity is the most common adaptative response to climate change and has been documented in many other taxa (Gienapp et al. 2008). The first possible adaptation would be changes in foraging strategies by prospecting in different water masses, diving deeper or shifting diet. Given the consistent southward shift in water masses, we may expect the Subantarctic Front (10-13°C), presently located north of Crozet, to move closer from Crozet and provide suitable foraging spots for penguins. However, this scenario seems unlikely because the SAF is a region of deep mixed layers (Sarmiento et al. 2004) and only 8.6 % and 5.5 % of the foraging trips targeted the Subantarctic Front (equally distant from Crozet than the Polar Front) during the incubation and brooding, respectively, since 1992 (Bost et al in prep). Most of the breeding penguins headed south toward the Polar Front, a direction favoured by the currents on the outward journeys (Cotté et al. 2007). Concerning depth, brooding king penguin have a mean diving depth of 188 m but they can dive up to 440

m to find prey in winter (Charrassin et al. 2002). They may be able to track a deepening of their prey or forage on different prey types. However, Charrassin and Bost (2001) showed that at anytime of the year, penguins tend to find myctophids at shallower depths by heading south rather than by staying at lower latitudes. Finally, climate-induced shift in diet has already been reported in adélie penguins breeding in Antarctica (Emslie & McDaniel 2002) but seems unlikely given the rate of change and the importance of myctophid fish in the diet of king penguins.

The strong selection pressure on foraging strategies could act on penguin morphology (body size, flipper-size, etc…) or physiology (ability to dive longer or deeper). A second possible adaptation would be changes in phenology. King penguins laying period extends over 4 months (from November to early March), with a first peak of early breeders (birds that did not breed or have failed in their previous breeding season) and a second peak of late breeders (birds that have succeeded in fledging a chick during the previous breeding season) (Descamps et al. 2002). In the future, early breeders may be favoured as an advancement of king penguins phenology would minimize the mismatch between peak of energetic demand and accessibility to favourable foraging grounds. However, this change would have consequences on the timing of chick fledging and adult moulting, when penguins need to rely on abundant and predictable resources.

Our study reveals that the warming of the Southern Ocean could represent a major threat for oceanic top-predators such king penguins unless very important adaptive changes in foraging strategy or timing of reproduction occur. These changes are however so extensive that the rapidity of the environmental changes may not allow rapid adaptation.

AKNOWLEDGEMENTS

This study was carried out from the Crozet Islands and funded by the French Polar Institute (IPEV) to program 394 and 109 and ANR “REMIGE “ and 07 BDIV “GLIDES”. It was approved by the ethics committee of the French Polar Institute (IPEV). We thank all the fieldworkers from Crozet involved in the long term satellite tracking program since 1992.

REFERENCES

Ainley, D., Russell, J., Jenouvrier, S., Woehler, E., Lyver, P. O., Fraser, W. R., and Kooyman, G. L. 2010 Antarctic penguin response to habitat change as Earth's troposphere reaches 2 degrees C above preindustrial levels. *Ecological Monographs* 80, 49-66.

Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H., and White, J. S. 2009 Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 24, 127-135.

Bost, C. A., Georges, J. Y., Guinet, C., Cherel, Y., Pütz, K., Charrassin, J. B., Handrich, Y., Zorn, T., Lage, J., and Le Maho, Y. 1997 Foraging habitat and food intake of satellite-tracked king penguins during the austral summer at Crozet Archipelago. *Mar Ecol Prog Ser* 150, 21-33.

Bost, C. A., Zorn, T., Le Maho, Y., and Duhamel, G. 2002 Feeding of diving predators and diel vertical migration of prey: King penguin 'diet versus trawl sampling at Kerguelen islands. *Mar Ecol Prog Ser* 227, 51-62.

Bost, C. A., Charrassin, J. B., Clerquin, Y., Ropert-Coudert, Y., and Le Maho, Y. 2004 Exploitation of the marginal ice zone by king penguins during winter. *Mar Ecol Prog Ser* 283, 293-297.

Bost, C. A., Cotte, C., Bailleul, F., Cherel, Y., Charrassin, J. B., Guinet, C., Ainley, D. G., and Weimerskirch, H. 2009 The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *Journal of Marine Systems* 78, 363-376.

Bost, C. A., Cotté, C., Barbraud, C., Delord, K., Guinet, C., Terray, P., Park, Y.H., Weimerskirch, H. In prep. Tracking Penguins reveals impacts of large scale climate variability on food webs.

Boyce, D. G., Lewis, M. R., and Worm, B. 2010 Global phytoplankton decline over the past century. *Nature* 466, 591-596.

Burnham, K. P. and Anderson, D. R. 2002 *Model Selection and Multimodel Inference: a Practical Information-Theoretic Approach.*, Springer edn. New York.

Chang, P., Yamagata, T., Schopf, P., Behera, S. K., Carton, J., Kessler, W. S., Meyers, G., Qu, T., Schott, F., Shetye, S., and Xie, S. P. 2006 Climate fluctuations of tropical coupled systems - The role of ocean dynamics. *Journal of Climate* 19, 5122-5174.

Charrassin, J. B., Bost, C. A., Putz, K., Lage, L., Dahier, T., Zorn, T., and Le Maho, Y. 1998 Foraging strategies of incubating and brooding king penguins Aptenodytes patagonicus. *Oecologia* 114, 194-201.

Charrassin, J. B. and Bost, C. A. 2001 Utilisation of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. *Mar Ecol Prog Ser* 221, 285-297.

Charrassin, J. B., Le Maho, Y., and Bost, C. A. 2002 Seasonal changes in the diving parameters of king penguins (Aptenodytes patagonicus). *Marine Biology* 141, 581-589.

Cherel, Y. and Ridoux, V. 1992 Prey species and nutritive value of food fed during summer to king penguin *Aptenodytes patagonica* chicks at Possession Island, Crozet Archipelago. *Ibis* 134, 118-127.

Cotté, C., Park, Y. H., Guinet, C., and Bost, C. A. 2007 Movements of foraging king penguins through marine mesoscale eddies. *Proceedings of the Royal Society B* 274, 2385-2391.

Croxall, J. P., Trathan, P. N., and Murphy, E. J. 2002 Environmental Change and Antarctic Seabird Populations. *Science* 297, 1510-1514.

Davies, K. F., Margules, C. R., and Lawrence, J. F. 2004 A synergistic effect puts rare, specialized species at greater risk of extinction. *Ecology* 85, 265-271.

Davis, M. B., Shaw, R. G., and Etterson, J. R. 2005 Evolutionary responses to changing climate. *Ecology* 86, 1704-1714.

Delord, K., Barbraud, C., and Weimerskirch, H. 2004 Long-term trends in the population size of king penguins at Crozet archipelago: environmental variability and density dependence? *Polar Biology* 27, 793-800.

Descamps, S., Gauthier-Clerc, M., Gendner, J. P., and Le Maho, Y. 2002 The annual breeding cycle of unbanded king penguins Aptenodytes patagonicus on Possession Island (Crozet). *Avian Science* 2, 87-98.

Dormann, F., McPherson, M., Araujo, B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, G., Hirzel, A., Jetz, W., Daniel Kissling, W., Kuhn, I., Ohlemuller, R., Peres-Neto, R., Reineking, B., Schroder, B., Schurr, M., and Wilson, R. 2007 Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography* 30, 609-628.

Durner, G. M., Douglas, D. C., Nielson, R. M., Amstrup, S. C., McDonald, T. L., Stirling, I., Mauritzen, M., Born, E. W., Wiig, Ø., DeWeaver, E., Serreze, M. C., Belikov, S. E., Holland, M. M., Maslanik, J., Aars, J., Bailey, D. A., and Derocher, A. E. 2009 Predicting 21st-century polar bear habitat distribution from global climate models. *Ecological Monographs* 79, 25-58.

Emslie, S. D. and McDaniel, J. D. 2002 Ade'lie penguin diet and climate change during the middle to late Holocene in northern Marguerite Bay, Antarctic Peninsula. *Polar Biology* 25, 222-229.

Forcada, J. and Trathan, P. N. 2009 Penguin responses to climate change in the Southern Ocean. *Global Change Biology* 15, 1618-1630.

Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J. S., Mills, J. A., and Merila, J. 2008 Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology* 17, 167-178.

Greene, C. H., Pershing, A. J., Cronin, T. M., and Ceci, N. 2008 Arctic climate change and its impacts on the ecology of the north Atlantic. *Ecology* 89, S24-S38.

Groscolas, R., Decrock, F., Thil, M. A., Fayolle, C., Boissery, C., and Robin, J. P. 2000 Refeeding signal in fasting-incubating king-penguins: changes in behavior and egg temperature. *AMERICAN JOURNAL OF PHYSIOLOGY-REGULATORY INTEGRATIVE AND COMPARATIVE PHYSIOLOGY* 279, R2104-R2112.

Hunt, G. L. J., Gould, P. J., Forsell, D. J., and Peterson, H. J. 1981 Pelagic distribution of marine birds in the Eastern bering Sea. In *The Eastern Bering Sea Shelf: Oceanography and Resources* (ed. D.W.Hood & J.A.Caulder), pp. 689-717. Washington, DC, USA: National Oceanic & Atmospheric Administration.

Jenouvrier, S., Barbraud, C., and Weimerskirch, H. 2005 Long-term contrasted responses to climate of two antarctic seabird species. *Ecology* 86, 2889-2903.

Jenouvrier, S., Caswell, H., Barbraud, C., Holland, M., Strove, J., and Weimerskirch, H. 2009 Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an emperor penguin population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 11425.

Kooyman, G. L., Cherel, Y., LEMAHO, Y., Croxall, J. P., Thorson, P. H., and Ridoux, V. 1992 Diving behavior and energetics during foraging cycles in King Penguins. *Ecological Monographs* 62, 143-163.

Le Bohec, C., Durant, J. M., Gauthier-Clerc, M., Stenseth, N. C., Park, Y. H., Pradel, R., Gremillet, D., Gendner, J. P., and Le Maho, Y. 2008 King penguin population threatened by Southern Ocean warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105, 2493-2497.

Li, J., Hilbert, D. W., Parker, T., and Williams, S. 2009 How do species respond to climate change along an elevation gradient? A case study of the grey-headed robin (*Heteromyias albispecularis*). *Global Change Biology* **15**, 255-267.

Mayewski, P. A., Meredith, M. P., Summerhayes, C. P., Turner, J., Worby, A., Barrett, P. J., Casassa, G., Bertler, N. A. N., Bracegirdle, T., Garabato, A. C. N., Bromwich, D., Campbell, H., Hamilton, G. S., Lyons, W. B., Maasch, K. A., Aoki, S., Xiao, C., and van Ommen, T. 2009 STATE OF THE ANTARCTIC AND SOUTHERN OCEAN CLIMATE SYSTEM. *Reviews of Geophysics* 47.

Moore, J. K., Abbott, M. R., and Richman, J. G. 1999 Location and dynamics of the Antarctic Polar Front from satellite sea surface temperature data. *Journal of Geophysical Research* 104, 3059-3073.

Park, Y. H., Gambéroni, L., and Charriaud, E. 1993 Frontal structures, water masses, and circulation in the Crozet Basin. *Journal of Geophysical Research - Oceans* 98, 12361-12385.

Parmesan, C. 2006 Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37, 637-669.

Quillfeldt, P., Masello, J., McGill, R. A. R., Adams, M., and Furness, R. W. 2010 Moving polewards in winter: a recent change in the migratory strategy of a pelagic seabird ? *Frontiers in Zoology* 7, 15.

Rolland, V., Barbraud, C., and Weimerskirch, H. 2008 Combined effects of fisheries and climate on a migratory long-lived marine predator. *Journal of Applied Ecology* 45, 4-13.

Sallee, J. B., Speer, K. G., and Rintoul, S. R. 2010 Zonally asymmetric response of the Southern Ocean mixed-layer depth to the Southern Annular Mode. *Nature Geoscience* 3, 273-279.

Sarmiento, J. L., Gruber, N., Brzezinski, M. A., and Dunne, J. P. 2004 High-latitude controls of thermocline nutrients and low latitude biological productivity. *Nature* 427, 56-60.

Sokolov, S., Rintoul, S. R., and Wienecke, B. 2006 Tracking the Polar Front south of New Zealand using penguin dive data. *Deep-Sea Research I* 53, 591-607.

Sokolov, S. and Rintoul, S. R. 2009 Circumpolar structure and distribution of the Antarctic Circumpolar Currentfronts: 2. Variability and relationship to sea surface height. *Journal of Geophysical Research* 114.

Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, and Miller HL. 2007 *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, UK: Cambridge Univ Press.

Terray, P. 2010 Southern Hemisphere extra-tropical forcing: a new paradigm for El Niño-Southern Oscillation. *Climate Dynamics*.

Thomas, C. D. and Lennon, J. J. 1999 Birds extend their ranges northwards. *Nature* 399, 213.

Thuiller, W. 2003 BIOMOD - optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology* 9, 1353-1362.

Timmermann, A., Oberhuber, J., Bacher, A., Esch, M., Latif, M., and Roeckner, E. 1999 Increased El Nino frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature* 398, 694-697.

Trathan, P. N., Bishop, C., Maclean, G., Brown, P., Fleming, A., and Collins, M. A. 2008 Linear tracks and restricted temperature ranges characterise penguin foraging pathways. *Marine Ecology-Progress Series* 370, 285-294.

Van der Putten, W. H., Macel, M., and Visser, M. E. 2010 Predicting species distribution and abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 365, 2025-2034.

Walther, G. R. 2010 Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 365, 2019-2024.

Weimerskirch, H., Stahl, J. C., and Jouventin, P. 1992 The breeding biology and population dynamics of King Penguins Aptenodytes patagonica on the Crozet Islands. *Ibis* 134, 107-117.

Wilson, R. P., Kreye, J. A., Lucke, K., and Urquhart, H. 2004 Antennae on transmitters on penguins: balancing energy budgets on the high wire. *Journal of Experimental Biology* 207, 2649-2662.

Yin, J. H. 2005 A consistent poleward shift of the storm tracks in simulations of 21st century climate. *Geophysical research Letters* 32.

Chapitre 6 : Discussion générale et perspectives

Comprendre l'impact des changements climatiques futurs sur les populations animales fait l'objet d'un intérêt croissant et les études visant à prédire la distribution future des espèces sont de plus en plus nombreuses. Cette étape prédictive se base sur des observations passées et actuelles permettant d'identifier et de comprendre les liens qui existent entre la distribution spatiale des animaux et les paramètres biotiques et abiotiques de l'environnement. Ainsi, les données à long terme de distribution sont indispensables pour étudier l'impact des variations climatiques et océanographiques sur les populations d'oiseaux marins.

Dans le cadre de cette thèse, l'analyse des données d'observation en mer et de télémétrie collectées par l'équipe « prédateurs marins » du CEBC depuis les 20 dernières années nous ont permis d'aborder 3 objectifs principaux : (1) les changements à long terme de distribution et d'abondance, (2) la caractérisation des habitats marins, (3) la prédiction future des aires de distribution.

I. Changements à long terme de distribution et d'abondance

A l'heure actuelle, seules les données d'observation en mer permettent d'avoir le recul suffisant pour détecter des changements d'abondance et de distribution à long terme en milieu marin (Edwards *et al.* 2010). Cependant, les séries biologiques à long terme sont rares dans l'océan Austral, alors que les données physiques témoignent d'importants changements (cf. Chapitre 1). Notre étude a portée sur une série de données d'observations en mer receuillies au cours des 30 dernières années.

1. Changements d'abondance en mer

Parmi les 12 espèces d'albatros et pétrels que nous avons étudié, **l'abondance en mer de la plupart des espèces de petites tailles (prions, pétrel tempête, damier du Cap, pétrel soyeux) est restée stable entre les deux décennies**. Il s'agit d'un résultat important car la distribution en mer et les tendances de populations de ces espèces sont très peu connus. En revanche, le grand albatros et deux espèces de pétrels de grande taille (les pétrels géants et le pétrel à menton blanc) ont vu leur abondance fortement diminuer entre les années 1980 et 2000. Ces espèces figurent parmi celles observées le plus au nord (<38°S) à cette période de l'année (novembre-décembre). Durant la même période, l'albatros à sourcils noirs est la seule espèce qui a eu tendance à augmenter sur les transects d'observation.

Les oiseaux marins n'utilisent pas leur domaine vital de façon uniforme et peuvent concentrer leur effort de prospection dans certaines zones en fonction de la disponibilité des proies et/ou des conditions climatiques (Manly *et al.* 2002). Ils peuvent rapidement changer de masses d'eau si les conditions deviennent défavorables et revenir si les conditions s'améliorent l'année suivante. Ces changements d'abondance en mer peuvent donc être le reflet d'un réel déclin des populations et/ou d'une redistribution des individus à l'intérieur de l'aire de distribution de l'espèce (Hyrenbach & Veit 2003). Cependant, les diminutions d'abondance des 3 espèces d'albatros et pétrels ont été observées sur tout le gradient de latitude et les tendances de populations estimées à terre (Delord *et al.* 2008 ; Nel *et al.* 2002 ; Rolland *et al.* 2008 ; Barbraud & Weimerskirch 2003) et en mer (Woehler 1996) **appuient l'hypothèse d'un déclin global des populations de grand albatros, pétrels géants et pétrel à menton blanc dans l'océan Indien Austral.**

En effet, la plus forte sensibilité des espèces à affinité « chaude » a également été suggérée par les tendances de populations à Crozet. Les espèces qui se distribuent le plus au sud (Albatros fuligineux à dos clair et pétrel géant antarctique) sont restés stables ou ont augmenté au cours des années 1980. A l'inverse, les espèces subantarctiques (grand albatros et pétrel géant subantarctique) ont diminué avec des périodes intermédiaires d'augmentation et les espèces subtropicales (albatros fuligineux) ont constamment décliné (Delord *et al.* 2008). Par ailleurs, les premières campagnes d'observation en mer à long terme conduites dans l'océan Austral entre les années 80 et le début des années 90, à Prydz Bay (60°E-90°E /60°S-70°S) témoignaient d'une diminution de l'abondance en mer de 5 espèces d'oiseaux marins nichant dans les îles subantarctiques : le grand albatros, l'albatros à sourcils noirs, l'albatros

fuligineux à dos clair, le pétrel géant subantarctique et le pétrel à menton blanc (Woehler 1996 ; Woehler *et al.* 2003). D'après les études récentes de télémétrie, une large partie des individus observés dans cette région située au sud de Kerguelen pendant l'été pourraient provenir des populations de Crozet et Kerguelen (Catard *et al.* 2000 ; Péron et al 2010b). En accord avec notre étude, ces résultats indiquent un probable déclin des populations ou une contraction des aires de distribution de plusieurs espèces subantarctiques.

2. Changements de distribution en mer

L'aire de répartition des espèces volantes présente de fortes variations saisonnières comme l'illustre l'étude que nous avons réalisée sur le pétrel à menton blanc de Kerguelen par télémétrie. Il était donc important de comparer des périodes identiques (novembre-décembre) lors de la comparaison décennale de distribution et d'abondance à partir des comptages en mer.

A cette période de l'année, correspondant au début de la saison de reproduction, **la limite nord de répartition des espèces d'oiseaux subantarctiques varie fortement en fonction des espèces** ; parmi les 12 espèces les plus fréquemment observées, le pétrel à menton blanc est l'espèce rencontrée la plus au nord (~33°S) alors que l'albatros fuligineux à dos clair est recontré le plus tardivement le long du transect (~47°S).

Les changements de distribution sont contrastés : la limite nord de répartition du grand albatros et des prions s'est déplacée dans la direction attendue, d'environ 1° (110 km) vers le sud, tandis que le pétrel à menton blanc est observé plus fréquemment au nord et que la distribution des autres espèces (pétrel soyeux, pétrel géant et albatros à sourcils noirs) n'a pas changé. Le déplacement vers le nord de l'aire de distribution du pétrel à menton blanc soulève des interrogations car son abondance ayant diminué sur l'ensemble du gradient de latitude, nous aurions pu nous attendre à une diminution de sa probabilité de rencontre, particulièrement en limite d'aire de répartition (« edges effects ») (Anderson *et al.* 2009). Ces changements de distribution sont difficiles à interpréter car la distribution en mer peut varier en fonction du sexe (Gonzalez-Solis *et al.* 2008), de l'âge (Lecomte *et al.* 2010) ou du statut reproducteur des oiseaux (Weimerskirch *et al.* 2006) et ces caractéristiques ne sont pas discernables en mer pour la plupart des espèces. D'après les données de télémétrie, les pétrels à menton blanc observés dans les eaux subtropicales à cette période de l'année sont probablement des individus non-reproducteurs car les suivis télémétriques indiquent une répartition antarctique des individus reproducteurs (Catard *et al.* 2000 ; Péron *et al.* 2010b). Le changement de distribution vers le nord pourrait donc concerner majoritairement les individus non-reproducteurs de la population, et impliqué des liens trophiques liés à l'activité de pêche notamment.

Les changements d'abondance et de distribution des oiseaux de l'océan Austral sont cependant mineurs en comparaison avec les changements écosystémiques rapportés dans le courant de Californie (McGowan *et al.* 2003) ou en mer du Nord (Grandgeorge *et al.* 2008).

Dans le Pacifique nord, la distribution des oiseaux marins s'est déplacée vers le nord et les abondances de 3 espèces à affinité « froide », le puffin fuligineux (*Puffinus griseus*), le starique de Cassin (*Ptychoramphus aleuticus*) et le macareux rhinocéros (*Cerorhinca monocerata*) ont décliné de 74%, 75% et 93%, respectivement, entre 1987 et 1998. L'abondance du puffin à pieds roses (*Puffinus creatopus*), une espèce à affinité plus « chaude », a quant à elle plus que doublé (Hyrenbach & Veit 2003). **Dans notre zone d'étude, aucune espèce ne semble avoir été favorisée par le réchauffement des eaux subtropicales.**

3. Les causes des changements d'abondance et de distribution dans l'océan Austral

3.1. L'effet des changements climatiques

Notre étude suggère une plus grande sensibilité des espèces à affinité bioclimatique « chaude ». La diminution d'abondance de ces espèces peut s'expliquer au moins partiellement par le réchauffement des eaux subtropicales depuis le début des années 1990. **Ce réchauffement a pu avoir un effet indirect sur les oiseaux en agissant sur la disponibilité des proies (distribution et abondance).** De plus, **le renforcement et le déplacement vers le sud des vents d'ouest** (Thompson & Solomon 2002) **a pu affecter les capacités de déplacement et la distribution de certaines espèces comme le grand albatros** (Weimerskirch *et al.* in prep) car la distribution des albatros et pétrels est très dépendante de l'intensité du vent (Davies *et al.* 2010 ; Weimerskirch *et al.* 2000c). Cependant, il faut aussi impérativement prendre en compte l'effet des pêcheries sur la diminution d'abondance du grand albatros, des pétrels géants et du pétrel à menton blanc.

3.2. L'effet des pêcheries

Dans l'océan Austral, la plupart des espèces d'oiseaux volants sont attirées par les appâts et les déchets rejetés en mer par les bateaux de pêche (Weimerskirch *et al.* 2000a ; Tuck *et al.* 2003), alors que les espèces plongeuses comme le manchot royal n'interagissent pas directement avec pêcheries. Ce comportement opportuniste vis-à-vis des bateaux de pêche peut avoir des effets positifs et négatifs sur certaines populations d'oiseaux et de mammifères marins et intervient souvent comme un facteur confondant dans l'étude des changements climatiques (Siniff *et al.* 2008).

Les 3 espèces concernées par des diminutions d'abondance en mer sont des espèces « suiveuses » fortement affectées par les captures accidentelles (« bycatch ») lors des opérations de pêche. Le pétrel à menton blanc est l'espèce la plus touchée car elle s'associe fréquemment et pendant toute l'année avec les bateaux de pêche dans ces zones fortement productives (Jackson 1988 ; Weimerskirch *et al.* 2000a ; Watkins *et al.* 2008 ; Delord *et al.* 2010b ; Petersen & Honig 2008).

Dans cette étude, l'effet des pêcheries n'a pas été quantifié pour plusieurs raisons : (1) les informations concernant les efforts de pêche et leur distribution spatiale sont relativement difficiles à obtenir, d'autant plus que de nombreuses pêcheries illégales opéraient dans la zone

d'étude avant les années 2000 (Tuck *et al.* 2003) ; l'effet des pêcheries sur les populations d'oiseaux marins est complexe et ne se limite pas à la mortalité accidentelle (cf § 3), même si celle-ci joue un rôle déterminant dans le déclin de certaines populations (Tuck *et al.* 2001 ; 2003 ; Rolland *et al.* 2008 ; Barbraud *et al.* 2008).

- Effets négatifs des pêcheries sur les populations

La mortalité accidentelle causée par les pêcheries au chalut et à la palangre **affecte de façon directe la survie des individus et le taux ce croissance des populations d'oiseaux marins** (Rolland *et al.* 2008). Bien que des mesures de conservation aient été mises en place depuis le début des années 2000 (fermetures de zones, dispositif d'effarouchement, etc… Robertson *et al.* 2006), la mortalité a été très importante pendant les années 1990 et reste encore une source importante de mortalité dans certaines régions de l'océan Austral et de l'océan Indien (Tuck *et al.* 2001). **Cette mortalité est susceptible d'altérer la structure démographique des populations** en affectant de façon inégale les mâles et femelles et/ou les différentes classes d'âge. En effet, les jeunes individus (juvéniles et immatures) sont souvent plus touchés que les adultes reproducteurs (Gales *et al.* 1998). **Ces inégalités peuvent être liées à des phénomènes de ségrégation spatiale et/ou à des différences d'attractivité vis-à-vis des bateaux de pêche**. Ainsi, les femelles de grand albatros, qui se distribuent plus au nord que les mâles sont davantage susceptibles de rentrer en contact avec les bateaux de pêche, en nombre supérieur dans les eaux subtropicales que dans les eaux antarctiques (Weimerskirch & Jouventin 1987 ; Croxall & Prince 1990). Dans le cas du pétrel à menton blanc, les mâles, les juvéniles et les immatures sont plus couramment retrouvés dans les captures accidentelles, ce qui se traduit par un faible taux de recrutement aux colonies (Ryan & Boix-Hinzen 1999 ; Barbraud *et al.* 2008 ; Delord *et al.* 2010) et pourrait expliquer la diminution des effectifs dans la zone d'étude.

Cependant, **l'effet de la pêche ne se limite pas aux captures accidentelles** ; les prélèvements de poissons modifient durablement les écosystèmes, même les plus productifs comme l'upwelling du Benguela (Hutchings *et al.* 2009). Au large de la Namibie, les stocks de petits poissons pélagiques (sardines, anchois) se sont effondrés suite à la sur-pêche et les populations d'oiseaux marins endémiques comme le cormorant du Cap (*Phalacrocorax capensis*), le manchot du Cap (*Spheniscus demersus*) et le fou du Cap (*Morus capensis*), qui dépendent de ces poissons pélagiques, ont vu leurs populations décliner de plus de 20% par rapport à la période antérieure au développement des pêcheries industrielles (Grémillet *et al.* 2010). De plus, les stocks de petits poissons pélagiques se sont déplacés de 400 km vers le sud-est entre 1997 et 2005 le long des côtes sud africaines suite à la sur-pêche et ce changement de distribution a entrainé des réponses contrastées de la part des populations d'oiseaux marins (Crawford *et al.* 2008 ; 2009). Pour l'instant ces changements d'abondance et de distribution ont été mis en évidence chez les espèces résidentes, mais aucune tendance n'a été montrée chez les espèces migratrices qui hivernent dans le courant du Benguela.

Les pêcheries industrielles participent ainsi à la raréfaction et au déplacement des ressources disponibles aux prédateurs supérieurs et sont susceptibles de déséquilibrer

les réseaux trophiques (Frederiksen *et al.* 2004 ; Pichegru *et al.* 2010). Cependant, ce déséquilibre peut aussi avoir quelques effets positifs sur les populations d'oiseaux marins.

- Effets positifs des pêcheries sur les populations

Par exemple, la surexploitation des poissons de grande ou moyenne taille comme la morue en mer du Nord a eu un effet positif sur certaines populations de certains oiseaux marins en diminuant la pression de prédation sur les petits poissons pélagiques dont ils se nourrissent (Frederiksen *et al.* 2004).
De façon plus directe, il a été montré que **les déchets de pêche rejetés par les bateaux pouvaient affecter positivement le succès de reproduction des oiseaux marins en fournissant une source de nourriture abondante et prévisible** (Thompson 1992 ; Bunce *et al.* 2002). C'est le cas du pétrel à menton blanc (Barbraud *et al.* 2008) et de l'albatros à sourcils noirs (Rolland *et al.* 2008) par exemple. Le bénéfice de cet apport ne doit pas être généralisé à toutes les espèces. Ainsi, dans certains cas, la raréfaction des ressources naturelles a conduit les oiseaux à se nourrir principalement sur **les déchets de pêche ou des proies sub-optimales dont l'apport énergétique est bien moindre que celui des proies naturelles** (« Junk food hypothesis ») (Grémillet *et al.* 2008b).

4. Les limites méthodologiques

Comme souligné précédemment, le manque d'information sur le sexe, l'âge ou le statut reproducteur des individus observés en mer limite l'interprétation car certains individus sont plus susceptibles que d'autres aux pêcheries ou aux changements climatiques (Weimerskirch & Jouventin 1987 ; Delord *et al.* 2010). De même, les tendances que l'on retrouve à partir de la distribution en mer ne peuvent pas être attribuées à un site de reproduction particulier puisque les individus observés en mer peuvent provenir de différentes localités de l'océan Austral ; elles reflètent donc reflète donc une tendance globale.

Notre étude a permis de faire **plusieurs observations d'ordre méthodologique** :
(1) Idéalement, il faudrait pouvoir contraindre la position des transects d'observation (les segments de trajets réalisés de jour) de façon à ce qu'ils soient **en phase spatialement** chaque année, et cela particulièrement dans la zone comprise entre 30°S et 45°S, qui correspond aux latitudes de premières observation des espèces subantarctiques.
(2) Les données historiques que nous avons comparé concernent les périodes 1981-1984 et 2002-2007. Etant donné qu'il s'agit d'une série temporelle discontinue, elle ne permet pas de savoir si les changements d'abondance ont été **linéaires ou non-linéaires**. Le suivi annuel mis en place depuis 2002 devrait permettre de répondre à cette question dans quelques années.
Enfin, il est intéressant de noter que l'interprétation des changements d'abondance et de distribution reste complexe même chez une espèce aussi bien étudiée que le grand albatros pour laquelle on connait maintenant :

- les tendances de populations à long terme grâce au suivis démographiques à terre (40 ans),
- les tendances d'abondance en mer grâce aux comptages par bateau,
- la distribution en mer grâce aux observations par bateau et à la télémétrie (20 ans) et
- le taux d'interaction et la mortalité associée aux pêcheries.

5. Perspectives

La base de données d'observation en mer que nous avons utilisé offre des informations précieuses sur un écosystème relativement mal connu couvrant une vaste zone, étendue sur plus de 30° de latitude dans le sud de l'océan Indien. Il est important de poursuivre les comptages en mer d'oiseaux et mammifères marins sur ces transects et de conserver le même protocole d'observation que celui initié en 2002. **D'ici quelques années, cette série continue permettra de décrire l'évolution des changements de distribution et d'abondance que nous avons mis en évidence entre les années 1980 et 2000 et de tester des relations non-linéaires**.
Une amélioration future pourrait être l'installation d'un enregistreur automatique de plancton (« Continuous Plankton Recorder ») sur le Marion Dufresne. Cela complèterait **le rôle « observatoire » de ce navire océanographique et fournirait des informations indispensables sur l'évolution temporelle des communautés de phyto- et zooplancton, à la base du réseau trophique de l'océan Austral**. En effet, décrire l'effet des changements climatiques en cours sur les espèces des niveaux trophiques inférieurs est une étape essentielle à la compréhension des changements écosystémiques révélés par les prédateurs supérieurs (Barnard *et al.* 2004).

Les changements d'abondance et de distribution en mer sont particulièrement difficiles à mettre en évidence chez les espèces très mobiles, il serait donc pertinent de s'intéresser plutôt à des changements d'utilisation d'habitat (article 3), d'activité en mer ou de paramètres de déplacements (direction, vitesse, durée des trajets, durée et date de migration, etc…).

Malgré la multiplication des suivis télémétriques de déplacements des animaux, ceux-ci sont relativement récents (Jouventin & Weimerskirch 1990). Les suivis télémétriques à long terme présentent des coûts financiers et logistiques importants. Seules quelques espèces ont fait l'objet de ce type d'étude dans l'océan Autral : le grand albatros et le manchot royal (20 ans) dans les îles subantarctiques françaises pendant la période de reproduction sur l'île de la Possession à Crozet, et le manchot adélie en mer de Ross sont suivis depuis 1996. Ces 20 années de suivis permettent **d'explorer l'impact des changements climatiques récents sur les trajets des oiseaux, qui jouent à leur insu le rôle d'espèces « sentinelles » du climat**.
Ainsi, une étude récente montre que la distribution et la vitesse de vol des grand albatros ont été **affectés par les changements de régime du vent qui ont eu lieu pendant les 20 dernières années** (Weimerskirch *et al.* in prep). Parallèlement, une autre étude sur les manchots royaux révèle **une modification des déplacements en réponse aux variations**

climatiques inter-annuelles responsables du déplacement du front polaire (Bost *et al.* in prep).

D'autres suivis télémétriques de ce type ont été récemment initiés sur divers oiseaux marins dans d'autres écosystèmes, le fou et le manchot du Cap (4-5 ans) en Afrique du sud (Pichegru *et al.* 2009) et les albatros de Laysan et les albatros à pieds noirs dans le Pacifique nord (Kappes *et al.* 2010). Ils devraient permettre de mettre en évidenc des changements à long terme d'utilisation d'habitat en réponse aux changements climatiques futurs.

II. Sélection d'habitat et préférences océanographiques

Depuis une vingtaine d'années, les méthodes permettant de quantifier les liens entre la distribution spatiale des animaux marins et les variables océanographiques se sont multipliées (Tremblay *et al.* 2009a). Cette étape est importante pour comprendre comment les paramètres océanographiques influencent la distribution des oiseaux marins. Dans un premier temps, ces études ont été menées à partir des données d'observation en mer faites à bord de navires océanographiques (Tasker *et al.* 1984 ; Veit *et al.* 1996 ; Woehler 1996) et depuis le début des années 1990, les données de suivis télémétriques (Jouventin & Weimerskirch 1990) ont ouvert de nouvelles pistes d'exploration et d'analyse. Parallèlement à l'évolution des techniques de télémétrie, l'accessibilité aux données environnementales s'est développée de façon exponentielle grâce à l'imagerie satellitaire à la fin des années 1990. Ces développements technologiques se sont accompagnés de développements analytiques permettant d'améliorer considérablement le pouvoir prédictif des modèles.
Les modèles spatiaux de sélection d'habitat fournissent des informations sur les zones préférentielles utilisées dans l'environnement marin, généralement considérées comme des zones d'alimentation. Ces modèles sont de plus en plus utilisés pour la délimitation des aires marines protégées (Louzao *et al.* 2009 ; Ban *et al.* 2009), notamment en raison de leur capacité à modéliser la variabilité spatio-temporelle des zones d'utilisation. Leur utilisation dans un contexte prédictif temporel permet de détecter ou de prédire de potentiels futurs changements d'utilisation d'habitat.

1. L'échelon manquant

La plupart des études démographiques montrant un effet du climat sur les performances de reproduction ou la survie des oiseaux et mammifères marins longévifs invoquent un changement de qualité ou de disponibilité des ressources (Barbraud & Weimerskirch 2001 ; Jenouvrier *et al.* 2009 ; Forcada *et al.* 2005). Or, il s'agit de l'échelon manquant dans la plupart des écosystèmes marins. A l'heure actuelle, grâce à l'analyse des contenus stomacaux et aux suivis télémétriques, le régime alimentaire et la distribution spatiale des oiseaux marins sont beaucoup mieux connus que ceux de leur proies (e.g. Cherel & Klages 1997). Le suivi des voyages en mer permet d'approcher au plus près des mécanismes proximaux expliquant les changements démographiques observés à terre. Très peu d'études ont modélisé la distribution des prédateurs en fonction de l'abondance et de la distribution des proies, car la distribution spatiale et l'abondance des échelons intermédiaires du réseau trophique (poissons, calmars, zooplancton, etc…) sont très mal connus en milieu marin, et particulièrement dans l'océan Austral.
Les modèles d'habitat visant à caractériser les zones d'alimentation des oiseaux marins se basent principalement sur des variables océanographiques physiques et une variable biologique, la production primaire, disponibles via les images satellitaires. Grâce à l'analyse des contenus stomacaux des poussins pendant la période d'élevage (Cherel & Ridoux 1992 ; Ridoux 1994), nous connaissons le régime alimentaire des oiseaux marins et la

plupart des espèces ne se nourrissent pas de plancton mais un ou deux échelons trophiques plus haut dans la chaine trophique. Cependant, les paramètres océanographiques et la productivité primaire peuvent être utilisés comme « proxies » de la distribution des proies car les oiseaux marins se nourrissent de proies souvent planctivores et ectothermiques dont les niches thermiques sont souvent étroites (+/- 2°C) (Hulley 1981). De plus, la distribution des proies est souvent intimement liée aux conditions océanographiques (courants, activités tourbillonnaires, fronts thermiques, bathymétrie, etc…). La forme et la complexité des relations (environnement-proies-prédateurs) va donc conditonner la qualité des modèles d'habitat des prédateurs marins (cf § II.4 – *complexité de la dynamique trophique*).
Nous avons donc utilisé des « proxies » environnementaux physiques et la chloprophylle a, pour prédire la distribution spatiale des zones d'alimentation du pétrel à menton blanc et du manchot royal.

2. Déterminants océanographiques de la distribution des zones d'alimentation

Pendant la période de reproduction, les besoins énérgétiques sont très importants et les oiseaux marins ont besoin d'exploiter des habitats océanographiques où les ressources sont abondantes et prédictibles. En effet, la distribution des ressources dans l'environnement n'est pas uniforme et présente une forte variabilité spatio-temporelle.
Les liens entre l'utilisation de l'habitat et les variables oéanographiques rencontrées à l'échelle des voyages alimentaires ont été documentés chez de nombreuses espèces d'oiseaux et de mammifères marins (Weimerskirch 2007 ; Tremblay *et al.* 2009a ; Bost *et al.* 2009b). L'échelle spatiale à laquelle se déroule les processus de sélection d'habitat varient du bassin océanique (régime de vents) à des structures de fine échelle comme les filaments des tourbillons (Tew Kai *et al.* 2009).
La fidélité aux **structures méso-échelles** telles que les **tourbillons** dans les **zones de fronts thermiques** ou dans les **zones d'upwelling** a été mise en évidence chez de nombreuses espèces d'oiseaux marins pélagiques (Weimerskirch 2007 ; Cotté *et al.* 2007). L'albatros à tête grise (Nel *et al.* 2001), l'albatros à bec jaune (Pinaud *et al.* 2005), la sterne fuligineuse (*Sterna fuscata*) (Hyrenbach *et al.* 2006) en milieu subtropical et les frégates (*Fregata minor*) (Weimerskirch *et al.* 2004) en milieu tropical sont des exemples d'espèces qui concentrent leur efforts de recherche alimentaire majoritairement autour des structures méso-échelles telles que les tourbillons/filaments.
D'autres espèces utilisent préférentiellement certaines **masses d'eaux caractéristiques**, à plus large échelle, comme **des zones de fronts** (Bost *et al.* 2009b ; Spear *et al.* 2001) pour les manchots royaux ou les puffins fuligineux (*Puffinus griseus*) d'Australie et Nouvelle-Zélande (Raymond *et al.* 2010), par exemple.
La plupart des espèces d'oisaux marins ciblent des **zones riches en chlorophylle a**, c'est-à-dire fortement **productives** et semblent influencé par ce paramètre biotique de façon directe ou indirecte (Ballance *et al.* 1997 ; Grémillet *et al.* 2004b ; Pinaud & Weimerskirch 2005).

Les 2 espèces que nous avons étudié en détail, le pétrel à menton blanc à Kerguelen et le manchot royal à Crozet, exploitent les eaux froides de l'océan Austral en se dirigeant vers le sud. La SST est un paramètre essentiel qui a été retenu dans tous nos modèles quelque soit le stade de reproduction, sauf pendant l'incubation dans le cas du pétrel à menton blanc car la distance à la glace de mer (corrélée à la SST) avait un meilleur pouvoir explicatif. La glace de mer et la SST agissent comme des indices à grande échelle de la distribution des proies car ces paramètres physiques sont fortement structurés en latitude (Fig VI.1). La SST est l'indice environnemental le plus couramment associé à des réponses comportementales chez les prédateurs marins supérieurs (Spear *et al.* 2001 ; Shaffer *et al.* 2005 ; Louzao *et al.* 2006 ; Hyrenbach *et al.* 2007).

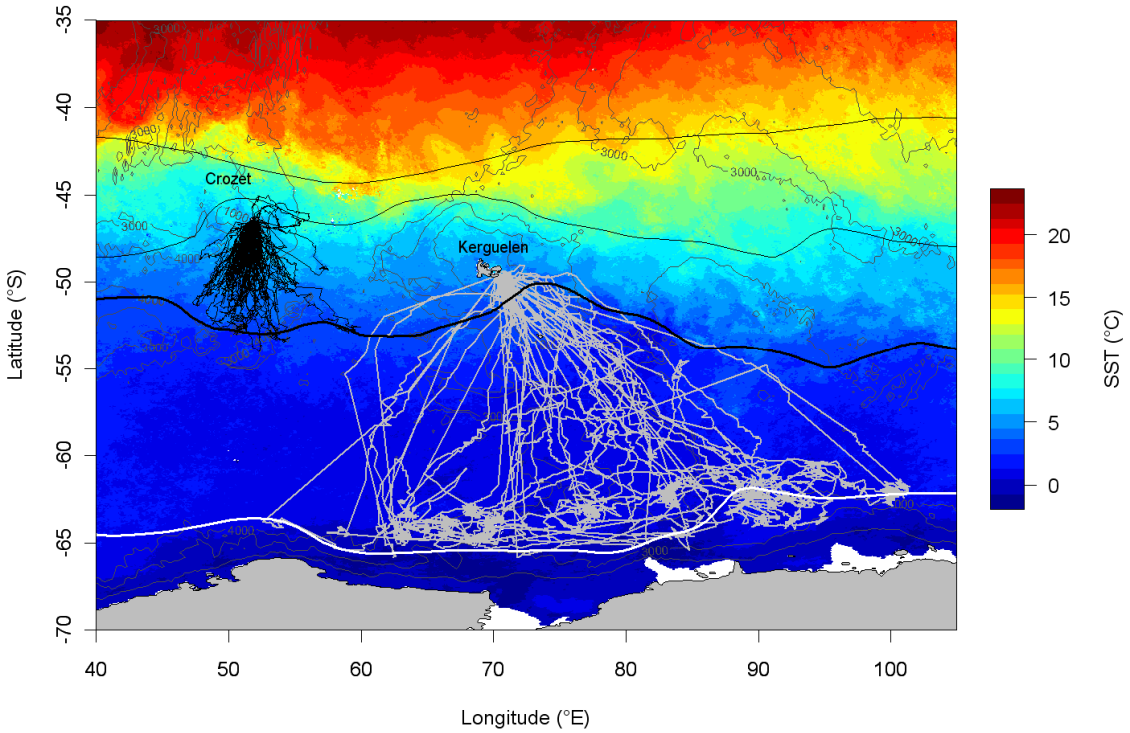


Figure VI.1 : Importance de la structuration latitudinale de la SST et des zones de fronts (front polaire en noir épais et front sud de l'ACC en blanc) sur les trajets alimentaires des manchots royaux de Crozet (noir) et des pétrels à menton blanc de Kerguelen (gris).

La durée moyenne des voyages alimentaires de ces deux espèces est comparable pendant l'incubation (~15 jours) et l'élevage du poussin ou jeune poussin pour les manchots (~9 jours). Par contre, leurs capacités de déplacement et de plongée diffèrent radicalement. Les manchots royaux sont capables de plonger jusqu'à 300-400 m et ciblent le sud de la zone polaire frontale, à ~350-400 km de Crozet, caractérisée par des températures comprises entre 3 et 5°C au niveau du front polaire (Bost *et al.* 1997). Les pétrels à menton blanc sont des prédateurs de surface qui plongent entre 0 et 10 m mais parcourent plus de 1800 km vers le sud pour se nourrir dans les eaux froides de la SIZ au niveau de la limite sud de l'ACC (0-1°C) (Fig VI.1).

A l'intérieur de ces masses d'eaux définies thermiquement, la distribution de l'effort de prospection est influencée par des variables biotiques (production primaire) et abiotiques de plus fines échelles. Les pétrels à menton blanc concentrent leur recherche dans des zones de fort gradient de chlorophylle *a* alors que les manchots royaux sélectionnent les zones de faible gradient de chlorophylle *a* et forts gradients horizontaux de SST (pendant l'incubation). En effet, les manchots royaux utilisent des zones d'activité méso-échelle caractérisée par les SSTG, SSHd et EKE. L'effet de ces variables (SSHd et EKE) n'a pas pu être testée chez le pétrel à menton blanc car les données satellitaires sont inexistentes au sud de 60°S à cette période de l'année.

La bathymétrie et le gradient de bathymétrie ne sont pas des paramètres déterminants pour ces deux espèces. **Nos résultats soulignent donc le caractère dynamique de toutes les variables influençant la distribution des zones d'alimentation du manchot royal et du pétrel à menton blanc.** Dans les deux cas, la distribution spatiale des zones d'alimentation corrobore avec la distribution à large échelle de leurs proies. En revanche, la distribution de la densité de krill dans la SIZ et des myctophidés au niveau du front polaire ne sont pas connues à une plus fine échelle.

La largeur de la SIZ et la vitesse de retrait de la glace de mer influencent l'abondance de krill (Atkinson *et al.* 2008). C'est pour cette raison que nous avions voulu utilisé la largeur de la SIZ (distance entre la limite maximale atteinte par la glace en hiver et la limite minimale en été) dans les modèles d'habitat. Mais cette variable est corrélée à la SST et à la distance à la glace de mer, donc nous n'avons pas pu l'inclure. Pour la même raison, le nombre de jours de glace par an n'a pas pu être utilisé alors qu'il aurait permis de prendre en compte la dynamique de la glace.

- Influence des contraintes de reproduction

Il est intéressant de noter que **les variables sélectionnées et/ou leur influence sur les oiseaux varient en fonction du stade de reproduction**. Par exemple, la concentration en chlorophylle *a* et le gradient de SST ont des effets opposées sur le temps de résidence en fonction des stades de reproduction du manchot royal. En effet, les contraintes énergétiques évoluent au cours des différents stades de la reproduction et limitent les déplacements en mer (Green *et al.* 2009). La durée des trajets alimentaires est généralement plus courte pendant l'élevage, donc les oiseaux doivent maximiser leurs occasions de capture en se basant sur des proies dont l'abondance et la distribution sont prévisibles dans le temps et dans l'espace (Weimerskirch 2007).

Une étude menée en Georgie du Sud a montré que la durée des trajets, la distance parcourue et le point d'éloignement maximal de 4 espèces d'albatros variaient davantage au sein d'une même espèce entre les stades de reproduction (incubation, élevage) qu'entre les différentes espèces au même stade (Phalan *et al.* 2007). Ainsi, la distribution spatiale des oiseaux dépend à la fois de l'évolution des contraintes énergétiques associées au stade de reproduction et de la dynamique spatio-temporelle des paramètres océanographiques pendant l'été. Au cours de l'été austral, les conditions océanographiques évoluent rapidement avec le réchauffement des

eaux de surface, la fonte des glaces et la mise en place des « blooms » phytoplanctoniques. La position latitudinale du front polaire varie saisonnièrement (Sokolov & Rintoul 2009) et s'éloigne progressivement de Crozet au cours de l'été, alors que les besoins énergétiques des manchots augmentent avec l'élevage d'un jeune poussin.
Par ailleurs, les pétrels à menton blanc se dirigent vers les eaux antarctiques uniquement lorsque la glace de mer s'est retirée et que ses besoins énergétiques sont trop importants pour effectuer des allers-retours dans le courant du Benguela où ils passent l'hiver. Le retrait de la glace de mer sert probablement de signal déclencheur à un changement de distribution et d'activité. De même, la distance à la glace de mer influence la distribution du pétrel à menton blanc uniquement pendant la période d'incubation, ce qui indique que les oiseaux ajustent leur distribution en fonction du contexte océanographique et du stade de la reproduction. La dynamique saisonnière des paramètres océanographiques joue donc un rôle clé dans le choix des zones d'alimentation.

- La saison de non-reproduction

La plupart des études ont été menées pendant la période estivale car les conditions d'observation en mer par bateaux sont meilleures et la plupart des oiseaux reproducteurs sont accessibles sur les colonies, ce qui facilite le déploiement et la récupération des balises. La période de non-reproduction est restée longtemps inexplorée car les oiseaux partent en mer pour de longues périodes et muent, ce qui limite l'utilisation de balises Argos ou GPS attachées aux plumes des oiseaux. D'autre part, ils sont aussi beaucoup plus sensibles à la manipulation et au port d'appareils à ce stade du cycles (Bost *et al.* 2009a). En effet, la période hivernale (ou la période de non-reproduction) est critique car souvent caractérisée par des conditions climatiques rigoureuses et des ressources alimentaires moins abondantes (Newton 2004). Elle conditionne la survie d'un grand nombre de populations animales et notamment des espèces migratrices (Sillett *et al.* 2000 ; Barbraud & Weimerskirch 2003 ; Newton 2004). D'un point de vue démographique, elle **agit comme un filtre sélectif sur les individus de mauvaises qualités et conditionne en grande partie la mortalité adulte** (Nevoux *et al.* 2007 ; Nevoux *et al.* 2008). A large échelle, les mouvements migratoires assurent aux oiseaux marins les moyens de trouver de la nourriture dans les zones d'upwelling très productives toute l'année (Shaffer *et al.* 2006 ; Egevang *et al.* 2010).
Le développement de la géolocalisation au cours des années 1990 a offert la possibilité de suivre les oiseaux pendant de longues périodes et de déterminer leur distribution hivernale (Wilson *et al.* 1992 ; Grémillet *et al.* 2000 ; Phillips *et al.* 2004).
Dans ce travail, nous avons caractérisé les paramètres océanograhiques rencontrés dans les zones les plus utilisées par le pétrel à menton blanc sur ces zones d'hivernage, dans le courant du Benguela. Contrairement à la période estivale, ils exploitent des zones néritiques, sur le plateau et la pente continentale (200-300 m) des côtes sud africaine et namibiennes. **Les concentrations en chlorophylle a et les gradients sont très forts et la température des eaux de surface est typique des zones d'upwelling en milieu subtropical** (~18°C). Cette

période de 5 à 6 mois peut être critique car les pétrels effectuent probablement leur mue (complète ou partielle) à cette période de l'année.

3. Variabilité interannuelle et prévisibilité des ressources

Dans un contexte d'hétérogénéité échelle-dépendante des ressources, une notion essentielle pour le concept d'acquisition optimale est la prévisibilité des ressources pour les prédateurs. Cette notion est reliée à l'expérience des animaux et à la connaissance de leur milieu qui leur permettent d'ajuster leur stratégie d'acquisition des ressources, c'est-à-dire l'utilisation de l'habitat (Weimerskirch 2007 ; Hamer *et al.* 2007). Une structure physique à grande échelle (~100-300 km) comme un front présente des densités de ressources globalement prévisibles dans l'espace (Weimerskirch 2007) alors que des agrégations très denses de fine échelle (~1-10 km) sont plus difficiles d'accès aux prédateurs en raison de leur caractère éphémère dans le temps et localisé dans l'espace (Van Franeker *et al.* 2002 ; Pinaud & Weimerskirch 2005; Weimerskirch 2007). En effet, de fortes densités de proies peuvent être relativement prévisibles pour les prédateurs lorsque les processus physiques à l'origine de ces fortes densités sont stables dans l'espace et récurrentes dans le temps. Par conséquent, les phénomènes physiques (sub)mésoéchelle ont une échelle de temps et d'espace intermédiaire qui correspond à celle des habitats des prédateurs marins (Pinaud & Weimerskirch 2005). Ces échelles rendraient alors possible des ajustements comportementaux des prédateurs et la sélection d'habitats favorables en raison d'une prévisibilité des ressources (Pinaud & Weimerskirch 2005).

Les paramètres de déplacement (vitesse – direction – angle de virage) permettent de distinguer des périodes de transit où les oiseaux parcourent de longues distances entre la colonie et les sites d'alimentation (Cotté *et al.* 2007). Les pétrels à menton blanc mettent en moyenne 2 jours pour atteindre la limite de la glace de mer à des vitesses moyennes de 90 km/h. Ces périodes de transits rapides vers les zones d'alimentation indiquent que les proies sont prévisibles dans le temps et dans l'espace. Ces études suggèrent que les oiseaux ont acquis et gardé en mémoire une connaissance approfondie de leur environnement. Pourtant, les paramètres océanographiques peuvent présenter des fortes variations inter-annuelles et donc les indices environnementaux associées à la distribution des ressources alimentaires peuvent changer d'une année sur l'autre. Cette variabilité temporelle dépend des indices considérés ; la bathymétrie est un indice stable, alors que la SST, la position des fronts ou les anomalies de hauteur d'eau sont des paramètres dynamiques.
Certaines espèces d'oiseaux marins pélagiques exploitent des zones caractérisées par des variables océanographiques dynamiques, structurant la distribution des ressources. A l'inverse, d'autres espèces comme le grand albatros (Fig VI.2, Louzao *et al. In press*), l'albatros à sourcils noirs (Pinaud & Weimerskirch 2002 ; Pinaud & Weimerskirch 2002) ou le puffin de Parkinson (*Procellaria parkinsoni*) (Freeman *et al.* 2010) prospectent principalement au niveau de zones stables dans le temps, caractérisées par des forts gradients de bathymétrie (pente continentale ou monts sous-marins).

Dans notre étude, les modèles d'habitat réalisés à partir de la série de suivis à long terme de manchots royaux ont révélé une faible variabilité inter-annuelle des variables explicatives (faible variance de l'effet aléatoire « année »).
De même, une étude conduite sur les albatros de Laysan et les albatros à pieds noirs dans le Pacifique nord a montré que malgré des conditions océanographiques (SST, production primaire, fronts) changeantes, l'association entre l'effort de recherche alimentaire et les meilleurs prédicteurs environnementaux variait peu sur une période de 4 ans (Kappes *et al.* 2010).
Les modèles d'habitat réalisés sur le grand albatros ont révélé l'importance du gradient du bathymétrie pendant les périodes d'incubation et d'élevage du poussin pendant les 11 années de suivis télémétriques (Fig VI.2a). Cet indice est statique et affecte probablement la distirbution des proies de façon constante dans le temps (Fig VI.2b). Les zones de forts gradients de bathymétrie (pente continentale, monts sous-marins) sont connus pour concentrer une grande diversité d'espèces marines (Sydeman *et al.* 2006 ; Morato *et al.* 2010), y compris des calmars dont se nourrissent les grands albatros (Cherel & Weimerskirch 1999).

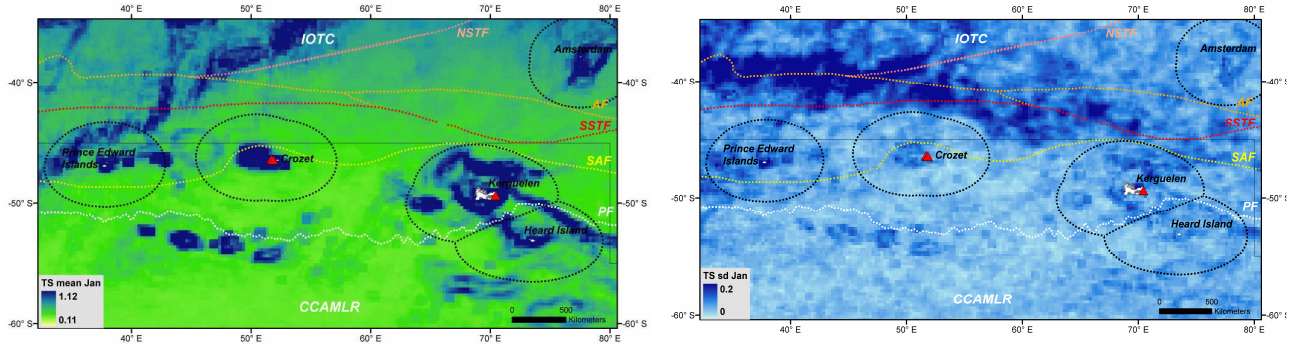


Figure VI.2 : (a) Prédictions moyenne du temps passé par secteur pendant l'incubation chez le grand albatros sur une période de 11 ans de suivis télémétriques (1998-2008), (b) variance associée aux prédictions moyennessur la période de 11 ans. Les zones économiques exclusives apparaissent autour des iles ainsi que les principaux fronts (Louzao *et al. In press*).

Contrairement à la SST ou aux fronts océaniques, les gradients de bathymétrie semblent être difficiles à percevoir par des prédateurs aériens comme le grand albatros. Cette association reflète donc un lien étroit entre la bathymétrie et la distribution des proies (calmars). La fidélité aux zones de forts gradients bathymétriques pourrait être lié à des phénomènes d'apprentissage (succès de pêche) et à la faible variabilité inter-annuelles des relations entre ce paramètre topographique et la distribution des proies.

4. La notion de bio-indicateurs

Les oiseaux marins sont souvent considérés comme des bio-indicateurs de l'écosystème marin, car ils intègrent spatio-temporellement les changements qui ont lieu aux niveaux trophiques inférieurs (Diamond & Devlin 2003 ; Einoder 2009). Cependant, ce rôle a été

redéfini récemment grâce aux éclairages récents de nombreuses études (Piatt *et al.* 2007 ; Bost *et al.* 2008). Leur qualité dans ce rôle est clairement déterminée par la façon dont les variations des indices dérivés des prédateurs reflètent les changements observés aux niveaux trophiques inférieurs de l'écosystème considéré (Reid *et al.* 2005). Différents indices sont couramment utilisés tels que les tendances de population, le régime alimentaire, les dates de ponte ou d'éclosion, les performances de reproduction (taille des œufs, croissance des poussins, succès reproducteur) ou les aires de distribution (Gaston *et al.* 2009). Ces indices représentent des signaux intégrés qui témoignent de changements à des échelles temporelles allant de quelques jours à plusieurs années, voir décennies. Les indices comportementaux et les suivis de déplacements peuvent donc constituer de meilleurs témoins des changements écosystémiques (Alonzo *et al.* 2003 ; Bost *et al.* 2008). Le suivi des paramètres de déplacements et des aires de distribution des espèces migratrices fournit des informations précieuses sur les différents écosystèmes rencontrés, ce qui peut être très intéressant aux vues des disparités régionales des changements climatiques.

De nombreuses études ont cherché à mettre en évidence des critères permettant de définir les meilleurs bio-indicateurs grâce aux données de « foraging ». Ils doivent (1) être abondants, (2) être facilement accessibles et manipulables, (3) dépendre de ressources trophiques abondantes et prédictible, (4) être fortement contraints énergétiquement, (5) ne pas être affectés par des menaces à terre (déchets, prédateurs introduits) et (6) être suivis depuis plusieurs années (au moins 15 ans) (Gaston *et al.* 2009).

Le manchot royal répond à tous ces critères et peut donc être considéré comme une bonne espèce bio-indicatrice. En revanche, le grand albatros ne dépend pas de ressources prédictibles et sa stratégie d'alimentation en ferait un « mauvais » bio-indicateur. De façon générale, les espèces qui utilisent des indices environnementaux dynamiques dans le temps et l'espace seront plus aptes à témoigner de changements écosystémiques que les espèces ciblant des structures océaniques statiques telles que les reliefs bathymétriques comme le grand albatros (Louzao *et al.* in press) ou l'albatros à sourcils noirs (Pinaud & Weimerskirch 2002).

Par ailleurs, les espèces qui ont tendances à se regrouper en mer avec d'autres espèces (oiseaux, mammifères marins ou poissons) comme le pétrel à menton blanc, présentent l'avantage de refléter des changements au niveau de toute une communauté. Combiner les indices provenant de plusieurs colonies et/ou plusieurs espèces peut rendre les indicateurs plus robustes en permettant de distinguer l'impact des facteurs locaux (e.g. densité-dépendance, prédation ou espèces introduites) de celui des changements écosystémiques et de réduire les effets « site-spécifique » (Frederiksen *et al.* 2007).

5. Limites des modèles d'utilisation d'habitat et avancées actuelles

5.1. Limites liées aux données environnementales

La validité des modèles d'habitat dépend fortement de la pertinence biologique des variables explicatives inclues dans le modèle complet, avant la sélection de variables. L'utilisation de données satellitaires imposent certaines limites : (1) la couverture nuageuse

masque une partie des images, limitant leur utilisation à une résolution temporelle hebdomadaire dans l'océan Austral, alors que certains processus dynamiques de méso-échelle se produisent à des échelles temporelles plus fines ; (2) elles fournissent des mesures de surface (2 dimensions), alors que les certains oiseaux marins se nourrissent en profondeur de proies mésopélagiques (3 dimensions) ; (3) il peut y avoir un décalage entre les mesures d'un processus physique (le retrait de la glace de mer, la formation de tourbillons méso-échelle, etc…) et leurs effets sur les niveaux trophiques les plus élevés. L'importance de ce décalage dépend de plusieurs facteurs comme le taux de transfert de la production primaire le long du réseau trophique, le niveau trophique de l'espèce étudiée, ou les capacités de déplacements des proies.

5.2. Les effets « retard »

En effet, **nos modèles ne prennent pas en compte des potentiels effets « retard »**. Il se pourrait par exemple que la concentration de chlorophylle *a* ou la concentration de la glace de mer 2 ou 3 mois avant l'arrivée des pétrels à menton blanc (t-1, t-2, t-3, etc…) conditionne la distribution du krill et donc la distribution des prédateurs au temps t. De tels effets retards, allant de plusieurs mois à quelques années, ont été largement mis en évidence au travers des réponses démographiques ou populationnelles à des fluctuations climatiques (Stenseth *et al.* 2002). Par exemple, le succès reproducteur et la survie des mouettes tridactyles (*Rissa tridactyla*) en mer du Nord sont plus faibles lorsque l'hiver précédent a été chaud (Frederiksen *et al.* 2004). Ces effets retards ont également été mis en évidence chez les oiseaux et mammifères marins de l'océan Austral (Jenouvrier *et al.* 2006). Des hivers froids où l'etendue de glace de mer est maximale vont favoriser la croissance du krill antarctique dont la plupart des espèces d'oiseaux antarctiques se nourrissent pendant l'été austral (Jenouvrier *et al.* 2006). La détection de ces effets n'est pas facile à mettre en évidence grâce aux modèles d'habitat, et nécessite un bonne connaissance de la dynamique spatiale des proies en relation avec celle des paramètres océanographiques.

5.3. La complexité de la dynamique trophique

De façon générale, on estime que les espèces qui ont des niches écologiques restreintes sont plus faciles à modéliser que les espèces ayant des niches très larges (Brotons *et al.* 2004). A cette vision s'ajoute la complexité et/ou le nombre de paramètres océanographiques impliqués dans la dynamique spatiale des proies, car cela va influencer largement le pouvoir prédictif des modèles d'habitat. Une espèce peut avoir une niche restreinte et se nourrir exclusivement d'un type de proies dont la distribution et l'abondance sont régit par de nombreux processus physiques ou biologiques difficiles à modéliser. Le nombre d'échelons trophiques intermédiaires entre le phytoplancton et les prédateurs marins varie généralement de 1 à 4 et chaque échelon est influencé à la fois par les relations trophiques et les paramètres environnementaux (courants, advection, etc..). Plus ces relations sont complexes, plus le pouvoir prédictif des modèles d'habitat basés sur les paramètres environnementaux sont susceptibles d'être affectés et les sorties de modèles délicates à interprêter (Fig VI.3).

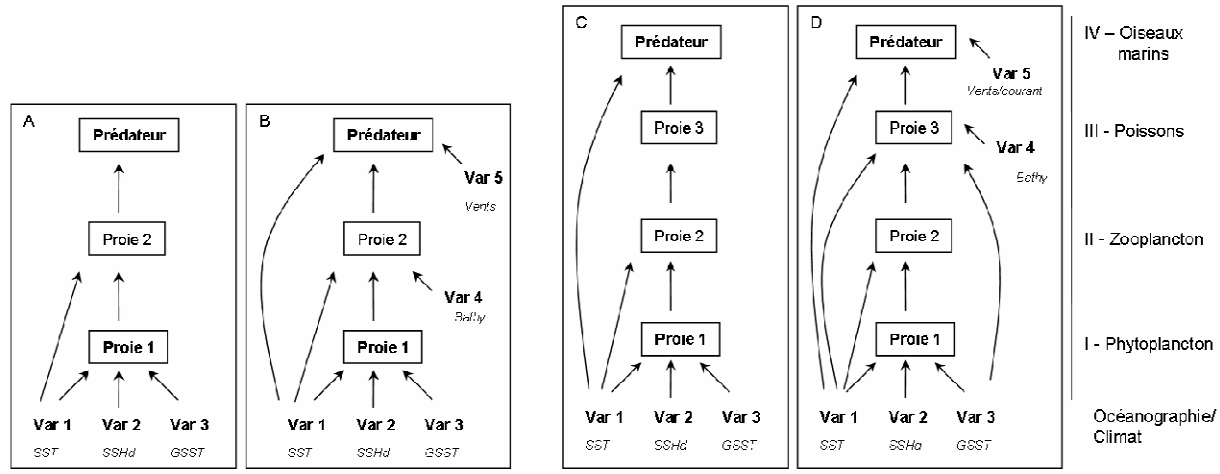


Figure VI.3 : Exemples de niveaux de complexité croissants entre les paramètres environnementaux et la distribution d'un prédateur « spécialiste » se nourrissant d'un type de proies au 3ème (A, B) ou au 4ème (C, D) échelon du réseau trophique. Les variables océanographiques ou climatiques peuvent agir simultanément sur les différents échelons et les relations peuvent être complexes lorsque de nombreux paramètres environnementaux interviennent à plusieurs niveaux (B et D). Plus les réseaux sont simples (A et C), plus les modèles d'habitat des prédateurs basés sur les « proxies » océanographiques seront robustes. Ces réseaux pourraient devenir encore plus complexes si l'on considère une espèce « généraliste » capable de se nourrir sur plusieurs proies à différents niveaux trophiques.

Une étude récente s'est intéressée à l'extrapolation spatiale de la théorie du « match/mismatch » temporel (Cushing 1990) dans l'écosystème du Benguela (Grémillet *et al.* 2008a). Les auteurs ont trouvé de fortes corrélations entre la chlorophylle *a* (phytoplancton) et la SST et des recouvrements spatio-temporels importants entre la chlorophylle *a* et les aires d'alimentation des fous du Cap ; en revanche, les recouvrements spatiaux des biomasses de phyto et zooplanctons sont faibles de même qu'entre le zooplancton et les poissons (sardines et anchois) et entre les poissons et les oiseaux (Grémillet *et al.*2008). Ainsi, les fous de Cap sont capables de se nourrir sur des patchs localisés et peu denses de sardines ou d'anchois où la concentration en chlorophylle *a* est pourtant élevée (Grémillet *et al.* 2010). Ceci illustre la complexité des modèles d'habitat lorsque plusieurs échelons trophiques sont concernés.

Les 2 espèces étudiées lors de cette thèse reposent sur des écosystèmes relativement plus simples. Le pétrel à menton blanc se nourrit de krill, un échelon plus haut que la production primaire, et les manchots royaux se nourrissent essentiellement de myctophidés, deux échelons plus hauts mais dont le lien avec les échelons inférieurs et les paramètres physiques sont relativement bien établis (Fig VI.4). Dans l'océan Austral, Raymond *et al.* (2010) ont montré une bonne corrélation entre la production primaire, les copépodes, les myctophidés et les oiseaux marins (Puffins à bec grêle) au niveau du front polaire en été.

La figure VI.4 synthétise les résultats des modèles d'habitat concernant l'influence des paramètres océanographiques sur la distribution de l'effort de recherche alimentaire des pétrels à menton blanc et des manchots royaux. Elle témoigne des nombreuses inconnues

(flèches grises) concernant l'effet des paramètres physiques de l'environnement sur les échelons inférieurs.

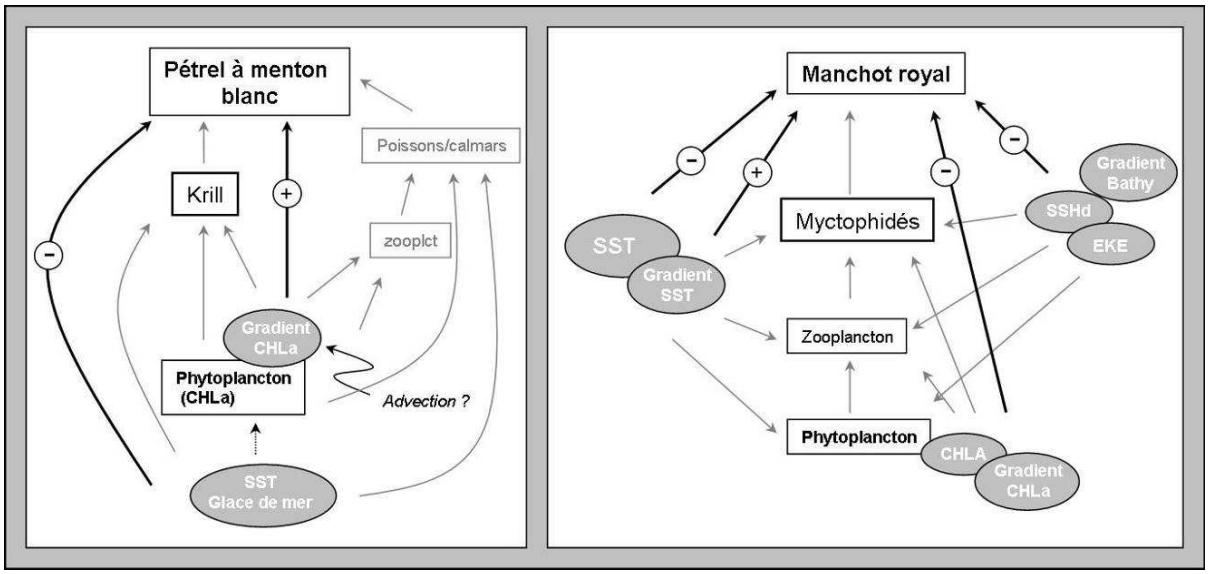


Figure VI.4 : impact des paramètres environnementaux sur le temps passé par secteur des pétrels à menton blanc et des manchots royaux et liens probables avec les échelons trophiques inférieurs. Les corrélations que nous avons trouvé sont en symbolisées par les flèches noires et les flèches grises indiquent les liens probables sous-jacents aux modèles.

5.4. La forme des relations entre effort de recherche alimentaire et environnement

Bien que l'étape de sélection de variables ai été effectuée à partir de modèles linéaires, nous avons testé la non-linéarité des relations en appliquent des GAM (Generalized Additive Models) mixtes sur le modèle le plus parcimonieux. **Aucune relation non-linéaire n'a été détecté sur les 4 modèles testés** (2 espèces + 2 stades) et le pouvoir prédictif des modèles n'était pas amélioré par l'utilisation de GAM. Etant donné que les manchots ciblent des gammes de SST particulière associée au front polaire, on se serait attendue à une relation quadratique centrée sur les température de cette masse d'eau (4-5°C en surface). Or, ce n'est pas la cas. L'absence de relation quadratique entre la SST et l'effort de recherche alimentaire des manchots royaux s'explique par la méthode d'échantillonnage. Contrairement aux données d'observation en mer, les données de télémétrie ne permettent pas de contrôler la distibution spatiale de l'échantillonnage. Les conditions environnementales expérimentées par les manchots sont fortement dépendantes des contraintes associées au déplacement et à la reproduction. Les manchots concentrent leur effort de pêche au sud de la zone polaire frontale qui représente le point d'éloignement maximal, avant d'amorcer leur trajet retour. Pour détecter une relation quadratique, il faudrait montrer que les manchots passent peu de temps dans les eaux plus froides au sud du front polaire ; or, ils ne s'y aventurent pas car cela serait trop coûteux énergétiquement au vu de leurs trajets déjà considérables. Cette contrainte d'échantillonnage est également responsable de la non-indépendance des données de

télémétrie et limite la gamme de modèles potentiellement utilisables car ils doivent prendre en compte l'autocorrélation spatiale ou temporelle des données.

5.5. La généralisation spatiale des modèles

Lors de l'étape de généralisation (extrapolation) spatiale des modèles d'utilisation d'habitat, nous avons choisis de limiter la zone de prédiction en fonction de la distance maximale atteinte par les oiseaux lors des trajets alimentaires observés. Cette approche est couramment utilisée chez les « central place foragers ». Cependant, chez ce type d'espèce, l'accessibilité des habitats varie inversement avec la distance à la colonie et ceci particulièrement chez les espèces plongeuses (manchots, phoques,…) dont les coûts énergétiques de déplacement sont très importants (Orians & Pearson 1979 ; Matthiopoulos 2003). Inclure la distance de chaque cellule du modèle à la colonie d'origine des oiseaux est une solution (Louzao *et al.* 2006), mais pose un problème lorsque l'on s'intéresse à des oiseaux effectuant des trajets dans la direction nord-sud dans l'océan Austral. Dans ce cas, la distance à la colonie est fortement corrélée à la SST du fait de la stratification latitudinale de la SST de l'équateur vers les pôles.

5.6. La généralisation à l'échelle populationnelle

Les cartes de probabilité d'utilisation ou d'intensité d'utilisation issues des sorties de modèles sont souvent interprêtées au niveau populationnel alors qu'elles reposent souvent sur un nombre limité d'individus. Cette limite est bien évidemment liée au coût financier et matériel du déploiement des balises mais doit être gardé en mémoire lorsque l'on utilise ces modèles dans un but prédictif. Plusieurs études ont mis en évidence le rôle de la qualité individuelle sur le succès de pêche des oiseaux marins (Cam *et al.* 2002 ; Lescroël *et al.* 2009) et une forte variabilité inter-individuelle au sein d'une même population peut masquer les réponses aux changements climatiques si le nombre d'individus échantillonnés est trop faible. Des méthodes ont été proposées pour évaluer si la taille de l'échantillon était suffisante pour décrire la distribution en mer à l'échelle populationnelle en utilisant des courbes de saturation (Hindell *et al.* 2003 ; Alderman *et al.* 2010). Ces courbes de saturation sont basées sur des méthodes de 'bootstrap' permettant d'incrémenter le nombre de trajets et de calculer le nombre moyens de cellules occupées à l'intérieur d'une grille. Lorsque le nombre de cellules n'augmente plus, l'asymptote est atteinte, signifiant que le nombre d'individus est suffisant pour décrire l'aire de répartition de l'espèce au niveau populationnel (Hindell *et al.* 2003).

6. Perspectives

6.1. Comparer les modèles issus des comptages en mer et les suivis télémétriques

Les données d'observation en mer pourraient être utilisées pour modéliser l'habitat des espèces, dans la continuité de l'étude conduite par Hyrenbach *et al.* (2003) au niveau de

la communauté d'oiseaux marins rencontrés sur ces transects d'observation du Marion Dufresne. Les données récoltées pendant les 8 dernières années permettraient d'implementer un modèle par espèce et de les comparer avec des modèles d'utilisation d'habitat ajustés à partir de données télémétriques (Louzao *et al.* 2009). Ce type de comparaisons pourrait être réalisé sur les adultes de grand albatros car ils sont facilement distinguables en mer et des modèles d'utilisation d'habitat ont déjà été développés à partir de données télémétriques (Louzao *et al.* in press).

6.2. Prédire la distribution du krill antarctique

Deux campagnes océanographiques conduites par des chercheurs Australiens ont permis d'estimer les densités et la distibution spatiale des différents échelons trophiques (phytoplancton – euphausiacés- oiseaux et mammifères marins) dans la SIZ située au sud des îles subantarctiques de Crozet et Kerguelen (30°E-130°E) pendant l'été austral (Nicol *et al.* 2000 ; 2010). Elles ont par exemple montré que le krill était distribué de façon plus homogène dans la partie Ouest que dans la partie Est (Nicol *et al.* 2010). Ils ont ainsi pu corréler les densités d'oiseaux à la concentration locale de krill estimée par des méthodes accoustiques (Woehler *et al.* 2010). Ils ont trouvé une corrélation négative entre les patchs les plus denses de krill et la densité de pétrel à menton blanc (Woehler *et al.* 2010). Cependant, ce résultat mériterait d'être abordé à l'aide de modèle d'habitat afin de mieux comprendre les liens entre la densité et la distribution de krill et les paramètres océanographiques enregistrés simultanément.

Par ailleurs, la comparaison de ces modèles avec les modèles spatiaux d'utilisation d'habitat du pétrel à menton blanc à la même période serait un moyen de valider l'utilisation des prédateurs marins comme bio-indicateurs des ressources trophiques de l'océan Austral. De même, il serait intéressant de comparer les sorties de modèles d'habitat de différentes espèces se nourrissant de krill en bordure de l'Antarctique afin d'évaluer si les différents modèles identifient des structures similaires correspondant à des fortes densités de krill.

6.3. Utiliser d'autres covariables pouvant améliorer les capacités de prédictions des modèles d'habitat

- Couplage avec des modèles de distribution de proies

Comme nous l'avons abordé au paragraphe II.2, la grande inconnue des modèles d'habitat actuels est la distribution et l'abondance des proies des prédateurs marins.

Plusieurs modèles d'habitat ont été réalisés sur des espèces de poissons et calmars mais ils se limitent à la zone du plateau de Kerguelen où les traits de chalut ont été effectués. C'est le cas d'une espèce de myctophidés, *Electrona antarctica* (Loots *et al.* 2007) dont l'abondance a été modélisée à l'échelle du plateau de Kerguelen. Ce type de sorties de modèles pourrait être utilisées pour expliquer la distribution spatiale de l'albatros à sourcils noirs, qui se nourrit essentiellement de poissons et calmars sur la pente continentale du plateau de Kerguelen (Pinaud & Weimerskirch 2002).

- *Modèles individus centrés*

Une des limites des modèles d'habitat actuels est d'arriver à paramétrer la direction de départ priviligiée par les oiseaux. Ce paramètre est difficile à rentrer dans les modèles car il peut dépendre de divers facteurs tels que la direction des vents et courants au départ ou au retour des trajets alimentaires, ou des effets mémoires intrinsèques à la population. Une des façons de prendre en compte ce paramètre est l'utilisation de modèles individus centrés (IBM) basés sur des simulations de trajectoires suivant les paramètres de déplacements observés (Duboz et al in prep).

- *Impact des pêcheries*

Nous avions pensé inclure une covariable liée aux efforts de pêche des palangriers au même titre qu'une variable environnementale dans les modèles d'habitat car a distribution des oiseaux marins peut être influencée par celle des bateaux de pêche. Cependant, l'hypothèse sous-jacente serait que tous les individus de la population soit affectés de la même façon par la présence de bateaux de pêche, or il est peu probable que cela soit le cas (Delord *et al.* 2010*)*. Cet effet ne concerne probablement qu'une partie de la population (cf chapitre 6 § I. 3.2) au travers de spécialisations individuelles pour ce type de stratégie opportuniste (Freeman 1997 ; Votier *et al.* 2010).

- *Présence de congénères*

La présence de congénères ou d'autres espèces pourrait également jouer un rôle sur les choix des sites d'alimentation (Campomizzi *et al.* 2008). Cette variable est de plus en plus prise en compte en milieu terrestre, notamment pour les espèces territoriales (Nocera & Forbes 2010). Cependant, il n'existe aucun moyen d'avoir cette information en mer (nombre de congénères, présence de mammifères marins, etc…), à moins d'effectuer des observations par bateau ou d'équiper les oiseaux avec des caméras.

- *Fine échelle*

Une amélioration notable serait l'utilisation de variables environnementales à plus fine échelle spatiale et temporelle car les modèles que nous avons réalisé masquent une partie de la dynamique spatio-temporelle des processus océanographiques. Cette diminution de résolution serait particulièrement pertinente pour modéliser les efforts de pêche pendant les trajets courts et prendre en compte plus précisément les phénomènes méso-échelles de type tourbillons.

6.4. Comparaison entre les colonies

Il serait également intéressant de réaliser le même type de modèle d'utilisation d'habitat sur les voyages alimentaires des pétrels à menton blanc de Crozet afin de comparer les indices environnementaux utilisés pendant l'incubation et l'élevage. Cela permettrait peut-être d'expliquer pourquoi une partie des les adultes reproducteurs de Crozet continuent leurs allers-retour dans le courant du Benguela pendant l'incubation, contrairement à ceux de Crozet.

III. Influence des traits d'histoire de vie sur la sensibilité des espèces au changement climatique

D'après la théorie de l'évolution, la sélection naturelle favorise les organismes adoptant des « stratégies » qui optimisent l'utilisation des ressources disponibles dans leur environnement afin de maximiser leur « fitness » (Stearns 1992).
Bien qu'ils passent la majeure partie de leur temps en mer, les oiseaux marins ne se sont pas complètement affranchis du monde terrestre puisqu'ils doivent se rendre à terre pour la reproduction ou pour la mue dans cetains cas (manchots). Cette contrainte a été une pression séléctive majeure qui a fortement modelé la physiologie, le comportement et les traits d'histoire de vie de ces oiseaux (Jouventin & Mougin 1981 ; Croxall 1984 ; Ricklefs 1990).

Dans un contexte de changements climatiques rapides, on peut se demander si certaines espèces seront plus sensibles que d'autres et quels sont les traits d'histoire de vie qui seront les plus soumis à la pression de sélection (Burton *et al.* 2010). Les études menées en milieu marin et terrestre montrent que les espèces les plus vulnérables auraient les caractéristiques suivantes:

- des aires de distribution restreintes et vivant dans les milieux polaires ou montagneux (Parmesan 2006).
- des tailles de population sont faibles
- des habitats ou régimes alimentaires de type « spécialiste » (Davies *et al.* 2004)
- une stratégie démographique de type k, avec un faible taux de renouvellement, une faible fécondité et une grande longévité (Bodmer et al. 1997)
- une position trophique au sommet des chaînes alimentaires (Davis and Shaw 2001).

Les oiseaux marins de l'océan Austral remplissent seulement une partie de ces critères. La taille des aires de distribution, les effectifs de populations et le degré de spécialisation varient fortement en fonction des espèces. Chez les sphenisciformes (les manchots), les tailles de colonie peuvent atteindre des effectifs de centaines de milliers de couples et leurs aires de distribution sont restreintes pendant la période de reproduction. A l'inverse, les tailles de population sont souvent moins importantes chez les procellariiformes et leurs aires de distribution plus étendues (Warham 1990).
Une des particularités des oiseaux marins de l'océan Austral est qu'ils nichent sur des îles isolées et peu nombreuses, ce qui limite leur possibilité de dispersion vers des sites de nidification plus favorables en terme d'accessibilité aux ressources. Les espèces insulaires n'ont que très peu de possibilités de s'adapter (Hanski 1999). En milieu terrestre, la plupart des changements de distribution concernent à la fois les aires de nourrissage et les sites de reproduction (Parmesan 2006). **Le travail réalisé lors de cette thèse s'est intéressé exclusivement à la distribution en mer mais il est évident que des modifications du climat peuvent également avoir un rôle direct à terre.** Des évènements extrêmes comme des fortes pluies, des inondations, des pics de chaleur ou bien des changements de végétation

peuvent affectés les conditions de nidification sur les îles et avoir des conséquences sur le succès reproducteur.
Dans cette section, nous avons voulu développé quelques aspects concernant les traits d'histoire de vie liés à la distribution spatiale des oiseaux et susceptibles de les rendre plus vulnérables aux changements climatiques. En effet, l'habitat joue un rôle clé dans la sensibilité des oiseaux marins aux changements climatiques : le cas le plus extrême est celui du manchot empereur qui utilisent la glace de mer comme habitat pour se reproduire, se nourrir et muer (Jenouvrier *et al.* 2009).

1. Les stratégies alimentaires

La stratégie alimentaire des espèces conditionnent en grande partie la distribution des oiseaux marins et inclue à la fois le choix des zones d'alimentation et le régime alimentaire. Une bonne connaissance des régimes alimentaires et des zones d'alimentation prospectées pendant les différentes périodes du cycle de vie des espèces est essentielle à l'étude de l'impact des changements climatiques sur les populations (Rolland *et al.* 2008).

- *La flexibilité du régime alimentaire*

Le régime alimentaire peut conditionner les réponses des populations aux changements climatiques. Des espèces dont le régime alimentaire est spécialisé sur un ou deux types de proies devrait être moins flexibles que des espèces très généralistes et/ou opportunistes.
A priori **les espèces migratrices sont capables d'une grande flexibilité en terme de régime alimentaire car elles se nourrissent de proies différentes pendant l'été et l'hiver** et s'associent à des indices océanographiques différents. Les pétrels à menton blanc se nourrissent principalement de krill dans la SIZ pendant l'été (Delord *et al.* 2010), de petits poissons pélagiques et des crustacés (euphausiacés) dans le courant du Benguela l'hiver et sont capables de se nourrir de déchets de pêche (Jackson 1988). De plus, ils s'agit de compétiteurs actifs lorsqu'ils sont associés à d'autres espèces autour des bateaux de pêche ou dans des zones très productives et sont également souvent associées à des mammifères marins ou poissons qui remontent les proies en surface (Au & Pitman 1986). Cette stratégie pourrait également permettre de tamponner les effets d'une diminution des ressources sur le succès de pêche de ces espèces.
Le régime alimentaire du manchot royal est en revanche beaucoup plus spécialiste ; ils se nourrissent essentiellement de myctophidés toute l'année et d'une faible proportion de calmars et autres poissons (Cherel *et al.* 1993). Ils exploitent les espèces de myctophidés les plus accessibles et abondantes pendant le jour. A Kerguelen, la proportion de calmars et autres poissons (poissons des glaces) présentent sur le plateau de Kerguelen est plus importante dans le régime alimentaire des manchots royaux pendant les années « chaudes » que pendant les années « froides » (Bost pers. com.). Cependant **cette platicité du régime alimentaire semble plus compromise à Crozet étant donné la faible étendue du plateau continental qui limite la diversité et l'accessibilité des proies**.

La niche trophique qui sera probablement positivement affectée par le réchauffement climatique prédit par les scénarios du GIEC est celle occupée par les espèces charognardes, qui se nourrissent des cadavres de manchots notamment, comme les pétrels géants et les skuas. Chez le pétrel géant subantarctique les femelles vont en mer et les mâles sont côtiers et principalement charognards (Hunter 1991). Ils ont donc une distribution spatiale très restreinte, liée à leur régime alimentaire (Gonzalez-Solis *et al.* 2000). Si le nombre de charognes augmentent, suite à une mortalité accrue des poussins de manchots par exemple, cette ségrégation trophique pourrait s'atténuer.

- *La flexibilité des stratégies d'approvisionnement*

Les stratégies d'approvisionnement ont été façonné par l'évolution de façon à maximiser l'efficacité de recherche alimentaire.
Les espèces qui font les trajets alimentaires les plus longs et vont le plus loin comme le grand albatros ont des adaptations morphologiques leur permettant de limiter les coûts énergétiques liés au vol (Weimerskirch *et al.* 2000). **La stratégie d'approvisionnement de ces espèces est particulièrement bien adaptées à la recherche de proies dispersées et imprédictibles comme les calmars car les longues distance parcourues permettent de maximiser la probabilité de rencontrer une proie**. On peut donc penser que cette stratégie confère une avantage sous des scénarios de raréfaction des ressources.
De même, **les manchots royaux sont capables d'adapter leur profondeur de plongée en fonction de celle de la thermocline d'une année sur l'autre et en fonction des saisons; Ils sont capables de plonger très profond (440 m) pendant l'hiver** (Charrassin & Bost 2001). Cette plasticité offre un avantage considérable sous des scénarios de changements écosystémiques majeurs.
Les espèces qui utilisent **des indices environnementaux stables** (peu dynamiques dans le temps et l'espace) pour localiser leurs zones d'alimentation **pourraient être moins flexibles aux changements environnementaux rapides** que des espèces dépendantes d'indices dynamiques. Les albatros à sourcils noirs de Kerguelen, par exemple, ciblent la pente continentale du plateau de Kerguelen pendant la période de reproduction et n'ont pas modifier leurs zones d'alimentation pendant 4 années de suivi, malgré les conséquences néfastes sur leur condition corporelle et le succès reproducteur pendant les années dites « mauvaises » où les proies sont moins abondantes (Pinaud & Weimerskirch 2002). Cependant les ressources dont se nourrissent ces espèces au niveau de ces structures dites « statiques » seront peut être moins affectés par les changements climatiques futurs que des espèces proies spécialistes de structures très dynamiques (cf myctophidés au niveau du front polaire ou krill dans la SIZ).

Plusieurs espèces d'oiseaux marins subantarctiques comme le pétrel à menton blanc utilisent **une stratégie double pendant l'élevage du poussin** ; elles alternent des voyages courts destinés à nourrir le poussin et des voyages longs pour restaurer leurs réserves (Weimerskirch *et al.* 1994). Les oiseaux ne se nourrissent pas des mêmes proies pendant les 2 types de voyages. Ce comportement d'approvisionnement a probablement évolué en réponse aux besoins énergétiques des poussins et des adultes et à la disponibilité des proies**. Il témoigne**

de la flexibilité des stratégies alimentaires de certaines espèces d'oiseaux marins, comme les procellariiformes, groupe pourtant à priori moins plastique que d'autres oiseaux volants comme les charradriiformes (Annett & Pierotti 1999).
Une autre stratégie d'approvisionnement observée chez de nombreuses espèces subantarctiques et montrant leur flexibilité est leur capacité à se nourrir des déchets de pêche et appâts rejetés en mer par les bateaux de pêche (Jackson 1988 ; Weimerskirch *et al.* 2000). Ce comportement est peut être un premier exemple d'adaptation comportementale à un nouvel élément de l'environnement ou à la raréfaction des ressources.

2. Les affinités biogéographiques – préférences thermiques

Il est souvent considéré que les espèces spécialistes en terme d'habitat, ayant des niches climatiques restreintes sont plus sensibles que les espèces généralistes. Une étude conduite en France sur 71 espèces d'oiseaux communs a montré que les espèces spécialistes en terme d'habitat, qui ont les niches climatiques les plus étroites étaient plus sensibles que les espèces généralistes car leurs populations subissent de plus fortes diminutions face aux changements climatiques récents (Jiguet *et al.* 2007). Notre étude sur les tendances décennales de distribution et d'abondance en mer de 12 espèces de procellariiformes contredit ce résultat car les espèces qui ont subit des diminutions d'abondance sont celles qui ont les aires de distribution les plus étendues pendant la période considérée (Péron *et al.* 2010a). Cette différence s'explique par la disparité régionale des changements climatiques. Dans l'océan Indien Austral, le réchauffement des masses d'eau a été plus important en milieu subtropical entre les anneés 1980 et 2000 et les modifications de régimes de vents ont également une structuration latitudinale (Weimerskirch *et al.* in prep). Bien que l'effet des pêcheries ne puisse être ignoré, les changements que nous avons obervés en limite nord de répartition semblent d'avantage liés à des préférences bioclimatiques qu'à l'étendue de l'aire de répartition. la plupart des espèces n'ont pas été affecté par ces changements de distribution. De façon générale, on peut donc penser que les espèces d'oiseaux marins subantarctiques nichant dans les îles situées les plus au nord (Marion, Prince Edwards, Crozet, Amsterdam) ou exploitant les eaux subtropicales, seraient les plus affectées par les changements climatiques futurs.

3. La fidélité au site de reproduction

Toutes les espèces de procellariiformes et sphénisciformes sont **philopatriques** (Warham 1996). Dans un contexte de changements climatiques rapides, altérant la disponibilité des ressources, **ce trait d'histoire de vie est fortement contraignant** (Pichegru *et al.* 2010). Dans la région du Cap, en Afrique du Sud, Crawford *et al.* (2008) ont comparé la réponse de 3 espèces d'oiseaux marins: le fou du Cap (*Morus capensis*), le manchot du Cap (*Spheniscus demersus*) et la sterne huppée (*Thalasseus bergii*) à un changement de distribution de leurs proies. Ces 3 espèces ont une survie et une longévité relativement grande et commencent à se reproduire vers l'âge de 3-4 ans ; en revanche la sterne huppée est faiblement fidèle à ses sites

de reproduction (Crawford *et al.* 2002), contrairement aux deux autres espèces. Cette caractéristique semble être avantageuse car seules les populations de sternes huppée sont en croissance malgré la raréfaction et le changement de distribution des sardines et anchois qui a eu lieu au début des années 2000. Les sternes huppées sont donc capables de changer de site de reproduction en fonction de l'abondance des proies. Ceci indique que **les espèces qui ne sont pas philopatriques sont plus flexibles et peuvent s'adapter de façon plus rapide à un changement de distribution des proies.**

4. La fidélité aux zones d'alimentation

La fidélité inter-annuelle aux sites d'alimentation est moins évidente que la fidélité au site de reproduction, aussi bien chez les oiseaux que chez les mammifères marins

Chez les mammifères marins, la fidélité à long terme (pluri-annuelle) aux zones d'alimentation dans des environnements dynamiques dans le temps mais productifs peut constituer un avantage écologique car elle permet une meilleure connaissance de la distribution des ressources. Chez les éléphants de mer, Bradshaw *et al.* 2004 ont montré que malgré de fortes variations de leur succès de pêche, les zones d'alimentation étaient visitées à nouveau les années suivantes. Ils suggèrent que l'évolution de cette fidélité à long terme soit guidée par des règles de navigation simples pouvant conférer un avantage énergétique à long terme.

Chez les oiseaux marins, les espèces qui présentent une forte fidélité à leur zone d'alimentation, dépendent de ressources forçées par des processus physiques et biologiques, fortement prédictibles d'une année sur l'autre : c'est le cas du manchot royal de Crozet au niveau du font polaire (Bost *et al.* 2009b) ou des puffins fuligineux en Nouvelle-Zélande (Raymond *et al.* 2010). Comme nous l'avons discuté lors de l'étude sur les manchots royaux, cette stratégie peut s'avérer risquée si des changements rapides interviennent au niveau de ces zones productives pendant les années à venir (Péron *et al.* in prep).

Les modèles d'habitat réalisés à partir de séries de tracking pluri-annuelles sur des oiseaux marins indiquent que les oiseaux utilisent les mêmes indices océanographiques chaque année, quelques soient la situation océanographique (anomalie chaude vs froide, par exemple) (Kappes *et al.* 2010 ; Péron *et al.* in prep). Jusqu'à présent, l'intensité des variations environnementales observées depuis les 20 drnières années a peut-être été dans la gamme de variabilité tolérée par les espèces. Cependant, l'augmentation de la fréquence des « mauvaises » années et la tendance globale au réchauffement devraient nécessiter un changement rapide de stratégie d'utlisation de l'habitat marin. Ainsi, les individus pourraient s'engager dans des voyages de type exploratoires pour palier à la dégradation de leur sites d'alimentation « habituels ».

Parmis les exemples que nous avons cité dans cette section, le manchot royal de Crozet réuni de nombreux critères le rendant plus sensible aux changements climatiques. C'est pourquoi, nous nous sommes intéresser à l'impact du réchauffement des masses d'eau sur la distribution des aires d'alimentation de cette espèce.

IV. Prédictions futures

Depuis la mise à disposition des projections futures spatialisées des paramètres environnementaux forçés par les scénarios d'émissions de GES du GIEC, un nombre croissant d'études, visent à prédire des changements futurs d'es aires de distribution, d'abondance ou de sélection d'habitat. Il s'agit d'un champs de recherche en plein développement, surtout en milieu terrestre ; la plupart des études n'ont commencé qu'en 2008-2009 en milieu marin.

1. Réponses des manchots royaux au réchauffement climatique futur

L'un des objectifs de cette thèse était de faire des prédictions concernant la distribution future des oiseaux marins de l'océan Austral en utilisant les modèles climatiques forcés par les scénarios d'émissions de gaz à effets de serre fournit par le GIEC. Pour cela nous avons utilisé le manchot royal comme modèle biologique car il s'agit d'une espèce relativement spécialiste en terme d'habitat et de régime alimentaire. De plus il joue un rôle majeur dans les réseaux trophiques (Bost *et al.* 1997 ; Guinet *et al.* 1997 ; Charrassin & Bost 2001). La série pluri-annuelle (20 ans) de suivis télémétriques des manchots royaux de Crozet témoigne de leur fidélité à la zone du front polaire lors de leurs voyages alimentaires d'incubation et d'élevage, pendant l'été (Cotté *et al.* 2007 ; Bost et al in prep). Comme nous l'avons développé dans la section II de ce chapitre, les modèles d'utilisation d'habitat que nous avons réalisé à partir des données environnementales ont confirmé le rôle prépondérant de la SST dans la dynamique spatiale et temporelle de la distribution de l'effort de recherche alimentaire du manchot royal. Cette variable est un « proxy » de la zone polaire frontale, typiquement caractérisée par les isothermes de 4°C et 5°C en surface (Park *et al.* 1993) et propice à l'aggrégation des poissons myctophidés dont se nourrissent les manchots en profondeur (Pakhomov *et al.* 1996). La SST a donc été utilisée pour prédire l'impact du réchauffement futur des masses d'eau sur la distribution des zones d'alimentation du manchot royal. Les autres paramètres intervenant dans la sélection d'habitat (CHLA, GCHAL, GSST, GBathy, EKE, SSHd) n'ont pas été inclus dans ces modèles prédictifs futurs car (1) leurs pouvoirs explicatifs étaient moindres, (2) la résolution spatiale des modèles climatiques n'était pas suffisante et/ou (3) les prédictions futures étaient inexistentes.

D'après le scénario d'émission de gaz à effet de serre A1b (« Business as usual ») et les modèles climatiques fournis par NCAR, **les eaux subantarctiques visitées par les manchots royaux devraient se réchauffer d'environ 2°C d'ici 2100 dans la zone prospectée par les manchots**. Les modèles d'habitat forcés par les projections futures de SST ont mis en évidence un déplacement progressif vers le sud (46 km/décennie) des zones actuellement exploitées par les manchots royaux pendant les périodes d'incubation et d'élevage. Ce changement de distribution des zones d'alimentation est corrélé à la migration du front polaire prédite par les modèles climatiques futurs. Les variations inter-annuelles ou inter-décennales

des prédictions reflètent la stochasticité des conditions environnementales, avec l'alternance d'années « chaudes » et d'années « froides » mais la tendance générale est à l'augmentation des SST s'accompagnant d'un éloignement du front polaire. Si les manchots continuent à cibler le front polaire, ils devront parcourir en moyenne 250 km de plus en direction du sud pour trouver des zones au moins autant profitables que dans les années 2000. Au cours des 20 dernières années, les manchots ont ciblé le même habitat d'alimentation pendant les années "chaudes" et "froides" en ajustant leur distance maximale de leurs voyages aux variations latitudinales du front polaire (Bost *et al.* in prep). Des années comme 1997-1998 et 2004 où les températures étaient plus chaudes ont forçé les manchots à parcourir de plus grandes distances. A l'heure actuelle, on estime à 750 km la distance maximale parcourue par les manchots au-delà de laquelle on observe un échec de reproduction avec abandon du partenaire. En effet, cela correspond à une période de jeûne de 22-25 jours pour l'individu rester à terre et la survie des jeunes poussins est fortement réduite après un jeûne excédant 22 jours (Bost pers. com). La théorie prédit un coût de reproduction limite chez les espèces longévives, amenant les parents à privilégier leur propre maintenance (survie) au détriment de la reproduction lorsque les côuts de la recherche alimentaires deviennent trop élevés (Velando & Alonso-Alvarez 2003 ; Chaurand & Weimerskirch 1994 ; Chastel et al. 1995 ; Weimerskirch et al. 2001). Des études ont montré que le succès reproduteur et parfois le taux de survie des manchots royaux diminuaient fortement pendant les années exceptionellement chaudes où les ressources étaient rares (Olsson and van der Jeugd 2002). Ainsi, les conditions environnementales estivales dans la zone de prospection alimentaire des manchots conditionnent leur succès de pêche et donc leur succès reproducteur.
Ces observations combinées avec nos prédictions futures concernant la migration du front polaire suggèrent un déclin de la population de manchots royaux de Crozet d'ici la fin du siècle si les manchots ne s'adaptent pas. Face à de tels changements océanographiques, on s'attend à des réponses démographiques et comportementales (Ainley et al 2008 ; Forcada & Trathan 2009).

Différents scénarios peuvent être envisagés, tels que la dispersion ou l'adoption de comportements adaptatifs par plasticité phénotypique (Forcada & Trathan 2009). L'adaptation est le changement de distribution des phénotypes au cours du temps et peut agir via la micro-évolution ou la plasticité phénotypique (Davis *et al.* 2005).

D'une part, les manchots pourraient **disperser** (émigrer de façon permettante) vers des colonies moins affectées par des changements de distribution des zones frontales. Cette réponse serait responsable de phénomène d'extinctions locales de colonies. **Les colonies les plus au nord, situées en limite de tolérance au niveau climatique, pourraient progressivement s'éteindre**. Toutes les populations de manchots royaux se nourrissent au niveau du front polaire (Bost *et al.* 1997, 2009 ; Sokolov *et al.* 2006 ; Scheffer *et al.* 2010), mais dans certaines régions de l'océan Austral comme Kerguelen, Heard et la Géorgie du Sud, cette structure océanographique est plus proche et surtout contrainte par la bathymétrie (Sokolov & Rintoul 2009), ce qui limite la variabilité temporelle de sa position latitudinale.

Ces populations devraient donc être moins affectées par la migration du fornt polaire prédite par les modèles climatiques. Les données paléo-écologiques suggèrent que la dispersion soit une réponse plus probable que l'adaptation chez les manchots car ils ont déjà répondu aux changements climatiques à long terme en abandonnant des colonies et dispersant vers des habitats plus favorables (e.g. Smith *et al.* 1999 ; Ainley *et al.* 2010). Cependant, ces données historiques se limitent presque exclusivement au manchot Adélie et se sont fait sur des échelles de temps plus grandes (Ainley *et al.* 2010). Le taux de réchauffement futur prédit par les modèles climatiques (~0.2°C/décennie) pourrait être trop élevé pour initier ce type de réponse étant donné le faible temps de génération, la forte philopatrie et la faible dispersion juvéniles de cette espèce..

D'autre part, l'**adaptation** permettrait d'éviter des extinctions locales. L'impact des changements climatiques sur les populations animales est fortement influencé par la plasticité des individus à ajuster certains traits d'histoire de vie clés grâce à la plasticité phénotypique (Both *et al.* 2004). On ne peut pas exclure des phénomènes de micro-évolution, mais ils sont difficiles à mettre en évidence sans l'intervention d'approches génétiques (Gienapp *et al.* 2008).

Un premier type d'ajustement pourrait concerner la stratégie d'alimentation. D'après la théorie de l'évolution, la sélection naturelle favorise les organismes adoptant des « stratégies » qui optimisent l'utilisation des ressources disponibles dans leur environnement (Stearns 1992). Ces stratégies reposent sur des adaptations d'ordre morphologique, physiologique, écologique ou comportementale. Depuis les 20 dernières années, la stratégie alimentaire des manchots royaux de Crozet consiste à cibler la zone du front polaire en ajustant leur distance de parcours aux variations latitudinales de sa position et leur profondeur de plongée à celle de la thermocline (Bost *et al.* in prep). L'amplitude des variations actuelles semble donc être dans la gamme de variation phénotypique de l'espèce, même si les suivis démographiques à Crozet indiquent une diminution du succès de reproduction pendant les années chaudes sur une période de 6 ans (Le Bohec *et al.* 2008) et les comptages indiquent des désertions nombreuses pendant ces années. La dépendance des manchots à la zone du front polaire est liée à la profondeur de la couche de mélange car les myctophidés se concentrent au niveau de la thermocline. Or, comme la profondeur de la couche de mélange diminue en allant vers l'Antarctique (Charrassin & Bost 2001 ; cf Chapitre 1 § 1.1), suivre le déplacement vers le sud du front polaire présente l'avantage de plonger moins profond pour exploiter les proies à plus faibles profondeurs (~150 m). L'éloignement du front polaire prédit par les modèles climatiques pourrait donc entrainer deux types de réponses : **un approfondissement des profondeurs de plongée et/ou une extension des trajets vers le sud**. Ce type de changement d'aire de nourrissage a été mis en évidence pendant la période hivernale chez le prion de Belcher *(Pachyptila belcheri*) des îles Falklands, qui exploitent davantage les eaux antarctiques actuellement qu'au début des années 1900 (Quillfeldt *et al.* 2010).

Ainsi, les traits d'histoire de vie qui pourraient être sélectionnés seraient la taille (corporelle, ailerons, etc…) ou bien des paramètres physiologiques liées aux capacités de plongée. Il est à remarquer que la grande taille des ailerons (par rapport à leur corps) chez le manchot royal, contraste avec celle observée chez des manchots moins océaniques en été (papou, gorfous). Etant donné que la plupart des populations de manchots royaux se nourrissent sur le front polaire, la comparaison entre les paramètres morphologiques de différentes populations de l'océan Austral, plus ou moins éloignées du front polaire pourrait révéler ce type d'adaptation. Cependant, cette comparaison doit être faite entre des îles ayant des conditions climatiques similaires, car l'effet de l'éloignement des zones d'alimentation peut être confondu avec la règle d'Allen, stipulant que les organismes homéothermes des climats froids ont habituellement des membres plus courts que les animaux équivalents des climats plus chauds.

Un deuxième type d'ajustement concernerait le régime alimentaire. De nombreuses études ont montré que les changements climatiques pouvaient avoir des conséquences sur le régime alimentaire des oiseaux marins. Les changements climatiques ont forçé un grand nombre de prédateurs supérieurs des hautes latitudes à changer de régime alimentaire vers des proies sub-optimales (moins calorifiques), entrainant un déclin de la masse corporelle des adultes, des poussins à l'envol, de la survie adulte et du succès reproducteur (revue dans Österblom *et al.* 2008). Les résultats d'une étude récente conduite au Spitzberg et au Groënland, prédisent une modification du régime alimentaire du mergule nain (*Alle alle*) en réponse au réchauffement des masses d'eau, d'ici la fin du 21ème siècle (Karnovsky *et al.* 2010). En réponse au réchauffement climatique futur, le régime alimentaire des mergules devraient basculer vers une communauté zooplanctonique dominée par *Calanus finmarchicus*, une espèce typique des eaux plus chaudes, actuellement largement minoritaire dans leur régime alimentaire (Karnovsky *et al.* 2010).
Pendant la période d'élevage, les manchots royaux de Crozet se nourrissent principalement des 3 espèces de myctophidés les plus abondantes et accessibles pendant la journée : *Krefftichthys anderssoni*, *Protomyctophum tenisoni* et *Electrona carlsbergi* (Cherel *et al.* 1993). Il leur arrive de se nourrir de calmars mais leur forte spécialisation sur les myctophidés et l'absence de proies aussi énergétiques et prédictibles dans les eaux de Crozet ne leur laisse que très peu possibilités de changements de régime alimentaire.

Enfin, **des changements phénologiques** pourraient avoir lieu en réponse à une modification de la disponibilité des proies. Cependant, ce type d'ajustement n'est pas facile à prédire car le cycle de reproduction du manchot royal est très long (plus d'un an) et les contraintes énergétiques associées à la mue viennent s'ajouter à celles de la reproduction. En effet, les manchots remplacent la totalité de leur plumage en une fois, les obligeant à séjourner à terre pendant ~1 mois, avant de se reproduire. Les jeûnes de mue et reproduction nécessitent des réserves énergétiques importantes et les manchots royaux doivent synchroniser leur cycle de mue et de reproduction avec la disponibilité des myctophidés, qui est maximale en été (Ashmole 1971 ; Ricklefs 1990). La productivité phyto et zoo-planctonique est plus

importante d'octobre à mars dans l'océan austral et la disponibilité des ressources diminue à la fin de l'été austral. Les ajustements phénologiques (avancées ou retard de dates de mue et ponte) sont totalement dépendants de l'impact des changements climatiques futurs sur la dynamique spatio-temporelle des proies et des réponses comportementales des manchots. Si les manchots avancent leur date de mue et de ponte et que la relation entre le front polaire et les myctophidés reste constante, le front polaire sera plus proche mais les manchots devront plonger plus profond pour atteindre les myctophidés. Ainsi, les ajustements comportementaux et phénologiques pourraient agir en synergie pour optimiser le recouvrement spatial et temporel entre les trajets d'alimentation et la disponibilité des proies pendant les périodes du cycle les plus contraignantes (Edwards & Richardson 2004).

2. Réponses des pétrels à menton blanc aux changements climatiques futurs

- *Pendant la saison de reproduction*

Nous n'avons pas projeté la distribution future des zones d'alimentation du pétrel à menton blanc de Kerguelen à partir des modèles d'habitat et des prédictions futures de l'étendue de glace de mer. Cependant, **il est très probable que les changements prédits de la dynamique de la glace de mer affecte la distribution en mer de ce prédateur**. Bien que le réchauffement soit moins marqué qu'en péninsule Antarctique, les prédictions des modèles climatiques indiquent une diminution de l'étendue de glace de mer dans la région exploitée par les pétrels à menton blanc (Lefebvre & Goosse 2008). Ce réchauffement pourrait entraîner un profond bouleversement du réseau trophique en réduisant l'abondance de krill en faveur d'espèces énergétiquement moins intéressantes telles que les salpes (Loeb *et al.* 1997).
En effet, la dynamique de la glace gouverne en grande partie la production primaire et l'abondance de krill (Loeb *et al.* 1997 ; Atkinson *et al.* 2008), dont se nourrissent les pétrels à menton blanc pendant leurs trajets longs d'incubation et d'élevage du poussin. Une modification du cycle de reproduction et/ou de la survie du krill pourrait avoir des répercussions importantes sur la distribution, la biomasse, la structure d'âge ou le degré d'aggrégation du krill et donc sur le succès de pêche des pétrels à menton blanc. Il existe une ségrégation spatiale entre les classes de taille : le krill de petite taille est trouvé dans les eaux côtières ou sur le plateau continental alors que les classes de taille plus grandes sont trouvées plus au large au niveau de la pente continentale (Atkinson *et al.* 2008). Or, les pétrels à menton blanc se nourrissent majoritaire de krill adulte de grande taille, plus au large (Cherel pers. com.). La taille des individus consommés a une importance considérable en terme de gains énergétiques car la valeur énergétique du krill augmente exponentiellement avec la taille ou le stade de maturité des femelles krill (Chapman *et al.* 2009 ; Färber-Lorda *et al.* 2009). De plus, il pourrait exister des effets cohortes de senescence du krill sachant que le bon recrutement du krill est fortement dépendant des conditions de glace et que celle-ci se dégradent à cause du réchauffement global (Fraser & Hofmann 2003). Chapman et al (2009) ont montré que la date de ponte du krill et leur taille avait un effet sur certains paramètres démographiques du manchot Adélie comme la croissance des poussins. Ainsi, une

modification de la phénologie du krill pourrait engendrer des réponses adaptatives du pétrel à menton blanc (date de ponte, fréquence ou durée des trajets longs,…).
Cependant, face aux futures modifications de leur habitat physique, les pétrels à menton blanc auront probablement plus de marge adaptative que d'autres prédateurs comme les manchots car leurs capacités de déplacements sont importantes. Ils devraient pouvoir s'adapter à un déplacement de 100-200 km de leur aires d'alimentation, contrairement aux manchots royaux. En revanche, si l'abondance de krill devient insuffisante, ils devront modifier leur régime alimentaire ou changer de zones d'alimentation, car la compétition sera accrue dans cette zone soumise à une forte pression de prédation (Tynan 1998).

- *Pendant la saison de non-reproduction*

Les prédictions futures concernant les zones d'hivernage sont également purement hypothétiques car nous n'avons pas testé l'effet des changements climatiques futurs sur la distribution hivernale des pétrels à menton blanc. Entre 1980 et 2007, les eaux de l'upwelling du Benguela se sont réchauffés d'environ 1.5°C et ont subi des bouleversements majeurs en tous les niveaux trophiques (Hutchings *et al.* 2009). Une diminution significative de l'activité tourbillonnaire a eu lieu depuis le début des années 1990 en réponse au réchauffement de l'upwelling du Benguela (Chaigneau *et al.* 2009). **Cependant, l'impact des changements climatiques futurs sur cet écosystème est complexe (Hutchings *et al.* 2009) car l'effet de la sur-pêche sur les stocks de petits pélagiques s'ajoute à cette complexité**.

La figure VI.5 illustre les changements qui se sont opérés sur la communauté pélagique de la partie nord du courant du Benguela, et qui sont à l'origine du déclin des populations d'oiseaux marins de la côte ouest de l'Afrique du Sud (Hutchings *et al.* 2009). L'abondance des petits poissons pélagiques dont se nourrissent les prédateurs de surface ont été remplacé par des poissons moins intéressants énergétiquements (gobies) et le réchauffement est à l'origine d'une augmentation des « blooms » saisonniers de plancton gélatineux. Les stocks de merlu ont diminué alors que les maquereaux ont été tendance à augmenté.

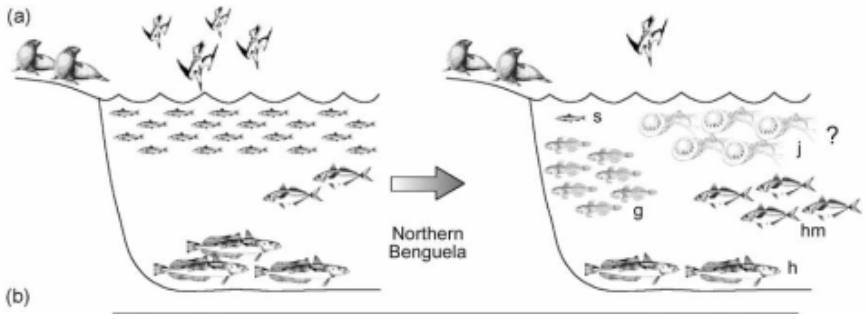


Figure VI.5 : Modification de la communauté pélagique de la partie nord du courant du Benguela (zone d'alimentation principale des pétrels à menton blanc de Kerguelen) entre les années 1960 et les années 2000 (s = sardines, j = méduses, g = gobies, hm = maquereau, h = merlu). (source Hutchings *et al.* 2009)

Ces changements d'abondance ont été mise en évidence exclusivement chez les espèces résidentes, qui se reproduisent sur les côtes namibiennes ou sud africaines. Cependant, de nombreuses espèces migratrices hivernent dans le courant du Benguela (Jackson 1988 ; Phillips *et al.* 2005 ; Gonzalez-Soliz *et al.* 2008). **Par conséquent, il serait intéressant de suivre la distribution hivernale des pétrels à menton blanc ou d'autres espèces hibernantes pendant plusieurs années dans cette région** afin de mettre en parallèle des changements océanographiques avec des changements de distribution ou d'activité.

Les stocks de poissons ont fortement diminué dans l'écosystème du Benguela depuis les 50 dernières et un déplacement vers le sud-est de la distribution des stocks de petits poissons pélagiques est en cours (Crawford et al 2008). Parmi les 24 pétrels que nous avons suivis en mer, la plupart des individus passent l'hiver dans la partie nord du courant du Benguela. Quelques individus restent plus au sud, alors que certains au niveau du banc des Aiguilles, à la pointe de l'Afrique du sud et un seul un individu a hiverné sur la côte est dans le courant des Aiguilles. La mue intervenant de façon progressive pendant l'hiver, les capacités de vol pourraient être amoindries pendant cette période. Cependant, comme les oiseaux ne sont plus contraint par la reprodution en hiver, ils devraient être capable de répondre à des changements de distribution des proies en ajustant leur déplacements en fonction de la disponibilité des ressources. En revanche, si la diminution actuelle des stocks de poissons continue et/ou s'accélère, la compétition pour les ressources va s'accroitre dans cette région qui supporte une grande diversité d'oiseaux marins pendant l'hiver (Phillips *et al.* 2005 ; Gonzalez-Soliz *et al.* 2008).

Un autre type de réponse aux changements climatiques serait une modification de la phénologie de la migration. Cette réponse a été observé chez 2 espèces de thons, le thon albacore (*Thunnus alalunga*) et le thon rouge de l'Atlantique (*Thunnus thynnus*) qui ont avancé leur date de migration de 8 et 14 jours dans l'Atlantique nord sur une période de 40 et 25 ans respectivement (Dufour et al 2010).

3. Les limitations

- *L'approche muti-modèles*

Etant donné les incertitudes associées aux modèles climatiques futurs, l'approche multi-modèles est généralement conseillée pour déterminer les intervalles de confiance autour des prédictions moyennes. Les modèles démographiques utilisent généralement ce genre d'approche (Jenouvrier et al 2009 ; Barbraud et al 2010). Cependant, lorsque l'on confronte les prédictions spatiales des modèles climatiques aux données satellitaires sur une période de validation (2000-2010), certains modèles peuvent se révéler meilleurs que d'autres. Dans notre cas, seules les prédictions du modèle NCAR fournissaient des valeurs comparables à celles fournies par les cartes satellitaire de SST pendant la période de validation. Nous avons exclu les autres modèles qui présentaient des décalages en latitude. De plus, la résolution des GCMs est très variable d'un pays à l'autre (de 1.41°×1.39° à 5°×4°, Tableau 2, Annexe 3). Elle ne permet pas de faire des prédictions à moyenne échelle ou pour les espèces qui se

déplacent sur des faibles distances. Des changements de distribution inférieurs à 150 km (résolution spatiale des grilles) sont donc difficilement détectables.

- *Impact des changements climatiques sur les ressources*

Par ailleurs, il existe beaucoup d'inconnues concernant la réponse des proies (du phytoplancton aux poissons) au réchauffement des masses d'eau. On connait peu de choses sur les tendances futures de production primaire, mais la diminution globale subit au cours du 20ème siecle dans la plupart des grands écosystèmes marins (Boyce *et al.* 2010) suggère un effet négatif du réchauffement futur sur le niveau de production primaire.
Etant donné que ce sont des espèces ectothermes, elles devraient suivre leur optimaux thermiques et se déplacer latitudinalement avec les masses d'eau ou en profondeur. Connaître et comprendre ces réponses est un pas essentiel lorsque l'on s'intéresse à l'impact des changements climatiques sur les prédateurs marins. Certaines espèces « proies » pourraient bénéficier du réchauffement aux détriments d'autres et devenir plus accessibles aux oiseaux.

- *Généralisation temporelle - Plasticité des réponses*

La forme et le type de relations entre l'environnement et l'utilisation de l'habitat des oiseaux marins pourraient évoluer dans les années à venir. C'est pourquoi, **il est important de poursuivre les programmes de suivi à long terme pour être en mesure de détecter des changements de stratégies alimentaires et/ou d'indices environnementaux** (Edwards et al 2010). En effet, les relations entre la dynamique de l'atmosphère, la circulation des océans et la température sont en train de changer et les réponses observées dans le passé entre les oiseaux et les modes climatiques sont susceptibles d'être modifiées avec le réchauffement climatique futur (Forcada and Trathan 2009). Prendre en compte les incertitudes des modèles climatiques est une chose mais prédire la plasticité phénotypique des populations est plus complexe. **Une limite importante associée aux changements climatiques est de projeter la distribution spatiale d'une espèce dans de nouvelles gammes de conditions environnementales, jamais rencontrées auparavant** (Araujo et al 2005). L'extrapolation des modèles d'après les scénarios climatiques futurs est pourtant le seul de moyen d'anticiper le devenir des populations et mettre en garde contre les risques potentiels pour la biodiversité.

4. Perspectives

Les perspectives les plus prometteuses qui semblent se dégager font intervenir des couplages entre les modèles d'habitat corrélatifs et des modèles de type mécanistiques, faisant intervenir des relations fonctionnelles.
Les modèles prédictifs biologiques subissent des développements rapides et complexes, notamment dans le domaine de l'halieutique. Ils sont utilisés pour prédire la distribution future des stocks de poissons à forte valeur marchande, comme le thon (Lehodey *et al.* 2010). Ils utilisent des **modèles de dynamique de population spatialisés** qui reposent à la fois sur

des paramètres de dynamique de population, de croissance, d'habitat (SST, proies, concentration d'oxygène dissout) et de mouvements (Lehodey *et al.* 2010). Ce type de modèles mécanistiques peuvent également incorporer des scénarios futurs d'exploitation des stocks de poissons.
La plupart des modèles d'habitat prédictifs sont corrélatifs et reposent sur des modèles à « enveloppe bioclimatique » (Barbet-Massin *et al.* 2009 ; Thuiller *et al.* 2003). De plus en plus d'études cherchent à coupler cette approche avec des approches mécanistiques en incorporant des paramètres physiologiques, notamment chez les espèces ectothermes (Pörtner & Farrell 2008). Les prédictions concernant des changements d'utilisation de l'habitat sont plus rares (Durner *et al.* 2009).

Deux types de couplage peuvent être envisagés : **un premier qui permettrait d'explorer le lien entre l'écologie alimentaire et la démographie à travers des modèles d'habitat (modèle de dynamique des populations spatialisé) et un deuxième faisant intervenir des paramètres physiologiques et/ou comportementaux à l'aide de modèles « individus centrés ».** Cependant, actuellement très peu de jeux de données permettraient de paramètrer ce type de modèles.
Les paramètres environnementaux utilisés dans les modèles de dynamique de population actuels sont des paramètres moyens calculés sur des aires de répartition large sans prendre en compte l'hétérogénéité de l'utilisation d'habitat à l'intérieur des domaines vitaux. Une première étape serait de pondérer la valeur de ces paramètres en fonction de l'intensité d'utilisation **en utilisant les densités de probabilité « kernels » ou le temps passé par secteur**. Une seconde étape serait **d'utiliser les effets aléatoires des modèles pluri-annuels comme indicateurs de la variabilité inter-annuelle de la qualité de l'habitat** et les inclure dans les modèles de dynamique de populations. Cela permettrait de tester l'influence de la « qualité » de l'habitat sur les populations.
Enfin, une amélioration significative serait de tester l'effet des covariables environnementales sur la dynamique des population en fonction **de la distribution spatiale des différents composants de la population (juvéniles – immatures, non reproducteur, reproduction, age, sexe) et/ou des saisons pour les populations migratrices**. Il existe en effet une disparité régionale des changements climatiques (cf chapitre 1 § II.2) et les individus peuvent être soumis à des pressions environnementales différentes en fonction des saisons et de leur sites d'alimentation. **L'albatros à sourcils noirs de Kerguelen** pourrait consistuer un bon modèle pour implémenter ce type de modèles car le CEBC dispose de suivis télémétriques (Argos ou GPS) réguliers depuis 5 ans (été et hiver) et les paramètres démographiques de la colonie sont suivis annuellement depuis 1978.
Le couplage avec **des modèles physiologiques** nécessite une très bonne connaissance des espèces concernant les bilans énergétiques associés à la reproduction et aux déplacements lors des voyages en mer. La paramétrisation de ces modèles nécessiterait une approche de type « individu centré ». Dans le cas des manchots royaux, il aurait été intéressant de relier notre modèle prédictif aux contraintes énergétique liées au jeûne afin d'estimer précisément à partir

de quelle distance d'éloignement du front polaire les manchots atteindront leurs capacités limites.

V. Conclusion

Les données historiques d'observation en mer nous ont permis de déceler des changements d'abondance et de distribution chez 3 espèces d'albatros et pétrels dans l'océan Austral (article 1). Etant donné les changements climatiques à venir et les extraordinaires capacités de vol des procellariiformes, la distribution à large échelle des oiseaux marins devrait subir de profonds bouleversements dans le futur. Nos résultats suggèrent une plus forte sensibilité des espèces exploitant les eaux subtropicales, qui ont subit le plus fort taux de réchauffement au cours des 30 dernières années. Cependant, plusieurs facteurs compliquent l'interprétation des changements d'abondance et de distribution en mer : (1) l'effet confondant des pêcheries, (2) l'hétérogénéité spatiale des changements climatiques et (3) la variabilité intra-spécifique (juvéniles-immatures-adultes) des aires de distribution.

Ainsi, la distribution spatiale à large échelle est moins informative que des changements d'utilisation d'habitat. Les indices d'utilisation d'habitat (kernels, temps passé par secteur,…) et les paramètres de déplacements (vitesse, direction,…) sont probablement de meilleurs témoins de l'impact des changements climatiques sur la distribution des oiseaux marins. En effet, ils peuvent témoigner de modifications des capacités d'approvisionnement et donc expliquer des changements de dynamique de populations.

Etant donné les variations saisonnières de la distribution des oiseaux (article 2) il est important de considérer conjointement les conditions environnementales auxquelles sont soumises les individus tout au long de l'année. Nos modèles d'habitat ont révélé l'importance de la température et de la production primaire sur la distribution des zones d'alimentation du pétrel à menton blanc toute l'année et du manchot royal pendant la saison de reproduction. Les modèles climatiques prédisent une augmentation des températures mais les prédictions futures concernant la production primaire et les niveaux trophiques intermédiaires sur lesquels se nourrissent la plupart des oiseaux marins ne sont pas connues. Nous avons montré que le déplacement vers le sud du front polaire pourrait avoir des conséquences dramatiques sur la population de manchot royal de Crozet si l'intensité ou la fréquences des années mauvaises passent au-delà de leur gamme de plasticité phénotypique (article 3).

Malgré, les incertitudes liées aux modèles climatiques futurs et aux réponses des niveaux trophiques inférieurs, nos résultats suggèrent une pression de sélection dans les années à venir qui devrait déclencher des réponses adaptatives d'ici la fin du 21ème siècle.

Bibliographie

Aarts G, MacKenzie M, McConnell B, Fedak M, Matthiopoulos J (2008) Estimating space-use and habitat preference from wildlife telemetry data. *Ecography,* **31,** 140-160.

Abbott MR, Barksdale B (1991) Phytoplankton Pigment Patterns and Wind Forcing Off Central California. *Journal of Geophysical Research-Oceans,* **96,** 14649-14667.

Abbott MR, Richman JG, Nahorniak JS, Barksdale BS (2001) Meanders in the antarctic polar frontal zone and their impact on phytoplankton. *Deep-Sea Research Part Ii-Topical Studies in Oceanography,* **48,** 3891-3912.

Abrams RW (1985) Environmental determinants of pelagic seabird distribution in the African sector of the southern-ocean. *Journal of Biogeography,* **12,** 473-492.

Abu-Asab MS, Peterson PM, Shetler SG, Orli SS (2001) Earlier plant flowering in spring as a response to global warming in the Washington, DC, area. *Biodiversity and Conservation,* **10,** 597-612.

Ainley D, Russell J, Jenouvrier S, Woehler E, Lyver PO, Fraser WR, Kooyman GL (2010) Antarctic penguin response to habitat change as Earth's troposphere reaches 2 degrees C above preindustrial levels. *Ecological Monographs,* **80,** 49-66.

Alderman R, Gales R, Hobday AJ, Candy SG (2010) Post-fledging survival and dispersal of shy albatross from three breeding colonies in Tasmania. *Marine Ecology-Progress Series,* **405,** 271-285.

Alerstam T, Hedenstrom A, Akesson S (2003) Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos,* **103,** 247-260.

Alonzo SH, Switzer PV, Mangel M (2003) An ecosystem-based approach to management: using individual behaviour to predict the indirect effects of Antarctic krill fisheries on penguin foraging. *Journal of Applied Ecology,* **40,** 692-702.

Anderegg WRL, Prall JW, Harold J, Schneider SH (2010) Expert credibility in climate change. *Proceedings of the National Academy of Science USA,* **107,** 12107-12109.

Anderson BJ, Akcakaya HR, Araujo MB, Fordham DA, Martinez-Meyer E, Thuiller W, Brook BW (2009) Dynamics of range margins for metapopulations under climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences,* **276,** 1415-1420.

Annett CA, Pierotti R (1999) Long-term reproductive output in Western Gulls: consequances of alternate tactics in diet choice. *Ecology,* **80,** 288-297.

Arzel O, Fichefet T, Goosse H (2006) Sea ice evolution over the 20th and 21st centuries as simulated by current AOGCMs. *Ocean Modell.,* **12,** 401-415.

Ashmole NP (1971) Seabird ecology and the marine environment. In:*Avian biology* (ed Farner DS KJPK), pp. 223-286. New York.

Ashmole NP, Ashmole MJ(1967)Comparative feeding ecology of sea birds of a tropical oceanic island. (ed Yale University), pp. 1-131.

Atkinson A, Siegel V, Pakhomov EA, et al (2008) Oceanic circumpolar habitats of Antarctic krill. *Marine Ecology Progress Series,* **362,** 1-23.

Atkinson A, Siegel V, Pakhomov E, Rothery P (2004) Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature,* **432,** 100-103.

Au DWK, Pitman RL (1986) Seabird interactions with dolphins and tuna in the eastern tropical Pacific. *Condor,* **88,** 304-317.

Austin GE, Rehfisch MM (2005) Shifting nonbreeding distributions of migratory fauna in relation to climatic change. *Global Change Biology,* **11,** 31-38.

Ballance LT (2007) Understanding seabirds at sea: why and how ? *Marine Ornithology,* 127-135.

Ballance LT, Pitman RL, Reilly SB (1997) Seabird community structurealong a productivity gradient: importance of competition and energetic constraint. *Ecology,* **78,** 1502-1518.

Ban NC, Picard CR, Vincent ACJ (2009) Comparing and Integrating Community-Based and Science-Based Approaches to Prioritizing Marine Areas for Protection. *Conservation Biology,* **23,** 899-910.

Barbet-Massin M, Walther BA, Thuiller W, Rahbek C, Jiguet F (2009) Potential impacts of climate change on the winter distribution of Afro-Palaearctic migrant passerines. *Biology Letters,* **5,** 248-251.

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

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

Barbraud C, Weimerskirch H (2006) Antarctic birds breed later in response to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* **103,** 6248-6251.

Barbraud C, Marteau C, Ridoux V, Delord K, Weimerskirch H (2008) Demographic response of a population of white-chinned petrels Procellaria aequinoctialis to climate and longline fishery bycatch. *Journal of Applied Ecology,* **45,** 1460-1467.

Barbraud C, Delord K, Marteau C, Weimerskirch H (2009) Estimates of population size of white-chinned petrels and grey petrels at Kerguelen Islands and sensitivity to fisheries. *Animal Conservation,* **12,** 258-265.

Barbraud C, Thiebot JB (2009) On the importance of estimating detection probabilities from at-sea surveys of flying seabirds. *Journal of Avian Biology*.

Barbraud C, Rivalan P., Inchausti P, Nevoux M, Rolland V, Weimerskirch H (2010) Contrasted demographic responses facing future climate change in Southern Ocean seabirds. *Journal of Animal Ecology*.

Bard E (2003) Evolution du climat et de l'océan. Fayard.

Barnard R, Batten S, Beaugrand G, et al (2004) Continuous plankton records: Plankton atlas of the North Atlantic Ocean (1958-1999). II. Biogeographical charts. *Marine Ecology-Progress Series,* 11-75.

Barnes KN, Ryan PG, Boix-Hinzen C (1997) The impact of the hake *Merluccius spp.* longline fishery off South Africa on Procellariiform seabirds. *Biological Conservation,* **82,** 227-234.

Beaumont LJ, Hughes L, Pitman AJ (2008) Why is the choice of future climate scenarios for species distribution modelling important? *Ecology Letters,* **11,** 1135-1146.

Behrenfeld MJ, O'Malley RT, Siegel DA, et al (2006) Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature,* **444,** 752-755.

Belkin IM (2009) Rapid warming of Large Marine Ecosystems. *Progress in Oceanography,* **81,** 207-213.

Berrow SD, Croxall JP, Grant SD (2000) Status of white-chinned petrels Procellaria aequinoctialis Linnaeus 1758, at Bird Island, South Georgia. *Antarctic Science,* **12,** 399-405.

Birt VL, Birt TP, Goulet D, Cairns DK, Montevecchi WA (1987) Ashmole's halo : direct evidence for prey depletion by a seabird. *Marine Ecology Progress Series,* **40,** 205-208.

Borberg JM, Ballance LT, Pitman RL, Ainley DG (2005) A test for bias attributable to seabird avoidance of ships during surveys conducted in the tropical Pacific. *Marine Ornithology,* **33,** 173-179.

Bost CA, Georges JY, Guinet C, et al (1997) Foraging habitat and food intake of satellite-tracked king penguins during the austral summer at Crozet Archipelago. *Marine Ecology Progress Series,* **150,** 21-33.

Bost CA, Charrassin JB, Clerquin Y, Ropert-Coudert Y, Le Maho Y (2004) Exploitation of the marginal ice zone by king penguins during winter. *Marine Ecology Progress Series,* **283,** 293-297.

Bost CA, Jaeger A, Huin W, Koubbi P, Halsey LG, Hanuise N, Handrich Y (2008) Monitoring prey availability via data loggers deloyed on seabirds : advances and present limitations. In:*Fisheries for Global Welfare and Environment, 5th World Fisheries Congress 2008* (eds Tsukamoto K, Kawamura T, Takeuchi T, Beard TD, Jr, Kaiser MJ), pp. 121-137. TERRAPUB 2008.

Bost CA, Thiebot JB, Pinaud D, Cherel Y, Trathan PN (2009a) Where do penguins go during the inter-breeding period? Using geolocation to track the winter dispersion of the macaroni penguin. *Biology Letters,* **5,** 473-476.

Bost CA, Cotte C, Bailleul F, et al (2009b) The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *Journal of Marine Systems,* **78,** 363-376.

Bost CA, Thiebot JB, Pinaud D, Cherel Y, Trathan PN (2009c) Where do penguins go during the inter-breeding period? Using geolocation to track the winter dispersion of the macaroni penguin. *Biology Letters,* **5,** 473-476.

Bost, C. A., Cotté, C., Barbraud, C., Delord, K., Guinet, C., Terray, P., Park, Y.H., Weimerskirch, In prep. Tracking Penguins reveals impacts of large scale climate variability on food webs.

Both C, Artemyev AV, Blaauw B, et al (2004) Large–scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceedings of the Royal Society of London.Series B: Biological Sciences,* **271,** 1657-1662.

Boyce DG, Lewis MR, Worm B (2010) Global phytoplankton decline over the past century. *Nature,* **466,** 591-596.

Bradshaw CJA, Hindell MA, Sumner MD, Michael KJ (2004) Loyalty pays: potential life history consequences of fidelity to marine foraging regions by southern elephant seals. *Animal Behaviour,* **68,** 1349-1360.

Breed GA, Jonsen ID, Myers RA, Don Bowen WD, Leonard ML (2009) sex-specific, seasonal foraging tactics of adult grey seals (*Halichoerus grypus*) revealed by state-space analysis. *Ecology,* **90,** 3209-3221.

Bried J, Jouventin P (1999) Influence of breeding success on fidelity in long-lived birds: an experimental study. *Journal of Avian Biology,* **30,** 392-398.

Brooker RW, Travis JMJ, Clark EJ, Dytham C (2007) Modelling species' range shifts in a changing climate: The impacts of biotic interactions, dispersal distance and the rate of climate change. *Journal of Theoretical Biology,* **245,** 59-65.

Brothers N (1991) Albatross mortality and associated bait loss in the Japanese longline fishery in the Southern Ocean. *Biological Conservation,* **55,** 255-268.

Brotons L, Thuiller W, Araújo MB, Hirzel AH (2004) Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography,* **27,** 437-448.

Bunce A, Norman FI, Brothers N, Gales R (2002) Long-term trends in the Australian gannet (*Morus serrator*) population in Australia: the effect of climate change and commercial fisheries. *Marine Biology,* **141,** 263-269.

Burnham KP, Anderson DR (2002) Model Selection and Multimodel Inference: a Practical Information-Theoretic Approach. New York.

Burton OJ, Phillips BL, Travis JMJ (2010) Trade-offs and the evolution of life-histories during range expansion. *Ecology Letters,* **13,** 1210-1220.

Butler AH, Thompson DWJ, Gurney KR (2007) Observed relationships between the Southern Annular Mode and atmospheric carbon dioxide. *Global Biogeochemical Cycles,* **21**.

Cam E, Cadiou B, Hines JE, Monnat JY (2002) Influence of behavioural tactics on recruitment and reproductive trajectory in the kittiwake. *Journal of Applied Statistics,* **29,** 163-185.

Campomizzi AJ, Butcher JA, Farrell SL, et al (2008) Conspecific attraction is a missing component in wildlife habitat modelling. *Journal of Wildlife Management,* **72,** 331-336.

Catard A, Weimerskirch H, Cherel Y (2000) Exploitation of distant Antarctic waters and close shelf-break waters by white-chinned petrels rearing chicks. *Marine Ecology-Progress Series,* **194,** 249-261.

Chaigneau A, Eldin G, Dewitte B (2009) Eddy activity in the four major upwelling systems from satellite altimetry (1992-2007). *Progress in Oceanography,* **83,** 117-123.

Chapman EW, Hoffman EE, Patterson DL, Fraser WR (2009) The effects of variability in Antarctic krill (Euphausia superba) spawning behavior and sex/maturity stage distribution on Adélie penguin (Pygoscelis adeliae) chick growth: a modeling study. *Deep-Sea Res II,* **57,** 543-558.

Charnov EL (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology,* **9,** 129-136.

Charrassin JB, Bost CA (2001) Utilisation of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. *Marine Ecology Progress Series,* **221,** 285-297.

Charrassin JB, Kato A, Handrich Y, et al (2001) Feeding behaviour of free-ranging penguins determined by oesophageal temperature. *Proceedings of the Royal Society B,* **268,** 157.

Charrassin JB, Le Maho Y, Bost CA (2002) Seasonal changes in the diving parameters of king penguins (Aptenodytes patagonicus). *Marine Biology,* **141,** 581-589.

Cherel Y, Klages NTW (1997) A review of the food of albatrosses (*Diomedeidae*). In:*Albatross biology and conservation* pp. 113-136. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.

Cherel Y, Ridoux V (1992) Prey species and nutritive value of food fed during summer to king penguin *Aptenodytes patagonica* chicks at Possession Island, Crozet Archipelago. *Ibis,* **134,** 118-127.

Cherel Y, Verdon C, Ridoux V (1993) Seasonal Importance of Oceanic Myctophids in King Penguin Diet at Crozet Islands. *Polar Biology,* **13,** 355-357.

Cherel Y, Weimerskirch H (1999) Spawning cycle of onychoteuthid squids in the southern Indian Ocean: new information from seabird predators. *Marine Ecology-Progress Series,* **188,** 93-104.

Cherel Y, Weimerskirch H, Duhamel G (1996) Interactions between longline vessels and seabirds in Kerguelen waters and a method to reduce seabird mortality. *Biological Conservation,* **75,** 63-70.

Cheung WWL, Lam VWY, Pauly D(2008)Modelling present and climate-shifted distribution of marine fishes and invertebrates. (ed Fisheries Centre Research Report), University of British Columbia, Vancouver.

Cheung WWL, Lam VWY, Sarmiento JL, Kearney K, Watson R, Pauly D (2009) Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and Fisheries,* **10,** 235-251.

Cheung WWL, Lam VWY, Sarmiento JL, Kearney K, Watson R, Zeller D, Pauly D (2010) Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change. *Global Change Biology,* **16,** 24-35.

Chown SL, Gaston K, Williams PH (1998) Global patterns in species richness of pelagic seabirds: the Procellariiformes. *Ecography,* **21,** 342-350.

Clark JS (2005) Why environmental scientists are becoming Bayesians. *Ecology Letters,* **8,** 2-14.

Clarke A, Murphy EJ, Meredith MP, King JC, Peck LS, Barnes DKA, Smith RC (2007) Climate change and the marine ecosystem of the western Antarctic Peninsula. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences,* **362,** 149-166.

Collins M, An SI, Cai WJ, et al (2010) The impact of global warming on the tropical Pacific ocean and El Nino. *Nature Geoscience,* **3,** 391-397.

Cotté C, Park YH, Guinet C, Bost CA (2007) Movements of foraging king penguins through marine mesoscale eddies. *Proceedings of the Royal Society B,* **274,** 2385-2391.

Cotton PA (2003) Avian migration phenology and global climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* **100,** 12219-12222.

Crawford RJM (2009) A recent increase of swift terns Thalasseus bergii off South Africa - The possible influence of an altered abundance and distribution of prey. *Progress in Oceanography,* **83,** 398-403.

Crawford RJM, Cooper J, Dyer BM, et al (2003) Populations of surface-nesting seabirds at Marion Island, 1994/95-2002/03. *African Journal of Marine Science,* **25,** 427-440.

Crawford RJM, Sabarros PS, Fairweather T, Underhill LG, Wolfaardt AC (2008) Implications for seabirds off South Africa of a long-term change in the distribution of sardine. *African Journal of Marine Science,* **30,** 177-184.

Croxall JP (1992) Southern-Ocean Environmental-Changes - Effects on Seabird, Seal and Whale Populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences,* **338,** 319-328.

Croxall JP, Prince PA (1990) Recoveries of wandering albatrosses Diomedea exulans ringed at South georgia 1958-1986. *Ringing and Migration,* **11,** 43-51.

Croxall JP, Silk JRD, Phillips RA, Afanasyev V, Briggs DR (2005) Global Circumnavigations: Tracking Year-Round Ranges of Nonbreeding Albatrosses. *Science,* **307,** 249-250.

Curran MAJ, van Ommen TD, Morgan VI, Phillips KL, Palmer AS (2003) Ice Core Evidence for Antarctic Sea Ice Decline Since the 1950s. *Science,* **302,** 1203-1206.

Cushing DH (1990) Plankton Production and Year-Class Strength in Fish Populations - An Update of the Match Mismatch Hypothesis. *Advances in Marine Biology,* **26,** 249-293.

Davies KF, Margules CR, Lawrence JF (2004) A synergistic effect puts rare, specialized species at greater risk of extinction. *Ecology,* **85,** 265-271.

Davies RG, Irlich UM, Chown SL, Gaston KJ (2010) Ambient, productive and wind energy, and ocean extent predict global species richness of procellariiform seabirds. *Global Ecology and Biogeography,* **19,** 98-110.

Davis MB, Shaw RG, Etterson JR (2005) Evolutionary responses to changing climate. *Ecology,* **86,** 1704-1714.

de Baar HJW, de Jong JTM, Bakker DCE, Löscher BM, Veth C, Bathmann U, Smetacek V (1995) Importance of iron for plankton blooms and carbon dioxide drawdown in the Southern Ocean. *Nature,* **373,** 412-415.

de la Mare WK (1997) Abrupt mid-twentieth century decline in Antarctic sea ice extent from whaling records. *Narure,* **389,** 57-61.

Delord K, Barbraud C, Weimerskirch H (2004) Long-term trends in the population size of king penguins at Crozet archipelago: environmental variability and density dependence? *Polar Biology,* **27,** 793-800.

Delord K, Besson D, Barbraud C, Weimerskirch H (2008) Population trends in a community of large Procellariiforms of Indian Ocean: Potential effects of environment and fisheries interactions. *Biological Conservation,* **141,** 1840-1856.

Delord K, Cotté C, Péron C, et al (2010a) At-sea distribution and diet of an endangered top predator: relationship between white-chinned petrels and commercial longline fisheries. *Endangered species Research,* **13,** 1-16.

Delord K, Gasco N, Barbraud C, Weimerskirch H (2010b) Multivariate effects on seabird bycatch in the legal Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islands. *Polar Biology,* **33,** 367-378.

Delord K, Gasco N, Weimerskirch H, Barbraud C, Micol T (2005) Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islands, 2001-2003. *Ccamlr Science,* **12,** 53-80.

Diamond AW, Devlin CM (2003) Seabirds as indicators of changes in marine ecosystems: Ecological monitoring on Machias Seal Island. *Environmental Monitoring and Assessment,* **88,** 153-175.

Dormann F, McPherson M, Araujo B, et al (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography,* **30,** 609-628.

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

Durner GM, Douglas DC, Nielson RM, et al (2009) Predicting 21st-century polar bear habitat distribution from global climate models. *Ecological Monographs,* **79,** 25-58.

Edwards M, Beaugrand G, Hays GC, Koslow JA, Richardson AJ (2010) Multi-decadal oceanic ecological datasets and their application in marine policy and management. *Trends in Ecology & Evolution,* **25,** 602-610.

Edwards M, Richardson AJ (2004) Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature,* **430,** 881-884.

Egevang C, Stenhouse IJ, Phillips RA, Petersen A, Fox JW, Silk JRD (2010) Tracking of Arctic terns Sterna paradisaea reveals longest animal migration. *Proceedings of the National Academy of Sciences,* **107,** 2078-2081.

Einoder LD (2009) A review of the use of seabirds as indicators in fisheries and ecosystem management. *Fisheries Research,* **95,** 6-13.

Emslie SD, Fraser W, Smith RC, Walker W (1998) Abandoned penguin colonies and environmental change in the Palmer Station area, Anvers Island, Antarctica Peninsula. *Antarctic Science,* **10,** 257-268.

Emslie SD, McDaniel JD (2002) Adélie penguin diet and climate change during the middle to late Holocene in northern Marguerite Bay, Antarctic Peninsula. *Polar Biology,* **25,** 222-229.

Epstein PR, Diaz HF, Elias S, et al (1998) Biological and physical signs of climate change: Focus on mosquito-borne diseases. *Bulletin of the American Meteorological Society,* **79,** 409-417.

Färber-Lorda J, Gaudy R, Mayzaud P (2009) Elemental composition, biochemical composition and caloric value of Antarctic krill: implications in energetics and carbon balances. *J.Mar.Syst.,* **78,** 518-524.

Fauchald P, Tveraa T (2003) Using first-passage time in the analysis of area-restricted search and habitat selection. *Ecology,* **84,** 282-288.

Forcada J, Trathan PN (2009) Penguin responses to climate change in the Southern Ocean. *Global Change Biology,* **15,** 1618-1630.

Forcada J, Trathan PN, Murphy EJ (2008) Life history buffering in Antarctic mammals and birds against changing patterns of climate and environmental variation. *Global Change Biology,* **14,** 2473-2488.

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

Fraser WR, Trivelpiece WZ, Ainley DG, Trivelpiece SG (1992) Increases in Antarctic Penguin Populations - Reduced Competition with Whales Or A Loss of Sea Ice Due to Environmental Warming. *Polar Biology,* **11,** 525-531.

Frederiksen M, Edwards M, Richardson AJ, Halliday NC, 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.

Frederiksen M, Mavor RA, Wanless S (2007) Seabirds as environmental indicators: the advantages of combining data sets. *Marine Ecology-Progress Series,* **352,** 205-211.

Frederiksen M, Wanless S, Harris MP, Rothery P, Wilson LJ (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.

Freeman AND (1997) The influence of Hoki fishing vessels on Westland Petrel (*Procellaria westlandica*) distribution at sea. *Notornis,* **44,** 159-164.

Freeman R, Dennis T, Landers T, Thompson D, Bell E, Walker M, Guilford T (2010) Black Petrels (Procellaria parkinsoni) Patrol the Ocean Shelf-Break: GPS Tracking of a Vulnerable Procellariiform Seabird. *Plos One,* **5**.

Freitas C, Lydersen C, Fedak MA, Kovacs KM (2008) A simple new algorithm to filter marine mammal Argos locations. *Marine Mammal Science,* **24,** 315-325.

Fyfe J, Boer G, Flato G (1999) Arctic and Antarctic oscillations and their projected changes under global warming. *Geophysical Research Letters,* **26,** 1601-1604.

Fyfe JC, Saenko OA (2006) Simulated changes in extratropical Southern Hemisphere winds and currents. *Geophysical Research Letters,* **33**.

Fyfe JC, Saenko OA, Zickfeld K, Eby M, Weaver AJ (2007) The role of Poleward-Intensifying Winds on Southern ocean Warming. *American Meteorological Society,* **20,** 5392-5400.

Gales R, Brothers N, Reid T (1998) Seabird mortality in the Japanese tuna longline fishery around Australia, 1988-1995. *Biological Conservation,* **86,** 37-56.

Gaston AJ, Bertram DF, Boyne AW, et al (2009) Changes in Canadian seabird populations and ecology since 1970 in relation to changes in oceanography and food webs. *Environmental Reviews,* **17,** 267-286.

GIEC(2007)Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des Groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Equipe de rédaction principale, Pachauri, R.K. et Reisinger, A. (publié sous la direction de ~)]. pp. 1-103. Suisse.

Gienapp P, Teplitsky C, Alho JS, Mills JA, Merila J (2008) Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology,* **17,** 167-178.

Gille ST (2002) Warming of the southern ocean since the 1950s. *Science,* **295,** 1275-1277.

Gonzalez-Solis J, Croxall JP, Afanasyev V (2008) Offshore spatial segregation in giant petrels Macronectes spp.: differences between species, sexes and seasons. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems,* **17,** S22-S36.

Gonzalez-Solis J, Croxall JP, Wood AG (2000) Foraging partitioning between giant petrels Macronectes spp. and its relationship with breeding population changes at Bird Island, South Georgia. *Marine Ecology-Progress Series,* **204,** 279-288.

Gonzalez-Solis J, Felicisimo A, Fox JW, Afanasyev V, Kolbeinsson Y, Munoz J (2009) Influence of sea surface winds on shearwater migration detours. *Marine Ecology-Progress Series,* **391,** 221-230.

Grandgeorge M, Wanless S, Dunn TE, Maumy M, Beaugrand G, Grémillet D (2008) Resilience of the British and Irish seabird community in the twentieth century. *Aquatic Biology,* **4,** 187-199.

Green JA, Boyd IL, Woakes AJ, Warren NL, Butler PJ (2009) Evaluating the prudence of parents: daily energy expenditure throughout the annual cycle of a free-ranging bird, the macaroni penguin *Eudyptes chrysolophus*. *Journal of Avian Biology,* **40,** 529-538.

Gregory JM (2005) A model intercomparison of changes in the Atlantic thermo-haline circulation in response to increasing atmospheric CO2 concentration. *Geophys.Res.Lett.,* **32,** L12703.

Grémillet D, Dell'Omo G, Ryan PG, Peters G, Ropert-Coudert Y, Weeks SJ (2004a) Offshore diplomacy, or how seabirds mitigate intra-specific competition: a case study based on GPS tracking of Cape gannets from neighbouring colonies. *Marine Ecology-Progress Series,* **268,** 265-279.

Grémillet D, Kuntz G, Delbart F, et al (2004b) Linking the foraging performance of a marine predator to local prey abundance. *Functional Ecology,* **18,** 793-801.

Grémillet D, Lewis S, Drapeau L, et al (2008a) Spatial match-mismatch in the Benguela upwelling zone: should we expect chlorophyll and sea-surface temperature to predict marine predator distributions? *Journal of Applied Ecology,* **45,** 610-621.

Grémillet D, Mullers RHE, Moseley C, et al (2010) Seabirds, fisheries, and cameras. *Frontiers in Ecology and the Environment,* **8,** 401-402.

Grémillet D, Pichegru L, Kuntz G, Woakes AG, Wilkinson S, Crawford RJM, Ryan PG (2008b) A junk-food hypothesis for gannets feeding on fishery waste. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences,* **275,** 1149-1156.

Grémillet D, Wilson RP, Wanless S, Chater T (2000) Black-browed albatrosses, international fisheries and the Patagonian Shelf. *Marine Ecology Progress Series,* **195,** 269-280.

Groscolas R, Decrock F, Thil MA, Fayolle C, Boissery C, Robin JP (2000) Refeeding signal in fasting-incubating king-penguins: changes in behavior and egg temperature. *AMERICAN JOURNAL OF PHYSIOLOGY-REGULATORY INTEGRATIVE AND COMPARATIVE PHYSIOLOGY,* **279,** R2104-R2112.

Gross L (2005) As the Antarctic Ice Pack recedes, a fragile Ecosystem hangs in the balance. *Plos Biology,* **3,** e224.

Guilford T, Meade J, Willis J, et al (2008) Migration and stopover in a small pelagic seabird, the Manx shearwater *Puffinus puffinus* : insights from machine learning. *Proceedings of the Royal Society B,* **276,** 1215-1223.

Guinet C, Jouventin P, Malacamp J (1995) Satellite remote sensing on monitoring changes of sebirds: Use of SPOT Image in King Penguin population increase at Ile aux cochons, Crozet archipelago. *Polar Biology,* **15,** 511-515.

Guinet C, Koudil M, Bost CA, Durbec JP, Georges JY, Mouchot MC, Jouventin P (1997) Foraging behaviour of satellite-tracked king penguins in relation to sea-surface temperatures obtained by satellite telemetry at Crozet Archipelago, a study during three austral summers. *Marine Ecology-Progress Series,* **150,** 11-20.

Hamer KC, Humphreys EM, Garthe S, et al (2007) Annual variation in diets, feeding locations and foraging behaviour of gannets in the North Sea: flexibility, consistency and constraint. *Marine Ecology-Progress Series,* **338,** 295-305.

Hansen J(2007)Scientific reticence and sea level rise.

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

Hanski I (1999) *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford.

Hanuise N, Bost CA, Huin W, Auber A, Halsey LG, Handrich Y (2010) Measuring foraging activity in a deep-diving bird: comparing wiggles, oesophageal temperatures and beak-opening angles as proxies of feeding. *Journal of Experimental Biology,* **213,** 3874-3880.

Hare JA, Alexander MA, Fogarty MJ, Williams EH, Scott JD (2010) Forecasting the dynamics of a coastal fishery species using a coupled climate-population model. *Ecological Applications,* **20,** 452-464.

Hays GC, Richardson AJ, Robinson C (2005) Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology & Evolution,* **20,** 337-344.

Hays JD, Imbrie J, Shackleton NJ (1976) Variations in Earths Orbit - Pacemaker of Ice Ages. *Science,* **194,** 1121-1132.

Hemery G, D'Amico F, Castège I, Dupont B, D'Elbee J, Lalanne Y, Mouches C (2008) Detecting the impact of oceano-climatic changes on marine ecosystems using a multivariate index: The case of the Bay of Biscay (North Atlantic-European Ocean). *Global Change Biology,* **14,** 27-38.

Hindell MA, Bradshaw CJA, Sumner MD, Michael KJ, Burton HR (2003) Dispersal of female southern elephant seals and their prey consumption during the austral summer: relevance to management and oceanographic zones. *Journal of Applied Ecology,* **40,** 703-715.

Hopkins TL, Ainley DG, Torres JJ, Lancraft TM (1993) Trophic structure in open waters of the marginal ice zone in the Scotia-Wedell confluence region during spring 1983. *Polar Biology,* **13,** 389-397.

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

Huin N (1994) Diving depths of white-chinned petrels. *The Condor,* **96,** 1111-1113.

Hulley PA(1981) Results of the research cruises of FRV `Walther Herwig' to South America. LVIII. Family Myctophidae (Osteichthyes, Myctophiformes). pp. 1-300.

Hunt BPV, Pakhomov EA, McQuaid CD (2001) Short-term variation and long term changes in the oceanographic environment and zooplankton community in the vicinity of a sub-Antarctic archipelago. *Marine Biology,* **138,** 369-381.

Hunter CM, Caswell H, Runge MC, Regehr EV, Amstrup SC, Stirling I (2010) Climate change threatens polar bear populations: a stochastic demographic analysis. *Ecology,* **91,** 2883-2897.

Hunter S (1991) The Impact of Avian Predator-Scavengers on King Penguin Aptenodytes-Patagonicus Chicks at Marion Island. *Ibis,* **133,** 343-350.

Hutchings L, van der Lingen CD, Shannon LJ, et al (2009) The Benguela Current: An ecosystem of four components. *Progress in Oceanography,* **83,** 15-32.

Hutto RL (1985) Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. Habitat selection in birds . (ed ed M.L.Cody), pp. 455-476. Academic Press, New York, USA.

Hyrenbach KD, Fernandez P, Anderson DJ (2002) Oceanographic habitats of two sympatric North Pacific albatrosses during the breeding season. *Marine Ecology Progress Series,* **233,** 283-301.

Hyrenbach KD, Veit RR (2003) Ocean warming and seabird communities of the southern California Current System (1987-98): response at multiple temporal scales. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography,* **50,** 2537-2565.

Hyrenbach KD, Veit RR, Weimerskirch H, Hunt JrGL (2006) Seabird associations with mesoscale eddies: the subtropical Indian Ocean. *Marine Ecology-Progress Series,* **324,** 271-279.

Hyrenbach KD, Veit RR, Weimerskirch H, Metzl N, Hunt J (2007) Community structure across a large-scale ocean productivity gradient: Marine bird assemblages of the Southern Indian Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers,* **54,** 1129-1145.

Izumo T, Vialard J, Lengaigne M, et al (2010) Influence of the state of the Indian Ocean Dipole on the following year's El Nino. *Nature Geoscience,* **3,** 168-172.

Jackson S (1988) Diets of the White-chinned Petrel and Sooty Shearwater in the southern Benguela region, South Africa. *The Condor,* **90,** 20-28.

Jacques G, Tréguet P (1986) *Ecosystèmes pélagiques marins*. Masson, Paris.

Jahncke J, Vlietstra LS, Decker MB, Hunt J (2008) Marine bird abundance around the Pribilof Islands: A multi-year comparison. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography,* **55,** 1809-1826.

Jansen E, Overpeck J, Briffa KR, et al (2007) Paleoclimate. 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 (eds Solomon S, Quin D, Manning M, et al.), Cambridge University Press, Cambridge.

Jarema SI, Samson J, Mcgill BJ, Humphries MM (2009) Variation in abundance across a species' range predicts climate change responses in the range interior will exceed those at the edge: a case study with North American beaver. *Global Change Biology,* **15,** 508-522.

Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H (2006) Sea ice affects the population dynamics of Adelie penguins in Terre Adelie. *Polar Biology,* **29,** 413-423.

Jenouvrier S, Caswell H, Barbraud C, Holland M, Strove J, Weimerskirch H (2009) Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an emperor penguin population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* **106,** 11425.

Jenouvrier S, Weimerskirch H, Barbraud C, Park YH, Cazelles B (2005) Evidence of a shift in the cyclicity of Antarctic seabird dynamics linked to climate. *Proceedings of the Royal Society B.*

Jiguet F, Gadot AS, Julliard R, Newson SE, Couvet D (2007) Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. *Global Change Biology,* **13,** 1672-1684.

Johnson JB, Omland KS (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution,* **19,** 101-108.

Jonsen ID, Myers RA, James MC (2007) Identifying leatherback turtle foraging behaviour from satellite telemetry using a switching state-space model. *Marine Ecology Progress Series,* **337,** 264.

Jouventin P, Stahl JC, Weimerskirch H, Mougin JL (1984) The seabirds of French Subantarctic Islands & Adélie Land, their status and conservation. In:*Status and conservation of the world's seabirds* (ed ICBP Technical Publication N°2).

Jouventin P, Weimerskirch H (1990) Satellite tracking of Wandering albatrosses. *Nature,* **343,** 746-748.

Jouzel J, Masson-Delmotte V, Cattani O, et al (2007) Orbital and millennial Antarctic climate variability over the past 800,000 years. *Science,* **317,** 793-796.

Joyner TA, Lukhnova L, Pazilov Y, Temiralyeva G, Hugh-Jones ME, Aikimbayev A, Blackburn JK (2010) Modeling the potential distribution of *Bacillus anthracis* under multiple climate change scenarios for Kazakhstan. *Plos One,* **5,** e9596.

Kahru M, Mitchell BG (2000) Influence of the 1997-98 El Nino on the surface chlorophyll in the California Current. *Geophysical Research Letters,* **27,** 2937-2940.

Kaplan A, Cane MA, Kushnir YA, Clement AC (1998) Analyses of global sea surface temperature, 1856-1991. *Journal of geophysical research,* **103,** 18567-18589.

Kappes MA, Shaffer SA, Tremblay Y, et al (2010) Hawaiian albatrosses track interannual variability of marine habitats in the North Pacific. *Progress in Oceanography,* **86,** 246-260.

Kareiva P, Odell G (1987) Swarms of predators exhibit 'preytaxis' if individual predators use area-restricted search. *American Naturalist,* **130,** 233-270.

Karnovsky N, Harding A, Walkusz W, et al (2010) Foraging distributions of little auks Alle alle across the Greenland Sea: implications of present and future Arctic climate change. *Marine Ecology-Progress Series,* **415,** 283-293.

Kearney M, Porter W (2009) Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters,* **12,** 334-350.

Kerry KR, Hempel G (1990) Antarctic ecosystems. Ecological change and conservation. Heidelberg, Berlin.

Kooyman GL (2002) Evolutionary and ecological aspects of some Antarctic and sub-Antarctic penguin distributions. *Oecologia,* **130,** 485-495.

Kooyman GL, Davis RW (1987) Diving behavior and performance, with special reference to penguins. In:*Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems* (ed Croxall J.P.), Cambridge University Press, Cambridge.

Kwok R, Comiso JC (2002) Spatial patterns of variability in antarctic surface temperature: Connections to the Southern Hemisphere Annular Mode and the Southern Oscillation. *Geophysical Research Letters,* **29**.

La Sorte FA, Thompson FR (2007) Poleward shifts in winter ranges of North American birds. *Ecology,* **88,** 1803-1812.

Lawler JJ, Shafer SL, White D, Kareiva P, Maurer EP, Blaustein AR, Bartlein PJ (2009) Projected climate-induced faunal change in the Western Hemisphere. *Ecology,* **90,** 588-597.

Laws RM (1985) The Ecology of the Southern-Ocean. *American Scientist,* **73,** 26-40.

Le Bohec C, Durant JM, Gauthier-Clerc M, et al (2008) King penguin population threatened by Southern Ocean warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* **105,** 2493-2497.

Lecomte VJ, Sorci G, Cornet S, et al (2010) Patterns of aging in the long-lived wandering albatross. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* **107,** 6370-6375.

Lefebvre W, Goosse H (2008) Analysis of the projected regional sea-ice changes in the Southern Ocean during the twenty-first century. *Climate Dynamics,* **30,** 59-76.

Lehodey P, Senina I, Sibert J, Bopp L, Calmettes B, Hampton J, Murtugudde R (2010) Preliminary forecasts of Pacific bigeye tuna population trends under the A2 IPCC scenario. *Progress in Oceanography,* **86,** 302-315.

Lenton TM, Held H, Kriegler E, Hall JW, Lucht W, Rahmstorf S, Schellnhuber HJ (2008) Tipping elements in the Earth's climate system. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* **105,** 1786-1793.

Lescroël A, Dugger KM, Ballard G, Ainley DG (2009) Effects of individual quality, reproductive success and environmental variability on survival of a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology,* **78,** 798-806.

Lewis S, Sherratt TN, Hamer KC, Wanless S (2001) Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature,* **412,** 816-819.

Liu J, Curry JA, Martinson DG (2004) Interpretation of recent Antarctic sea ice variability. *Geophys.Res.Lett.,* **31**.

Liu JP, Curry JA (2010) Accelerated warming of the Southern Ocean and its impacts on the hydrological cycle and sea ice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* **107,** 14987-14992.

Loots C, Koubbi P, Duhamel G (2007) Habitat modelling of *Electrona antarctica* (Myctophidae, Pisces) in Kerguelen by generalized additive models and geographic information systems. *Polar Biology,* **30,** 951-959.

Louzao M, Bécares J, Rodríguez B, Hyrenbach KD, Ruiz A, Arcos JM (2009) Combining vessel-based surveys and tracking data to identify key marine areas for seabirds. *Marine Ecology Progress Series,* **391,** 183-197.

Louzao M, Hyrenbach KD, Arcos JM, Abello P, De Sola LG, Oro D (2006) Oceanographic habitat of an endangered mediterranean procellariiform : implications for marine protected areas. *Ecological Applications,* **16(5),** 1683-1695.

Louzao M, Pinaud D, Péron C, Delord K, Wiegand T, Weimerskirch H(2010)Conserving pelagic habitats: seascape modelling of an oceanic top predator.

Lovenduski NS, Gruber N (2005) The impact of the Southern Annular Mode on Southern Ocean circulation and biology. *Geophysical Research Letters,* **32**.

MacKenzie DJ, Nichols JD, Lachman GB, Droege S, Royle JA, Langtimm C (2002) Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology,* **83,** 2248-2255.

Manly BFJ, McDonald LL, Thomas DL, McDonald TL, Erikson WP (2002) *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands.

Marmion M, Parviainen M, Luoto M, Heikkinen RK, Thuiller W (2009) Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions,* **15,** 59-69.

Martin AR, Poncet S, Barbraud C, Foster E, Fretwell P, Rothery P (2009) The white-chinned petrel (Procellaria aequinoctialis) on South Georgia: population size, distribution and global significance. *Polar Biology,* **32,** 655-661.

Martin TG, Wintle BA, Rhodes JR, et al (2005) Zero tolerance ecology: improving ecological inference by modelling the source of zero observations. *Ecology Letters,* **8,** 1235-1246.

Matthiopoulos J (2003) The use of space by animals as a function of accessibility and preference. *Ecological Modelling,* **159,** 239-268.

Mayewski PA, Meredith MP, Summerhayes CP, et al (2009) State of the Antarctic and Southern Ocean System. *Reviews of Geophysics,* **47**.

McConnell BJ, Chambers C, Fedak MA (1992) Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. *Antarctic Science,* **4,** 393-398.

McGowan JA, Bograd SJ, Lynn RJ, Miller AJ (2003) The biological response to the 1977 regime shift in the California Current. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography,* **50,** 2567-2582.

Meehl GA, Stocker TF, Collins WD, et al (2007) Global Climate Projections. 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 (eds Solomon S, Quin D, Manning M, et al.), Cambridge University Press, Cambridge.

Meehl GA, Washington WM, Ammann CM, Arblaster JM, Wigley TML, Tebaldi C (2004) Combinations of natural and anthropogenic forcings in twentieth-century climate. *Journal of Climate,* **17,** 3721-3727.

Meredith MP, Hogg AM (2006) Circumpolar response of Southern Ocean eddy activity to a change in the Southern Annular Mode. *Geophysical Research Letters,* **33**.

Meredith MP, King JC (2005) Rapid climate change in the ocean west of the Antarctic Peninsula during the second half of the 20th century. *Geophysical Research Letters,* **32**.

Miller RL, Schmidt GA, Shindell DT (2006) Forced annular variations in the 20th century intergovernmental panel on climate change fourth assessment report models. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres,* **111**.

Møller AP, Merilä J (2004) Analysis and interpretation of long-term studies investigating responses to climate change. *Advances in Ecological Research Birds and Climate Change,* **35,** 111-130.

Moore JK, Abbott MR (2002) Surface chlorophyll concentrations in relation to the Antarctic Polar Front: seasonal and spatial patterns from satellite observations. *Journal of Marine Systems,* **37,** 69-86.

Morato T, Hoyle SD, Allain V, Nicol SJ (2010) Seamounts are hotspots of pelagic biodiversity in the open ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* **107,** 9707-9711.

Mougin JL (1970) Le Pétrel à menton blanc *Procellaria aequinoctialis* de l'île de la Possession (archipel Crozet). *L'Oiseau et R.F.O.,* **39,** 58-81.

Murray MD, Nicholls DG, Butcher E, Moors PJ (2002) How Wandering Albatrosses use weather systems to fly long distances. 1. An analytical method and its application to flights in the Tasman Sea. *Emu,* **102,** 377-385.

Navarro J, González-Solís J (2007) Experimental increase of flying costs in a pelagic seabird: effects on foraging strategies, nutritional state and chick condition. *Oecologia,* **151,** 160.

Nel DC, Lutjeharms JRE, Pakhomov EA, Ansorge IJ, Ryan PG, Klages NTW (2001) Exploitation of mesoscale oceanographic features by grey-headed albatross Thalassarche chrysostoma in the southern Indian Ocean. *Marine Ecology-Progress Series,* **217,** 15-26.

Nel DC, Ryan PG, Crawford RJM, Cooper J, Huyser OAW (2002) Population trends of albatrosses and petrels at sub-Antarctic Marion Island. *Polar Biology,* **25,** 81-89.

Nevoux M, Barbraud JC, Barbraud C (2008) Nonlinear impact of climate on survival in a migratory white stork population. *Journal of Animal Ecology,* **77,** 1143-1152.

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.

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

Nicol S, Pauly T, Bindoff NL, et al (2000) Ocean circulation off east Antarctica affects ecosystem structure and sea-ice extent. *Nature,* **406,** 504-507.

Nicol S, Raymond B, Meiners K (2010) BROKE-West, a large ecosystem survey of the South West Indian Ocean sector of the Southern Ocean, 30 degrees E-80 degrees E (CCAMLR Division 58.4.2). *Deep-Sea Research Part Ii-Topical Studies in Oceanography,* **57,** 693-700.

Nocera JJ, Forbes GJ (2010) Incorporating social information to improve the precision of models of avian habitat use. *The Condor,* **112,** 235-244.

Oedekoven C, Ainley DG, Spear LB (2001) Variable responses of seabirds to change in marine climate : California Current, 1985-1994. *Marine Ecology-Progress Series,* **212,** 265-281.

Orians GH, Pearson NE (1979) On the theory of central place foraging. In:*Analysis of ecological systems* (eds Horn D, Stairs GR, Mitchell RD), Ohio University Press.

Orsi AH, Whitworth T, Nowlin WD (1995) On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers,* **42,** 641-673.

Österblom H, Olsson O, Blenckner T, Furness RW (2008) Junk-food in marine ecosystems. *Oikos,* **117,** 967-977.

Ottersen G, Planque B, Belgrano A, Post E, Reid PC, Stenseth NC (2001) Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecologia,* **128,** 1-14.

Pakhomov EA, PERISSINOTTO R, McQuaid CD (1996) Prey composition and daily rations of myctophid fishes in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series,* **134,** 1-14.

Park YH (2004) Determination of the surface geostrophic velocity field from satellite altimetry. *Journal of Geophysical Research-Oceans,* **109**.

Park YH, Gambéroni L, Charriaud E (1993) Frontal structures, water masses, and circulation in the Crozet Basin. *Journal of Geophysical Research - Oceans,* **98,** 12361-12385.

Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature,* **421,** 37-42.

Parmesan C (2006) Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics,* **37,** 637-669.

Pearson RG, Dawson TP (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful ? *Global Ecology and Biogeography,* **12,** 361-371.

Pennycuick CJ (1982) The flight of petrels and albatrosses (Procellariiformes), observed in South Georgia and its vicinity. *Philosophical Transactions of the Royal Society London,* **300,** 75-106.

Péron C, Authier M, Barbraud C, Delord K, Besson D, Weimerskirch H (2010a) Inter-decadal changes in at-sea distribution and abundance of subantarctic seabirds along a latitudinal gradient in the Southern Indian Ocean. *Global Change Biology,* **16,** 1895-1909.

Péron C, Delord K, Phillips RA, Charbonnier Y, Marteau C, Louzao M, Weimerskirch H. (2010b) Seasonal variations in oceanographic preferences and foraging strategy of White-chinned Petrels (*Procellaria aequinoctialis*) breeding at Kerguelen Island. *Marine Ecology Progress Series,* **416,** 267-284.

Peterson AT (2003) Projected climate change effects on Rocky Mountain and Great PLains birds: generalities of biodiversity consequences. *Global Change Biology,* **9,** 647-655.

Petit JR, Jouzel J, Raynaud D, et al (1999) Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature,* **399,** 429-436.

Phalan B, Phillips RA, Silk JRD, et al (2007) Foraging behaviour of four albatross species by night and day. *Marine Ecology Progress Series,* **340,** 271-286.

Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V (2006) Year-round distribution of white-chinned petrels from South Georgia: Relationships with oceanography and fisheries. *Biological Conservation,* **129,** 336-347.

Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V, Bennett VJ (2005) Summer distribution and migration of nonbreeding Albatrosses: individual consistencies and implications for conservation. *Ecology,* **86,** 2386-2396.

Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V, Briggs DR (2004) Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Marine Ecology-Progress Series,* **266,** 265-272.

Phillips RA, Xavier JC, Croxall JP (2003) Effects of satellite transmitters on Albatrosses and Petrels. *The Auk,* **120,** 1082-1090.

Piatt JF, Sydeman WJ, Wiese F (2007) Introduction: a modern role for seabirds as indicators. *Marine Ecology-Progress Series,* **352,** 199-204.

Pichegru L, Ryan PG, Crawford RJM, van der Lingen CD, Gremillet D (2010) Behavioural inertia places a top marine predator at risk from environmental change in the Benguela upwelling system. *Marine Biology,* **157,** 537-544.

Pichegru L, Ryan PG, Le Bohec C, et al (2009) Overlap between vulnerable top predators and fisheries in the Benguela upwelling system: implications for marine protected areas. *Marine Ecology-Progress Series,* **391,** 199-208.

Pinaud D, Cherel Y, Weimerskirch H (2005) Effect of environmental variability on habitat selection, diet, provisioning behaviour and chick growth in yellow-nosed albatrosses. *Marine Ecology-Progress Series,* **298,** 295-304.

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

Pinaud D, Weimerskirch H (2005) Scale-dependent habitat use in a long-ranging central place predator. *Journal of Animal Ecology,* **74,** 852-863.

Pinheiro JC, Bates DM (2000) *Mixed effects models in S and S-plus*. Springer-Verlag, New-York.

Porter WP, Kearney M (2009) Size, shape, and the thermal niche of endotherms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* **106,** 19666-19672.

Pörtner HO, Farrell AP (2008) ECOLOGY Physiology and Climate Change. *Science,* **322,** 690-692.

Potts JM, Elith J (2006) Comparing species abundance models. *Ecological Modelling,* **199,** 153-163.

Prince PA, Croxall JP, Trathan PN, Wood AG (1998) The pelagic distribution of South Georgia albatrosses and their relationships with fisheries. In:*Albatross Biology and Conservation* (eds Graham Robertson, Rosemary Gales), pp. 137-167. Surrey Beatty & Sons Pty Limited, NSW, Australia.

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

Quillfeldt P, Masello J, McGill RAR, Adams M, Furness RW (2010) Moving polewards in winter: a recent change in the migratory strategy of a pelagic seabird ? *Frontiers in Zoology,* **7,** 15.

Raymond B, Shaffer SA, Sokolov S, et al (2010) Shearwater Foraging in the Southern Ocean: The Roles of Prey Availability and Winds. *Plos One,* **5**.

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

Reid K, Croxall JP, Briggs DR, Murphy EJ (2005) Antarctic ecosystem monitoring: quantifying the response of ecosystem indicators to variability in Antarctic krill. *ICES Journal of Marine Science,* **62,** 366-373.

Ribic CA, Ainley DG (1997) The relationships of seabird assemblages to physical habitat features in Pacific equatorial waters during spring 1984-1991. *ICES Journal of Marine Science,* **54,** 593-599.

Ricklefs RE (1990) Seabird life histories and the marine environment: some speculations. *Colonial Waterbirds,* **13,** 1-79.

Ridoux V (1994) The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet Islands. *Marine Ornithology,* **22,** 1-192.

Robertson G, McNeill M, Smith N, Wienecke B, Candy S, Olivier F (2006) Fast sinking (integrated weight) longlines reduce mortality of white-chinned petrels (Procellaria aequinoctialis) and sooty shearwaters (Puffinus griseus) in demersal longline fisheries. *Biological Conservation,* **132,** 458-471.

Robertson MP, Peter CI, Villet MH, Ripley BS (2003) Comparing models for predicting species' potential distributions: a case study using correlative and mechanistic predictive modelling techniques. *Ecological Modelling,* **164,** 153-167.

Rolland V, Barbraud C, Weimerskirch H (2009) Assessing the impact of fisheries, climate and disease on the dynamics of the Indian Yellow-nosed Albatross. *Biological Conservation,* **142,** 1084-1095.

Rolland V, Barbraud C, Weimerskirch H (2008) Combined effects of fisheries and climate on a migratory long-lived marine predator. *Journal of Applied Ecology,* **45,** 4-13.

Rolland V, Weimerskirch H, Barbraud C (2010) Relative influence of fisheries and climate on the demography of four albatross species. *Global Change Biology,* **16,** 1910-1922.

Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature,* **421,** 57-60.

Ropert-Coudert Y, Bost CA, Handrich Y, Bevan RM, Butler PJ, Woakes AT, Le Maho Y (2000) Impact of externally attached loggers on the diving behaviour of the king penguin. *Physiological and Biochemical Zoology,* **73,** 438-445.

Royer F, Fromentin JM, Gaspar P (2005) A state-space model to derive bluefin tuna movement and habitat from archival tags. *Oikos,* **109,** 473-484.

Ryan PG, Boix-Hinzen C (1999) Consistent male-biased seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery. *Auk,* **116,** 851-854.

Ryan PG, Moloney CL (1988) Effect of trawling on bird and seal distributions in the southern Benguela region. *Marine Ecology-Progress Series,* **45,** 1-11.

Sallée JB, Speer KG, Rintoul SR (2010) Zonally asymmetric response of the Southern Ocean mixed-layer depth to the Southern Annular Mode. *Nature Geoscience,* **3,** 273-279.

Scheffer A, Trathan PN, Collins M (2010) Foraging behaviour of King Penguins (*Aptenodytes patagonicus*) in relation to predictable mesoscale oceanographic features in the Polar Front Zone to the north of South Georgia. *Progress in Oceanography,* **86,** 232-245.

Schoener TW (1986) Resource partitioning. In:*Community Ecology: Pattern and Process.* (eds Kikkawa J, Anderson DJ), pp. 91-126. Blackwell Scientific, Melbourne.

Seaman DE, Powell RA (1996) An Evaluation of the Accurracy of Kernel Density Estimators for Home Range Analysis. *Ecology,* **77,** 2075-2085.

Shaffer SA, Tremblay Y, Awkerman JA, et al (2005) Comparison of light- and SST-based geolocation with satellite telemetry in free-ranging albatrosses. *Marine Biology,* **147,** 833-843.

Shaffer SA, Weimerskirch H, Costa DP (2001) Functional significance of sexual dimorphism in Wandering Albatrosses, Diomedea exulans. *Functional Ecology,* **15,** 203-210.

Shaffer SA, Tremblay Y, Weimerskirch H, et al (2006) Migratory shearwaters integrate oceanic resources across the Pacific Ocean in an endless summer. *Proceedings of the National Academy of Sciences,* **103,** 12799-12802.

Shirihai, H (2002) A complete guide to Antarctic Wildlife - the birds and marine mammals of the Antarctic continent and Southern ocean. Alula Press, Degerby, Finland.

Sillett TS, Holmes RT, Sherry TW (2000) Impacts of a global climate cycle on population dynamics of a migratory songbird. *Science,* **288,** 2040-2042.

Siniff DB, Garrott RA, Rotella JJ, Fraser WR, Ainley DG (2008) Opinion Projecting the effects of environmental change on Antarctic seals. *Antarctic Science,* **20,** 425-435.

Skov H, Durinck J (2000) Seabird distribution in relation to hydrography in the Skagerrak. *Continental Shelf Research,* **20,** 169-187.

Skov H, Humphreys E, Garthe S, et al (2008) Application of habitat suitability modelling to tracking data of marine animals as a means of analyzing their feeding habitats. *Ecological Modelling,* in press.

Smetacek V, Assmy P, Henjes J (2004) The role of grazing in structuring Southern Ocean pelagic ecosystems and biogeochemical cycles. *Antarctic Science,* **16,** 541-558.

Smetacek V, Nicol S (2005) Polar ocean ecosystems in a changing world. *Nature,* **437,** 362-368.

Smith RC, Ainley D, Baker K, et al (1999) Marine Ecosystem Sensitivity to Climate Change. *BioScience,* **49,** 393-404.

Sokolov S, Rintoul SR (2009) Circumpolar structure and distribution of the Antarctic Circumpolar Currentfronts: 2. Variability and relationship to sea surface height. *Journal of geophysical research,* **114**.

Sokolov S, Rintoul SR (2007) On the relationship between fronts of the Antarctic Circumpolar Current and surface cholorophyll concentrations in the Southern Ocean. *Journal of geophysical research,* **112**.

Sokolov S, Rintoul SR, Wienecke B (2006) Tracking the Polar Front south of New Zealand using penguin dive data. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers,* **53,** 591-607.

Spear LB, Ainley DG (1997) Flight behaviour of seabirds in relation to wind direction and wing morphology. *Ibis,* **139,** 221-233.

Spear LB, Ainley DG, Hardesty BD, Howell SNG, Webb SW (2004) Reducing biases affecting at-sea surveys of seabirds : use of multiple observer teams. *Marine Ornithology,* **32,** 147-157.

Spear LB, Ainley DG, Webb SW (2003) Distribution, abundance and behaviour of Buller's, Chatham Island and Salvin's Albatrosses off Chile and Peru. *Ibis,* **145,** 253-269.

Spear LB, Ballance L.T., Ainley D.G. (2001) Response of seabirds to thermal boundaries in the tropical Pacific: the thermocline versus the Equatorial Front. *Marine Ecology Progress Series,* **219,** 275-289.

Spear LB, Nur N., Ainley D.G. (1992) Estimating absolute densities of flying seabirds using analyses of relative movement. *The Auk,* **109,** 385-389.

Stahl JC, Bartle JA, Jouventin P, Roux JP, Weimerskirch H(1996)Atlas of seabird distribution in the south-west Indian ocean. pp. 1-226.

Stenseth NC, Mysterud A, Ottersen G, Hurrell JW, Chan KS, Lima M (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science,* **297,** 1292-1296.

Strass VH, Garabato ACN, Pollard RT, et al (2002) Mesoscale frontal dynamics: shaping the environment of primary production in the Antarctic Circumpolar Current. *Deep-Sea Research Part Ii-Topical Studies in Oceanography,* **49,** 3735-3769.

Summerhayes CP, Hofmeyr PK, Rioux H (1974) Seabirds off the southwestern coast of South Africa. *Ostrich,* **45,** 88-109.

Sutherland WJ (1998) Evidence for flexibility and constraint in migration systems. *Journal of Avian Biology,* **29,** 441-446.

Swartzman G, Hunt G (2000) Spatial association between murres (*Uria spp.*), puffins (*Fratercula spp.*) and fish shoals near Pribilof Islands, Alaska. *Marine Ecology Progress Series,* **206,** 297-309.

Sydeman WJ, Brodeur RD, Grimes CB, Bychkov AS, McKinnell S (2006) Marine habitat "hotspots" and their use by migratory species and top predators in the North Pacific Ocean: Introduction. *Deep-Sea Research Part Ii-Topical Studies in Oceanography,* **53,** 247-249.

Tasker ML, Hope Jones P, Dixon T, Blake BF (1984) Counting seabirds at sea from ships : a review of methods employed and a suggestion for a standardized approach. *The Auk,* **101,** 567-577.

Teo SLH, Boustany A, Blackwell S, Walli A, Weng KC, Block BA (2004) Validation of geolocation estimates based on light level and sea surface temperature from electronic tags. *Marine Ecology Progress Series,* **283,** 81-98.

Terray P (2010) Southern Hemisphere extra-tropical forcing: a new paradigm for El Niño-Southern Oscillation. *Climate Dynamics.*

Tew Kai E, Rossi V, Sudre J, et al (2009) Top marine predators track Lagrangian coherent structures. *Proceedings of the National Academy of Science USA,* **106,** 8245-8250.

Thiebot JB, Pinaud D (2010) Quantitative method to estimate species habitat use from light-based geolocation data. *Endangered species Research,* **10,** 341-353.

Thomas CD, Cameron A, Green RE, et al (2004) Extinction risk from climate change. *Nature,* **427,** 145-148.

Thomas DL, Taylor EJ (2006) Study designs and tests for comparing resource use and availability II. *Journal of Wildlife Management,* **70,** 324-336.

Thompson DWJ, Solomon S (2002) Interpretation of recent Southern Hemisphere climate change. *Science,* **296,** 895-899.

Thompson DWJ, Wallace JM (2000) Annular modes in the extratropical circulation. Part I: Month-to-month variability. *Journal of Climate,* **13,** 1000-1016.

Thompson KR (1992) Quantitative-Analysis of the Use of Discards from Squid Trawlers by Black-Browed Albatrosses Diomedea-Melanophris in the Vicinity of the Falkland-Islands. *Ibis,* **134,** 11-21.

Thuiller W (2003) BIOMOD - optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology,* **9,** 1353-1362.

Timmermann A, Oberhuber J, Bacher A, Esch M, Latif M, Roeckner E (1999) Increased El Nino frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature,* **398,** 694-697.

Toggweiler JR, Russell J (2008) Ocean circulation in a warming climate. *Nature,* **451,** 286-288.

Trathan PN, Bishop C, Maclean G, Brown P, Fleming A, Collins MA (2008) Linear tracks and restricted temperature ranges characterise penguin foraging pathways. *Marine Ecology-Progress Series,* **370,** 285-294.

Trathan PN, Forcada J, Murphy EJ (2007) Environmental forcing and Southern Ocean marine predator populations: effects of climate change and variability. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences,* **362,** 2351-2365.

Tremblay Y, Bertrand S, Henry RW, Kappes MA, Costa DP, Shaffer SA (2009a) Analytical approaches to investigating seabird-environment interactions: a review. *Marine Ecology Progress Series,* **391,** 163.

Tremblay Y, Roberts AJ, Costa DP (2007) Fractal landscape method: an alternative approach to measuring area-restricted searching behavior. *Journal of Experimental Biology,* **210,** 935-945.

Tremblay Y, Robinson PW, Costa DP (2009b) A parsimonious approach to modeling animal movement data. *Plos One,* **4,** e4711. doi:10.1371/journal.pone.0004711.

Trenberth KE, Jones PD, Ambenje P, et al (2007) Observations: surface and atmospheric climate change. 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 (ed Solomon SQDMMCZMMAKBTMMHLE), pp. 235-336. Cambridge, United Kingdom - New-York, NY, USA.

Tuck GN, Polacheck T, Croxall JP, Weimerskirch H (2001) Modelling the impact of fishery by-catches on albatross populations. *Journal of Applied Ecology,* **38,** 1182-1196.

Tuck GN, Polacheck T, Bulman CM (2003) Spatio-temporal trends of longline fishing effort in the Southern Ocean and implications for seabird bycatch. *Biological Conservation,* **114,** 1-27.

Turner J, Colwell SR, Marshall GJ, et al (2005) Antarctic climate change during the last 50 years. *International Journal of Climatology,* **25,** 279-294.

Tynan CT (1998) Ecological importance of the Southern Boundary of the Antarctic Circumpolar Current. *Nature,* **392,** 708-710.

Van der Meer J, Camphuysen CJ (1996) Effect of observer differences on abundance estimates of seabirds from ship-based strip surveys. *Ibis,* **138,** 433-437.

Van Franeker JA, Bathmann UV, Mathot S (1997) Carbon fluxes to Antarctic top predators. *Deep-Sea Res II,* **44,** 435-455.

Van Franeker JA, van den Brink NW, Bathmann UV, Raymond TP, de Baar HJW, Wolff WJ (2002) Responses of seabirds, in particular prions (*Pachyptila sp.*), to small-scale processes in the Antarctic Polar Front. *Deep-Sea Research II,* **49,** 3931-3950.

Veit RR, Pyle P, McGowan JA (1996) Ocean warming and long-term change in pelagic bird abundance within the California current system. *Marine Ecology Progress Series,* **139,** 11-18.

Villablanca R, Luna-Jorquera G, Marin VH, Garthe S, Simeone A (2007) How does a generalist seabird species use its marine habitat? The case of the kelp gull in a coastal upwelling area of the Humboldt Current. *ICES Journal of Marine Science,* **64,** 1348-1355.

Vimeux F, Masson V, Jouzel J, Stievenard M, Petit JR (1999) Glacial-interglacial changes in ocean surface conditions in the southern hemisphere. *Nature,* **398,** 410-413.

Visser ME (2008) Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences,* **275,** 649-659.

Visser ME, Both C, Lambrechts MM (2004) Global climate change leads to mistimed avian reproduction. 110 pp.

Visser ME, Holleman LJM, 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, Grecian W, Patrick S, Newton J (2010) Inter-colony movements, at-sea behaviour and foraging in an immature seabird: results from GPS-PPT tracking, radio-tracking and stable isotope analysis. *Marine Biology,* 1-8.

Wahl TR, Ainley DG, Benedict AH, DeGange AR (1989) Associations between seabirds and water-masses in the northern Pacific Ocean in summer. *Marine Biology,* **103,** 1-11.

Wakefield ED, Phillips RA, Matthiopoulos J, Fukuda A, Higuchi H, Marshall GJ, Trathan PN (2009) Wind field and sex constrain the flight speeds of central-place foraging albatrosses. *Ecological Monographs,* **79,** 663-679.

Walther GR, Post E, Convey P, et al (2002) Ecological responses to trecent climate change. *Nature,* **416,** 389-395.

Warham J (1990) The petrels. Their ecology and breeding systems. Academic Press, London.

Warham J (1996) The behaviour, population biology and physiology of the petrels. Academic Press, London.

Watkins BP, Petersen SL, Ryan PG (2008) Interactions between seabirds and deep-water hake trawl gear: an assessment of impacts in South African waters. *Animal Conservation,* **11,** 247-254.

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

Weimerskirch H, Jouventin P (1987) Population-Dynamics of the Wandering Albatross, Diomedea-Exulans, of the Crozet Islands - Causes and Consequences of the Population Decline. *Oikos,* **49,** 315-322.

Weimerskirch H, Zotier R, Jouventin P (1989) The avifauna of the Kerguelen Islands. *Emu,* **89,** 15-29.

Weimerskirch H, Stahl JC, Jouventin P (1992) The breeding biology and population dynamics of King Penguins Aptenodytes patagonica on the Crozet Islands. *Ibis,* **134,** 107-117.

Weimerskirch H, Doncaster CP, Cuenot-Chaillet F (1994) Pelagic seabirds and the marine environment: foraging patterns of Wandering Albatrosses in relation to prey availability and distribution. *Proceedings of the Royal Society B,* **255,** 91-97.

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 (1998) How can a pelagic seabird provision its chick when relying on a distant food resource ? Cyclic attendance, foraging decision and body condition in sooty shearwaters. *Journal of Animal Ecology,* **67,** 99-109.

Weimerskirch H, Capdeville D, Duhamel G (2000a) Factors affecting the number and mortality of seabirds attending trawlers and long-liners in the Kerguelen area. *Polar Biology,* **23,** 236-249.

Weimerskirch H, Guionnet T, Martin JSSA, Costa DP (2000b) Fast and fuel efficient ? Optimal use of wind by flying albatrosses. *Proceedings of the Royal Society Lond.B,* **267,** 1869-1874.

Weimerskirch H, Guionnet T, Martin JSSA, Costa DP (2000c) Fast and fuel efficient ? Optimal use of wind by flying albatrosses. *Proceedings of the Royal Society Lond.B,* **267,** 1869-1874.

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.

Weimerskirch H, Le Corre M, Jaquemet S, Potier M, Marsac F (2004) Foraging strategy of a top predator in tropical waters: great frigatebirds in the Mozambique Channel. *Marine Ecology-Progress Series,* **275,** 297-308.

Weimerskirch H, Akesson S, Pinaud D (2006) Postnatal dispersal of wandering albatross *Diomedea exulan*s: implications for the conservation of the species. *Journal of Avian Biology,* **37,** 23-28.

Weimerskirch H, Pinaud D, Pawlowski F, Bost CA (2007) Does prey capture induce area-restricted search ? A fine-scale study using GPS in a marine predator, the Wandering Albatross. *The American Naturalist,* **170,** 734-743.

Weimerskirch H (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep-Sea Research II,* **54,** 211-223.

Weimerskirch H, Bertrand S, Silva J, Marques JC, Goya E (2010) Use of Social Information in Seabirds: Compass Rafts Indicate the Heading of Food Patches. *Plos One,* **5**.

Weimerskirch H, de Grissac S, Louzao M, Delord K in prep. Climate change effect on wandering albatrosses.

Wienecke B, Robertson G (2006) Comparison of foraging strategies of incubating king penguins Aptenodytes patagonicus from Macquarie and Heard islands. *Polar Biology,* **29,** 424-438.

Williams TD (1995) The penguins: Spheniscidae, birds families of the world series. Oxford University Press, Oxford.

Wilson RP, Ducamp JJ, Rees G, Culik BM, Niekamp K (1992) Estimation of location: global coverage using light intensity. In:*Wildlife telemetry: remote monitoring and tracking of animals* (ed Priede IM SS), pp. 131-134. Ellis Horward, Chichester.

Wilson RP, Kreye JA, Lucke K, Urquhart H (2004) Antennae on transmitters on penguins: balancing energy budgets on the high wire. *Journal of Experimental Biology,* **207,** 2649-2662.

Wilson RP, Nagy KA, Obst B (1989) The foraging range of penguins. *Polar Rec.,* **25,** 303-307.

Woehler EJ (1996) Concurrent decreases in five species of Southern Ocean seabirds in Prydz Bay. *Polar Biology,* **16,** 379-382.

Woehler EJ (1995) Consumption of Southern resources by penguins. In:*The Penguins, Ecology and Managment* (eds Dann P, Norman I, Reilly P), pp. 267-291. Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton.

Woehler EJ, Raymond B., Watts D.J. (2003) Decadal-scale seabird assemblages in Prydz Bay, East Antarctica. *Marine Ecology-Progress Series,* **251,** 299-310.

Woehler EJ, Raymond B, Boyle A, Stafford A (2010) Seabird assemblages observed during the BROKE-West survey of the Antarctic coastline (30°E-80°E), January-March 2006. *Deep-Sea Research II,* **57,** 982-991.

Wolf SG, Snyder MA, Sydeman WJ, Doak DF, Croll DA (2010) Predicting population consequences of ocean climate change for an ecosystem sentinel, the seabird Cassin's auklet. *Global Change Biology,* **16,** 1923-1935.

Wynn RB, Josey SA, Martin AP, Johns DG, Y+®sou P (2007) Climate-driven range expansion of a critically endangered top predator in northeast Atlantic waters. *Biology Letters,* **3,** 529-532.

Yen PPW, Sydeman WJ, Morgan KH, Whitney FA (2005) Top predator distribution and abundance across the eastern Gulf of Alaska: Temporal variability and ocean habitat associations. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography,* **52,** 799-822.

Yin JH (2005) A consistent poleward shift of the storm tracks in simulations of 21st century climate. *Geophysical Research Letters,* **32**.

Zachos J, Pagani M, Sloan L, Thomas E, Billups K (2001) Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science,* **292,** 686-693.

Zwally HJ, Comiso JC, Parkinson CL, Cavalieri DJ, Gloersen P (2002) Variability of Antarctic sea ice 1979-1998. *Journal of geophysical research,* **107,** 3041.

Annexes

ANNEXE 1

Supporting information

Table 1: List of the seabird species encountered in November and December along the latitudinal gradient from La Réunion Is. to Kerguelen Is. via Crozet Is., over the twelve years of the study. The number of individuals in counts of flying seabirds (front of the boat) and following seabirds (behind the boat) are reported all years included. Species in bold indicate the twelve species under investigation in our study.

Species name	Code	Flying Past (ind/10 min)	Following in the wake (ind/instant.)
Wandering Albatross	WAAL	301	497
Black-browed Albatross	BBAL	249	125
Light-manted sooty Albatross	LMSA	82	37
Yellow-nosed Albatross	YNAL	37	15
Grey-headed Albatross	GHAL	95	44
Sooty Albatross	SOAL	14	10
Shy Albatross	WCSP	3	1
Shy Albatross (cauta)	WCAL	3	0
Laysan Albatross	LAAL	1	0
Nothern giant Petrel	NGPE	60	153
Giant Petrel sp.	GPSP	39	152
Southern giant Petrel	SGPE	20	9
White-chinned Petrel	WCPE	1851	3990
Soft-plumaged Petrel	SPPE	364	48
Cape Petrel	CAPE	239	200
White-headed Petrel	WHPE	50	7
Great-winged Petrel	GWPE	11	2
Kerguelen Petrel	KEPE	37	1
Bulwer's Petrel	BUSP	3	0
Cook's Petrel	COPE	3	0
Kelp Gull	KEGU	2	7
Southern Fulmar	SOFU	6	12
Subantarctic Skua	SUSK	12	5
South Polar Skua	SPSK	1	0
Prions sp.	PRSP	8966	3137
Antarctic Prion	ANPR	690	409
Fairy Prion	FAPR	41	0
Thin-billed Prion	NBPR	2	0
Blue Petrel	BLPE	144	17
Wilson's Storm-Petrel	WISP	105	99
Black-bellied Storm-Petrel	BBSP	148	60
White-bellied Storm-Petrel	WBSP	0	1
Grey-backed Storm-Petrel	GBSP	14	0
Fregetta sp.	FRSP	3	8
Common Diving Petrel	CODP	6	0
South Georgia Diving Petrel	SGDP	7	0
Antarctic/Arctic Tern	AATE	2	3
Sooty / Bridled Tern	SBTE	1	0

Kerguelen Tern	KETE	1	0
Sooty Tern	SOTE	95	0
Flesh-footed Shearwater	FFSH	5	3
Little Shearwater	LISH	12	1
Audubon's Shearwater	AUSH	8	0
Cory's Shearwater	COSH	3	0
Great Shearwater	GRSH	5	0
Sooty Shearwater	SOSH	1	0
Wedge-tailed Shearwater	WTSH	18	0
Kerguelen Cormorant	KECO	8	0
King Penguin	KIPE	12	0
Macaroni Penguin	MRPE	43	0
Parasitic Jaeger	PAJA	1	0
Rockhopper Penguin	ROPE	1	0
Gentoo Penguin	GEPE	7	0
Barau Petrel	BAPE	30	7
Tropicbird sp.	TRSP	0	1
White-tailed Tropicbird	WTTR	1	0
Brown Noddy	BRNO	4	0

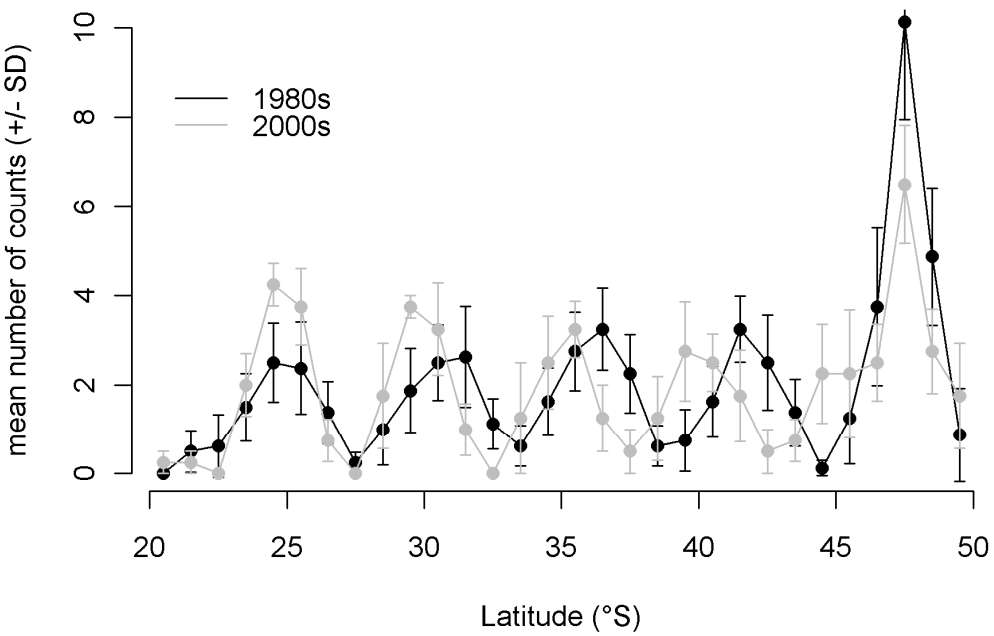


Figure 1: Comparison of latitudinal distribution of the survey effort (mean number of counts +/- SD) between the two decades. Low efforts correspond to segments often surveyed during nightime.

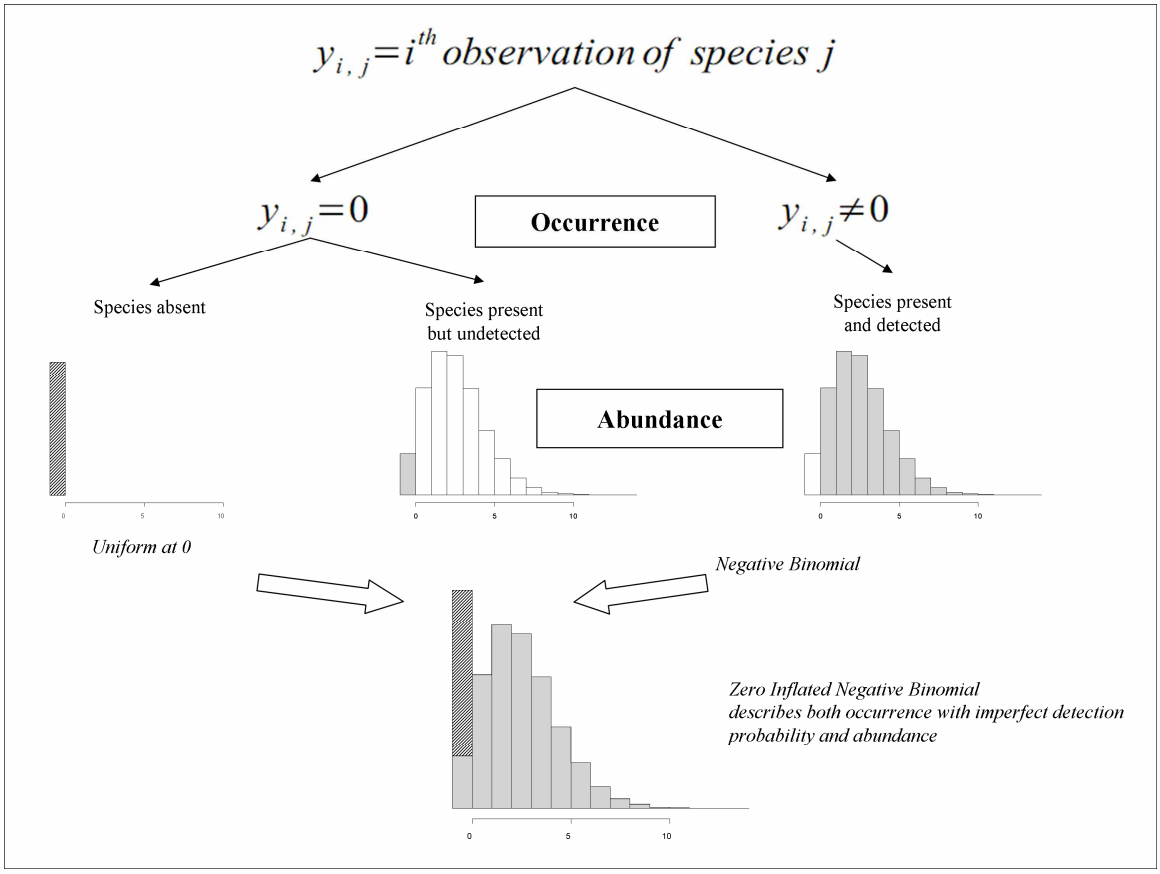


Figure 2: Diagram of the mixture modeling procedure, following Martin *et al.* (2005).

Model inference details:

Latitude was standardized by subtracting the mean and dividing by two standard deviations (Gelman *et al.*, 2008) to ease convergence. We used weakly-informative priors: Cauchy priors for regression parameters (Gelman *et al.*, 2008) and scaled inverse-Wishart (Gelman and Hill, 2006) or half-Cauchy priors (Gelman, 2006) for variance parameters. We ran two chains with over-dispersed starting values. Inferences were based on at least 2,000 iterations per chain. Convergence upon a sufficiently long burn-in period was assessed visually using the Gelman-Rubin diagnostics (Cowles and Carlin, 1996). In addition, we checked that Markov Chain Monte Carlo had reached a stationary state using the Heidelberger and Welch's convergence diagnostic (Cowles and Carlin, 1996) as implemented in the package coda (Plymmer *et al.*, 2008) of the R software (R Development Core Team, 2008). Posterior modes and Highest Density Probability intervals were estimated using the modeest (Poncet, 2007) and coda packages respectively.For the meta analysis, we ran two chains with different starting values. Convergence, visually assessed with the Gelman-Rubin diagnostic, was reached after a burn-in of 5000 iterations, and a sample of 5000 iterations per chain, was retained to draw inferences. Because this model converged very quickly, we also performed a sensitivity analysis to different priors (see SI, Fig 3 and Fig 4).

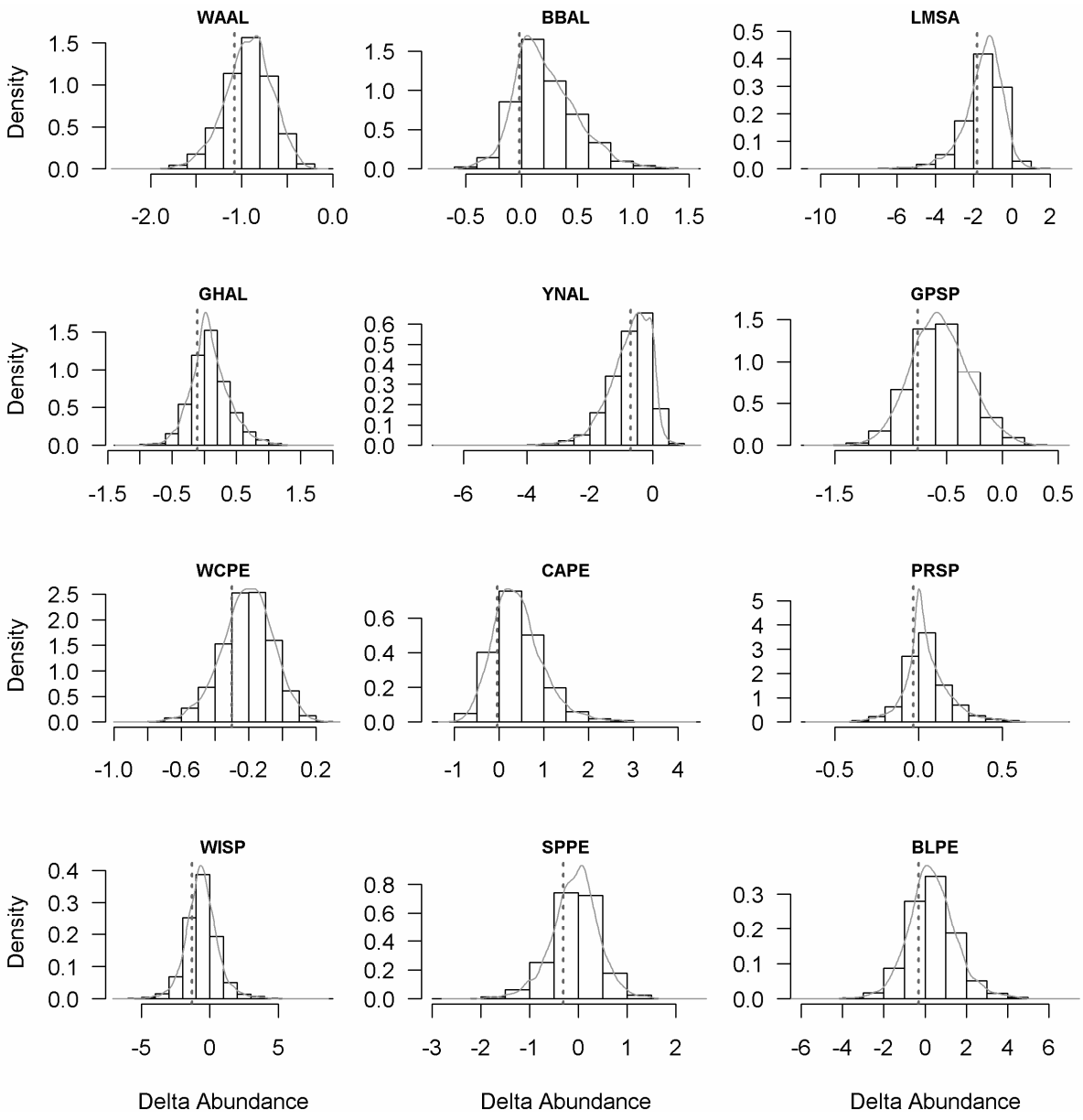


Figure 3: Posterior probability densities of the delta abundance intercept for the twelve studied species. The dashed grey line indicates the Half-Sample Mode of the distribution (Poncet 2007). Note that all distributions are left-skewed apart from that of the YNAL.

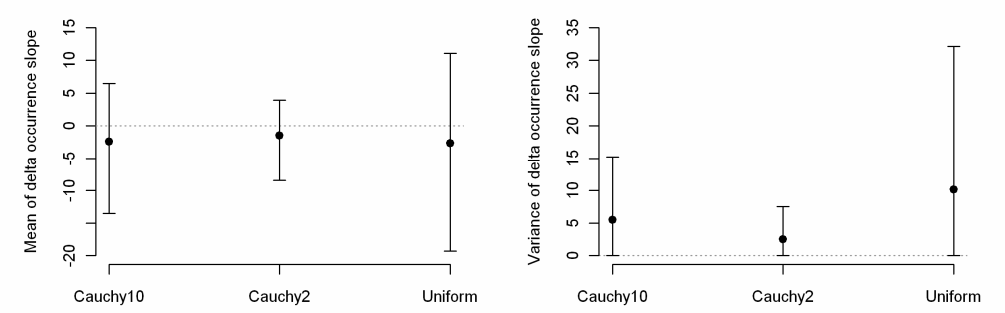


Figure 4: Sensitivity analysis to prior specification. Mean decadal difference in the slope parameter linking occurrence and latitude for the "Warm" group and its 95% Highest Probability Density interval are represented. Cauchy priors with two different scales (10 and 2 governing the spread of the prior distribution around zero, i.e. the Cauchy2 prior brings more information, or equivalently shrinks more the posterior estimate toward zero, than the Cauchy10 prior) and a uniform prior were used. Cauchy priors were used according to Gelman *et al.* (2008). Note that point estimates agree between different priors, but that coverage of the 95% HPD interval varies. Nevertheless, all 95% HPD intervals of the mean effect include zero.

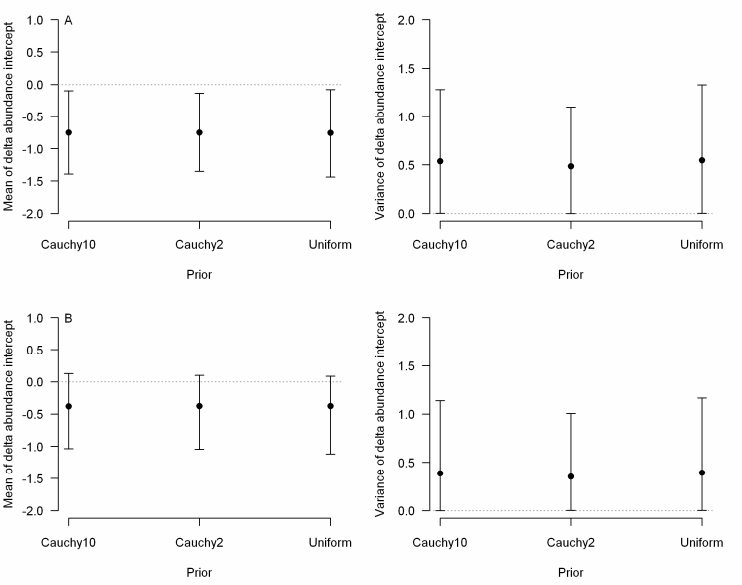


Figure 5: Sensitivity analysis to prior specification. Mean decadal difference in the intercept parameter linking abundance and latitude for the "Warm" group (A) and the "Cold" group (B); and its 95% Highest Probability Density interval are represented. Cauchy priors with two different scales (10 and 2 governing the spread of the prior distribution around zero, i.e. the Cauchy2 prior brings more information, or equivalently shrinks more the posterior estimate toward zero, than the Cauchy10 prior) and a uniform prior were used. Note that point estimates and 95% HPD interval coverage largely agree between different priors. For the "Warm" group, none of the 95% HPD intervals of the mean effect includes zero, while they all include zero for the "Cold" group.

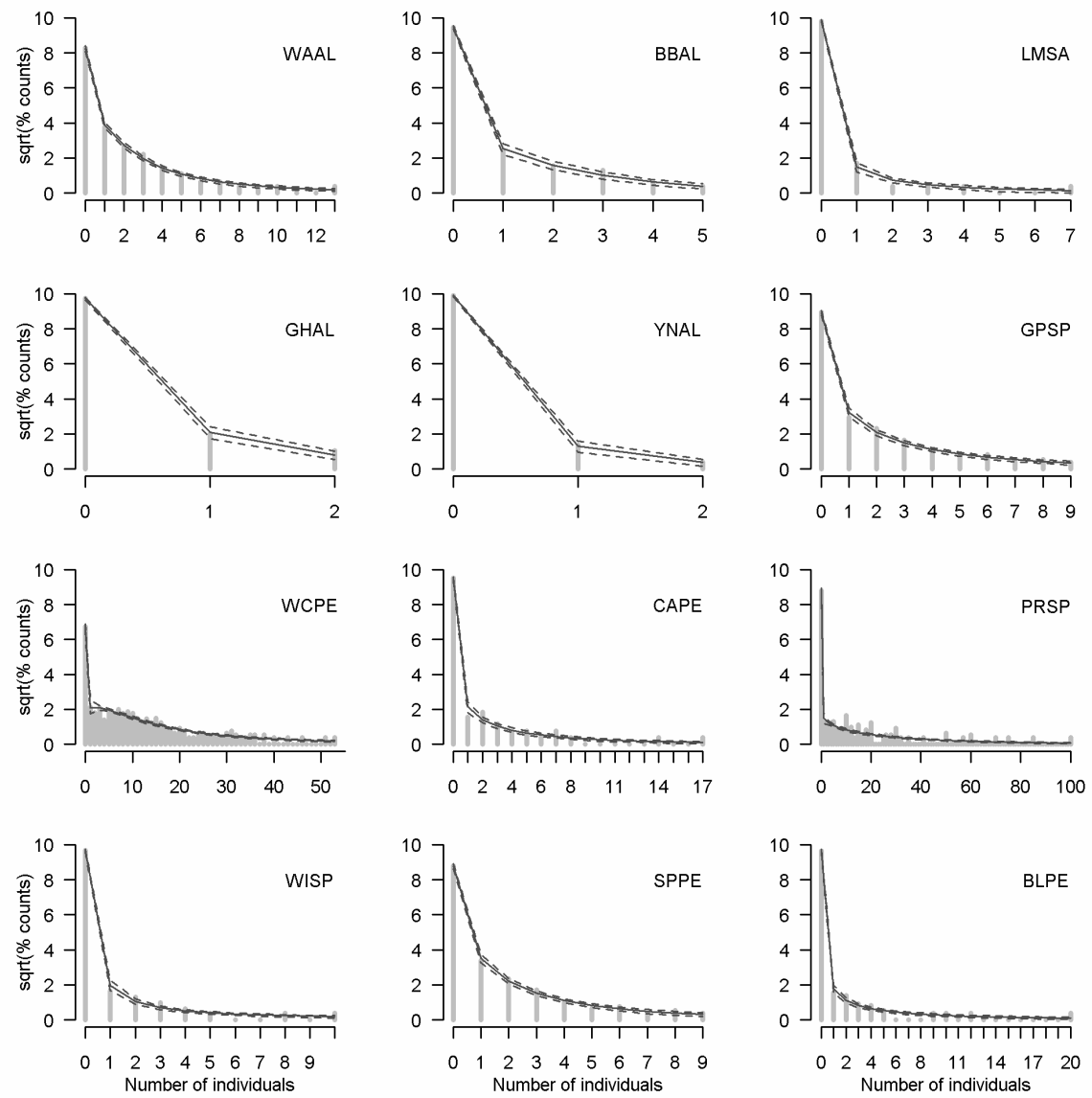


Figure 6: Goodness of fit of the predicted distribution of abundance (black lines) compared to the observed data (grey histograms). Distribution of abundance was modeled using mixture modeling, following Martin *et al.* 2005 (Fig 2). As data contained a large proportion of zeros, we squared-root transform the proportion of counts for readability reason. A Kolmogorov-Smirnoff test was performed on each model to assess the goodness of fit statistically. All models provide accurate predictions (P>0.13).

Ability to detect a methodological bias:

We performed an analysis to test whether the methodological bias could have been detected for increasing number of birds sighted in the 1980s. We ran the models of Blue petrels and Soft plumaged petrels in adding an increasing number of birds (+1, +2, +3,…, +10) at each observation where the species was present, that is leaving the occurrence rate untouched, since small-sized species such are BLPE and SPPE are hard to detect beyond 300m. Given the model parametrization, a negative value of the 'METHOD' parameter indicates a methodological bias due to the restricted observation range in the 2000s. Thus, we calculated the probability of the 'METHOD' parameter to be negative given a number of extra birds sighted at each observation.The probability of beta[4] to be negative corresponds to the probability of the parameter METHOD to be significant and birds abundance to be higher in the 1980s compared to the 2000s.

For the BLPE, the probability of the 'METHOD' parameter to be negative never exceeded 0.5, which means that the model could not detect a bias even when we introduced one. We did not provide a figure as 2 out of the 10 models did not converged; still, the model with 10 extra birds failed to detect a bias (Pr(beta[4])<0.5).

In contrast, for the SPPE, this probability quickly reached 1 (for a bias of 4 and more extra birds), thus demonstrating the ability of the model to accommodate a methodological bias. A methodological bias could even be detected (Pr(beta[4])>0.95) for 2 extra birds sighted per count during the 1980s.

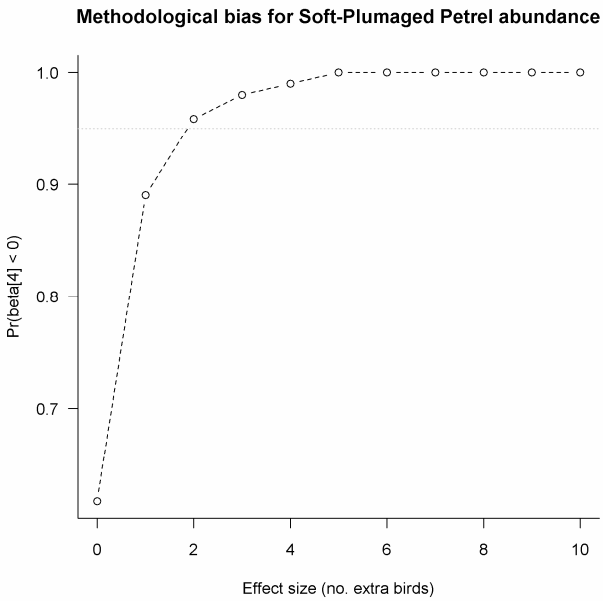


Figure 7: Model ability to detect a methodological bias due to extra birds counting during the 1980s for the Soft-plumaged Petrel.

WinBugs code for Wandering Albatross

```
MODEL Gaussian ZINB {
        for ( i in 1 : N ) {
# Center and normalize covariate (Gelman et al. 2008)
                Lat[i] <- (LAT[i]-mean(LAT[]))/(2*sd(LAT[]))
# Use zero-trick ( Zhao et al. 2006 )
                X[i] <- 0
                X[i] ~ dpois(phi[i])
                phi[i] <- -logLik[i]
# Occurence
                logit(p[i]) <- alpha[1] + u[ SURVEY[i] ]*Lat[i] + alpha[3]*SSTa[i]
                p.star[i] <- max( min(p[i],0.9999),0.0001 ) # To ensure that p lies between 0 and 1 and avoid compution
errors
# Abundance
                theta[i] <- r/(r+lambda[i])
                log(lambda[i]) <- v[ SURVEY[i],1 ] + v[ SURVEY[i],2 ]*Lat[i] + beta[3]*SSTa[i]
# Log-Likelihood
                logLik[i] <- equals(ABUND[i],0)*Pr0[i] + (1-equals(ABUND[i],0))*Pr1[i]
                Pr0[i] <- log( 1-p.star[i] + p.star[i]*pow( theta[i],r ) )
                Pr1[i] <- log(p.star[i]) + r*log(theta[i]) + ABUND[i]*log(lambda[i]/(r+lambda[i]))+loggam(r+ABUND[i])-
                loggam(r)-logfact(ABUND[i])
# Posterior Prediction Checking: assess model fit to data by predicting new observations (Gelman et al. 2004)
                obs[ i,1 ] <- 1-p.star[i] + p.star[i]*pow( theta[i],r ) # zeros observations
                for ( j in 1 : n ) { obs[ i,j+1 ] <- p.star[i]*pow(theta[i],r)*pow( lambda[i]/(r+lambda[i]),j )*exp( loggam(r+j)-
                loggam(r)-logfact(j) )  } # non-zeros observations
        }

# Priors
        r <- exp(log.r) # over-dispersion parameter
        log.r ~ dnorm(0.0,0.01)I(-5,5)

# Occurence : Half-Cauchy prior for variance parameter (Gelman 2006) ;
# and Cauchy for regression coefficient (Gelman et al 2008).
# No hierarchical centering
        for ( i in 1 : 12 ) { u[i] <- alpha[2]+x.a*U[i] ; U[i]~ dnorm( 0,tau.x.alpha ) }
        x.a ~ dnorm(0,tau.a)
        tau.a <- pow(prior.scale.a,-2) # scale parameter of the Half Cauchy
        prior.scale.a <- 10
        tau.x.alpha ~ dgamma(0.5,0.5) # Chi-square with one degree of freedom
        sd.alpha <- abs(x.a)/sqrt(tau.x.alpha)
        for ( i in 1 : 3 ) { alpha[i] ~ dnorm(0,tau.alpha[i]) ;
   tau.alpha[i] <- pow(prior.scale.alpha[i],-2)*eta.alpha[i] ;
   eta.alpha[i] ~ dgamma(0.5,0.5)
  }

# Abundance : Scaled Inverse Wishart prior for variance parameters (Gelman & Hill 2006)
# and Cauchy for regression coefficient (Gelman et al 2008).
# No hierarchical centering
        for ( i in 1 : 12 ) { v[ i,1 ] <- beta[1] + x.b[1]*V[ i,1 ] ; v[ i,2 ] <- beta[2] + x.b[2]*V[ i,2 ] ;
                V[ i,1:2 ] ~ dmnorm( mu.V[i,],tau.V[,] ) # tau.V = unscaled part of the Wishart
                mu.V[ i,1 ] <- 0 ; mu.V[ i,2 ] <- 0
        }
        tau.V[ 1:2,1:2 ] ~ dwish( W[,],3 ) ; W[1,1] <- 0.25 ; W[1,2] <- 0 ; W[2,1] <- 0 ; W[2,2] <- 0.25 ;
        S[ 1:2,1:2 ] <- inverse( tau.V[,] )
        for ( i in 1 : 2 ) { sd.beta[i] <- x.b[i]*sqrt(S[i,i]) ; x.b[i] ~ dunif(0,100) }
        for ( i in 1 : 3 ) { beta[i] ~ dnorm( 0.0,tau.beta[i] ) ;
                 tau.beta[i] <- pow(prior.scale.beta[i],-2)*eta.beta[i] ; eta.beta[i] ~ dgamma(0.5,0.5)
        }
        cor.beta <- S[1,2]/sqrt(S[1,1]*S[2,2])

        # Posterior prediction checking
        for ( i in 1 : n+1 ) {pred.obs[i] <- mean(obs[ ,i ]) }

        # Parameter of inferential interest
        delta.occ[1] <- mean(u[1:4]) ;
        delta.occ[2] <- mean(u[5:12]) ;
        delta.occ[3] <- delta.occ[2] - delta.occ[1]
        for ( i in 1 : 2 ) { delta.abund[1,i] <- mean(v[1:4,i]) ; delta.abund[2,i] <- mean(v[5:12,i]) ; delta.abund[3,i] <-
delta.abund[2,i]-delta.abund[1,i] }
} # END OF MODEL

Data list( N=708 , n=13 , prior.scale.alpha=c(10,2.5,2.5) , prior.scale.beta=c(10,2.5,2.5) )
```

```
Initials Values
Chain1 list( x.a=1 , alpha=c(-1,-3,0) , x.b=c(1,1) , beta=c(-1,-2,-0.15) )
Chain2 list( x.a=1 , alpha=c(-0.5,-0.5,1) , x.b=c(1,1) , beta=c(0,-1,0.5) )

# Parameters to monitor :
# alpha ; beta ; sd.alpha ; sd.beta ; cor.beta ; u ; v ; delta.occ ; delta.abund ; pred.obs ; deviance ; r
# delta.X[1] = mean(years 1980)
# delta.X[2] = mean(years 2000)
# delta.X[3] = mean(years 2000) - mean(years 1980)

Burn-in = 200
Sample = 2,000
Thin = 500
2,200 x 500 x 2 iterations = 313,950 seconds
```

References

Cowles MK, Carlin BP (1996) Markov Chain Monte Carlo Convergence Diagnostics: A Comparative Review. *Journal of the American Statistical Association,* **91,** 883-904.

Gelman A., Carlin J.B., Stern H.S., Rubin D.B. (2004) *Bayesian Data Analysis*. 2nd edition. Chapman & Hall/CRC. 696 pp.

Gelman A, Jakulin A, Pittau MG, Su YS (2008) A weakly informative default prior distribution for logistic and other regression models. *The Annals of Applied Statistics,* **2,** 1360-1383.

Plymmer M, Best N, Cowles K, Vines K (2008) coda: Output analysis and diagnostics for MCMC. R package version 0.13-2.

Poncet P (2007) modeest: Mode Estimation -- Chernoff Distribution. R package version 1.06.

R Development Core Team (2008) R: A Language for Environment and Statistical Computing. Vienna - Austria.

Zhao Y, Staudenmayer J, Coull. BA, Wand MP (2006) General Design Bayesian Generalized Linear Mixed Models. *Statistical Science,* **21** (1), 35-51.

ANNEXE 2

Supplementary materials

Table 1: Description of the locations provided by the 25 GLS loggers after the filtering procedure. Winter start and end dates were assessed using the activity pattern recorded by the immersion sensor. The percentage of locations retained after the filtering procedure is reported.

ID	Fitted date	Recovery date	Deployment duration (days)	Light end	Activity end	Signal duration (days)		No. locations	% retained
						Light	Act		
2006									
1080_1	19/01/2006	08/12/2008	1054	08/12/2008	23/02/2007	1054	400	316	55.2
1082	19/01/2006	27/11/2006	312	27/11/2006	27/11/2006	312	312	402	68.2
1083_1	19/01/2006	08/12/2008	1054	08/12/2008	23/02/2007	1054	400	312	51.6
1084	18/01/2006	05/01/2007	352	05/01/2007	05/01/2007	352	352	190	39.9
1086	18/01/2006	27/11/2006	313	27/11/2006	27/11/2006	313	313	388	69.6
1087	19/01/2006	06/11/2007	656	14/12/2006	14/12/2006	329	329	311	52.3
1088	18/01/2006	29/12/2006	345	29/12/2006	29/12/2006	345	345	275	48.3
1089	18/01/2006	28/11/2007	679	15/02/2007	15/02/2007	393	393	356	53.8
2008									
1080_2	19/01/2006	08/12/2008	1054	08/12/2008	23/02/2007	1054	400	422	71.0
1083_2	19/01/2006	08/12/2008	1054	08/12/2008	23/02/2007	1054	400	412	63.1
2509	26/12/2007	27/10/2008	306	27/10/2008	27/10/2008	306	306	285	50.9
2510	24/12/2007	27/10/2008	308	27/10/2008	27/10/2008	308	308	318	55.3
2514	26/12/2007	27/10/2008	306	27/10/2008	27/10/2008	306	306	279	48.0
2515	27/12/2007	11/12/2008	350	11/12/2008	11/12/2008	350	350	235	35.0
8011	24/12/2007	08/12/2008	350	08/12/2008	08/12/2008	350	350	242	38.8
8012	24/12/2007	08/12/2008	350	20/01/2009	20/01/2009	350	350	190	31.6
8013	24/12/2007	11/12/2008	353	14/11/2008	14/11/2008	326	326	308	53.5
8014	24/12/2007	01/01/2009	374	01/07/2008	01/07/2008	190	190	152	42.8
8015	27/12/2007	10/01/2009	380	10/01/2009	10/01/2009	380	380	230	35.3
8016	27/12/2007	10/01/2009	380	20/08/2008	20/08/2008	237	237	270	58.8
8017	27/12/2007	11/12/2008	350	11/12/2008	11/12/2008	350	350	254	39.2
8018	24/12/2007	10/01/2009	383	10/01/2009	10/01/2009	383	383	193	30.9
8020	24/12/2007	08/12/2008	350	27/07/2008	27/07/2008	216	216	145	35.1
2506	24/12/2007	10/01/2009	383	10/01/2009	10/01/2009	383	383	265	43.0
2507	27/12/2007	11/12/2008	350	11/12/2008	11/12/2008	350	350	251	41.6
2508	27/12/2007	09/12/2008	348	09/12/2008	09/12/2008	348	348	284	45.4
2513	24/12/2007	11/12/2008	353	11/12/2008	11/12/2008	353	353	320	52.3

Figure 1: Example of the annual activity pattern of the individual 1080_1. Daily activity corresponds to the time spent on water. The 40 % threshold was used to define the start and end dates of the wintering period.

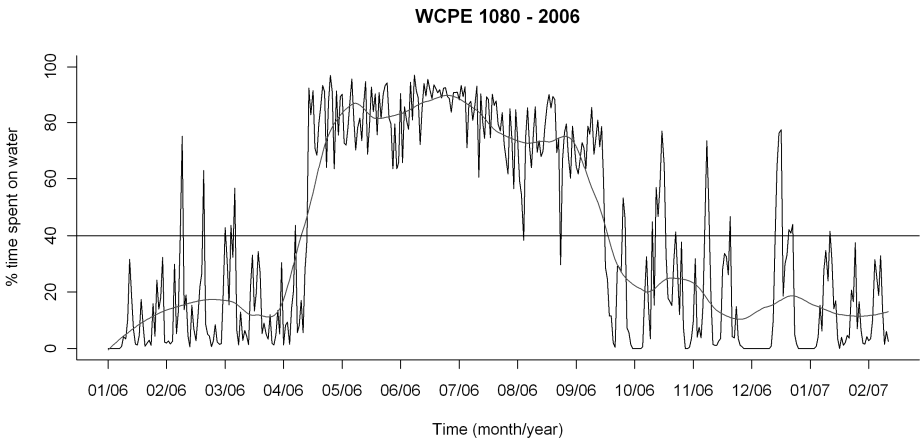


Table 2: Estimated dates of departure and return of white-chinned petrel's wintering migration and time spent in the wintering grounds.

ID	Estimated wintering start date	Estimated wintering end date	Time spent in winter grounds (days)
2006			
1080_1	28/04/2006	02/10/2006	157
1082	30/03/2006	11/10/2006	195
1083_1	18/04/2006	22/11/2006	218
1084	19/03/2006	26/09/2006	191
1086	25/03/2006	22/09/2006	181
1087	16/04/2006	22/09/2006	159
1088	04/04/2006	23/09/2006	172
1089	28/03/2006	29/09/2006	185
2008			
1080_2	17/03/2008	30/09/2008	197
1083_2	20/03/2008	20/10/2008	135
2509	11/03/2008	21/09/2008	194
2510	21/04/2008	30/09/2008	162
2514	22/04/2008	29/09/2008	160
2515	28/04/2008	06/10/2008	161
8011	14/04/2008	18/09/2008	157
8012	22/04/2008	21/09/2008	152
8013	28/03/2008	09/09/2008	165
8014	07/05/2008	01/07/2008	55
8015	19/03/2008	05/09/2008	170
8016	05/03/2008	20/08/2008	168
8017	19/03/2008	28/09/2008	193
8018	29/04/2008	03/10/2008	157
8020	14/04/2008	27/07/2008	104
2506	22/04/2008	24/09/2008	155
2507	28/04/2008	11/10/2008	166
2508	24/04/2008	05/10/2008	164
2513	19/04/2008	05/10/2008	169

Table 3: Details of satellite tracking of 32 foraging trips performed by white-chinned petrel fitted with Argos PTTs when incubating or chick rearing at Kerguelen Is., and percentage of retained locations using the sda filter. * means incomplete track

ID track	ID bird	Start date (GMT)	End date (GMT)	Battery	Foraging trip type	No. locations	% retained
Incubation							
78353	78353	20/12/2007 23:07	05/01/2008 03:13	BATT	LONG	362	54.7
78354	78354	17/12/2007 19:17	02/01/2008 08:20	BATT	LONG	373	54.5
78355	78355	17/12/2007 18:16	03/01/2008 22:33	BATT	LONG	387	57.8
78356	78356	16/12/2007 21:57	05/01/2008 00:26	BATT	LONG	469	54.8
78357	78357	16/12/2007 23:01	30/12/2007 22:27	BATT	LONG	347	53.9
78358	78358	20/12/2007 18:47	04/01/2008 10:52	BATT	LONG	360	52.4
78359	78359	21/12/2007 22:44	09/01/2008 05:47	BATT	LONG	448	55.8
Chick rearing							
86_310_1	86_310	20/01/2006 18:54	21/01/2006 02:25	BATT	SHORT	10	71.4
86_310_2	86_310	21/01/2006 21:03	01/02/2006 14:28	BATT	LONG	250	71.4
86_390_1	86_390	16/01/2006 03:38	17/01/2006 04:43	BATT	SHORT	27	63.4
86_390_2	86_390	17/01/2006 18:08	19/01/2006 16:52	BATT	SHORT	41	84.4
87_305_1	87_305	17/01/2006 20:41	19/01/2006 00:11	BATT	SHORT	26	71.9
87_305_2	87_305	19/01/2006 22:18	26/01/2006 15:21	BATT	LONG	152	72.2
87_454_1	87_454	27/01/2006 17:16	30/01/2006 07:38	BATT	SHORT	49	59.8
88_356_1	88_356	15/01/2006 21:11	17/01/2006 02:13	BATT	SHORT	31	72.1
88_356_2	88_356	17/01/2006 21:27	18/01/2006 17:53	BATT	SHORT	21	88.6
88_356_3	88_356	18/01/2006 15:44	18/01/2006 20:32	BATT	SHORT	6	70.0
88_356_4	88_356	18/01/2006 22:25	19/01/2006 14:50	BATT	SHORT	14	66.7
88_386_1	88_386	20/01/2006 21:11	01/02/2006 02:34	BATT	LONG	251	77.8
88_386_2	88_386	01/02/2006 01:55	08/02/2006 13:27	BATT	LONG*	117	64.7
89_308_1	89_308	17/01/2006 20:12	18/01/2006 14:42	BATT	SHORT	18	67.6
89_308_2	89_308	18/01/2006 15:59	26/01/2006 08:41	BATT	LONG	171	78.3
89_455_1	89_455	27/01/2006 20:51	06/02/2006 10:29	BATT	LONG	195	61.7
90_398_1	90_398	19/01/2006 10:08	09/02/2006 00:41	SOLAR	LONG	80	62.1
90_460_1	90_460	09/02/2006 04:17	21/02/2006 06:51	SOLAR	LONG	50	62.0
92_317_1	92_317	15/01/2006 23:05	27/01/2006 07:36	SOLAR	LONG	83	59.5
92_366_1	92_366	27/01/2006 14:20	06/02/2006 06:10	SOLAR	LONG	67	58.0
92_366_2	92_366	06/02/2006 06:42	14/02/2006 04:31	SOLAR	LONG	55	67.7
93_395_1	93_395	18/01/2006 16:04	26/01/2006 09:50	SOLAR	LONG	59	65.5
93_395_2	93_395	27/01/2006 13:08	03/02/2006 15:09	SOLAR	LONG	38	64.1
93_458_1	93_458	03/02/2006 22:00	05/02/2006 07:42	SOLAR	SHORT	8	69.1
93_458_2	93_458	06/02/2006 17:44	18/02/2006 20:45	SOLAR	LONG	65	88. 9

Table 4: Summary of cross-correlation analysis (by means of Spearman rank correlation coefficients) of time spent per unit area. Strongly correlated (| r_s| > 0.6) predictors are marked in bold. BATHY : BATHYmetry, BATHYG: BATHYmetry gradient, SST: Sea Surface Temperature (°C), SSTG: SST gradient, CHL: Chlorophyll *a* (mg m^{-3}), CHLAG: CHL gradient, DIST-ICE: Distance to summer limit of pack-ice (km).

Incubation	BATHY	BATHYG	SST	SSTG	CHLA	CHLAG	DIST-ICE
BATHY							
GBATHY	-0.311						
SST	-0.313	0.156					
SSTG	0.307	-0.003	-0.131				
CHLA	-0.102	-0.057	0.211	-0.054			
GCHLA	-0.194	-0.005	0.101	-0.072	**0.715**		
distoSIce	-0.565	0.309	**0.788**	-0.235	0.182	0.103	

Chick rearing	BATHY	BATHYG	SST	SSTG	CHLA	CHLAG	DIST-ICE
BATHY							
GBATHY	-0.337						
SST	-0.327	0.160					
SSTG	0.008	-0.013	-0.045				
CHLA	-0.503	0.015	0.298	0.090			
GCHLA	-0.411	-0.066	0.171	0.191	**0.701**		
distoSIce	-0.391	0.235	**0.870**	-0.053	0.374	0.229	

Table 5: Results of model selection procedures performed on linear mixed models of white-chinned petrel's foraging habitat. The most parsimonious model (lowest AIC) had relatively high support (w_i ~90%). AIC= Akaike Information Criteria; ΔAIC= AIC_i - AIC_{min}; w_i = Akaike weights, $\sum w_i$= Sum of Akaike weights. The remaining models had negligible akaike weights (<0.01) and were not presented.

Incubation										
	Var1	**Var2**	**Var3**	**Var4**	**Var5**	**AIC**	**np**	**ΔAIC**	**w_i**	**$\sum w_i$**
1	SSTG	CHLAG	DIST-ICE	-	-	8067.33	5	0.00	89.68	89.68
2	BATHY	SSTG	CHLAG	DIST-ICE	-	8072.81	6	5.48	5.79	95.47
3	BATHYG	SSTG	CHLAG	DIST-ICE	-	8073.50	6	6.17	4.09	99.56
4	BATHY	BATHYG	SSTG	CHLAG	DIST-ICE	8079.07	7	11.75	0.25	99.82
5	SSTG	CHLAG	-	-	-	8080.40	4	13.07	0.13	99.95
6	BATHY	SSTG	CHLAG	-	-	8083.13	5	15.80	0.03	99.98
7	BATHYG	SSTG	CHLAG	-	-	8084.48	5	17.15	0.02	100.00
NULL	-	-	-	-	-	8337.68	2	270.36	0.00	100.00
Chick rearing										
1	SST	SSTG	CHLAG	-	-	12229.11	5	0.00	90.88	90.88
2	BATHY	SST	SSTG	CHLAG	-	12234.99	6	5.88	4.80	95.69
3	BATHYG	SST	SSTG	CHLAG	-	12236.25	6	7.14	2.56	98.25
4	SSTG	CHLAG	-	-	-	12237.28	4	8.17	1.53	99.77
5	BATHY	BATHYG	SST	SSTG	CHLAG	12242.30	7	13.20	0.12	99.90
6	BATHY	SSTG	CHLAG	-	-	12243.80	5	14.69	0.06	99.96
7	BATHYG	SSTG	CHLAG	-	-	12244.50	5	15.39	0.04	100.00
NULL	-	-	-	-	-	12370.50	2	141.39	0.00	100.00

ANNEXE 3

Summary of the long term tracking dataset of king penguins equipped at Crozet Is. and main characteristics of the foraging trips by breeding stage and year.

Year	No. Individuals		Distance travelled (km)		Duration (days)		Range (km)		Latitude (°S) (min-max)		Longitude (°E) (min-max)	
	Incub	Brood	Incub	Brood	Incub	Brood	Incub	Brood	Incub	Brood	Incub	Brood
1992	3	0	1132.9 ± 290.1	-	17.9 ± 5.6	-	418.4 ± 75.2	-	50.4 - 45.9	-	51. 8 - 55.6	-
1993	4	0	950.8 ± 468.5	-	13.2 ± 7.4	-	355.4 ± 133.6	-	51.3 - 44.6	-	51.6 - 55.9	-
1994	2	5	774.6 ± 279.0	598.3 ± 160.3	13.2 ± 1.7	8.5 ± 1.6	390.7 ± 41.4	346.4 ± 55.1	50.5 - 46.3	49.9 - 45.1	50.9 - 52.4	50.7 - 55.4
1995	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1996	8	0	1384.7 ± 611.3	-	17.8 ± 7.2	-	562.4 ± 142.8		54.0 - 45.9	-	50.2 - 56.6	-
1997	1	1	594.9	1310.9	7.9	14.3	399.7	593.2	50.2 - 46.8	51.9 - 46.4	50.1 - 52.1	51.5 - 52.5
1998	2	1	2346.4 ± 1653.1	1571.8	23.7 ± 15.4	19.5	713.2 ± 266.6	600.3	53.0 - 46.4	51.7 - 45.6	51.2 - 59.9	51.8 - 53.8
1999	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2000	5	1	1074.8 ± 462.2	897.9	15.3 ± 6.6	9.7	425.5 ± 78.0	500.5	50.6 - 46.4	50.6 - 46.4	50.1 - 57.5	51.8 - 54.6
2001	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2002	3	1	1351.6 ± 448.0	422.2	14.3 ± 3.1	3.9	447.3 ± 230.3	296.3	52.6 - 45.0	49.9 - 47.3	48.8 - 55.4	51.0 - 51.8
2003	4	5	898.2 ± 141.0	945.2 ± 423.7	10.1 ± 0.5	9.0 ± 4.0	316.1 ± 56.0	311.1 ± 134.9	49.7 - 46.4	51.0 - 46.4	49.9 - 53.6	50.9 - 52.9
2004	8	6	1118.6 ± 181.0	1042.5 ± 256.5	13.1 ± 2.3	8.9 ± 0.9	381.7 ± 76.4	370.7 ± 99.3	50.2 - 46.4	50.6 - 45.7	47.8 - 55.2	50.0 - 54.3
2005	4	1	1528.1 ± 605.4	1506.1	17.4 ± 4.6	14.6	488.6 ± 138.7	583.4	52.3 - 46.4	51.7 - 46.6	48.3 - 51.9	49.9 - 51.9
2006	2	3	1091.1 ± 682.7	864.3 ± 37.7	14.4 ± 10.5	7.9 ± 1.8	439.8 ± 207.5	319.7 ± 36.9	51.5 - 46.4	49.7 - 46.4	49.3 - 52.2	51.1 - 52.5
2007	3	2	1608.4 ± 384.7	1945.3 ± 104.8	18.1 ± 3.0	23.1 ± 3.0	582.2 ± 131.8	744.4 ± 131.7	52.6 - 46.4	54.0 - 46.4	47.6 - 52.0	50.3 - 54.4
2008	0	1	-	2328.1	-	24.0	-	779.3	-	53.4 - 46.4	-	51.0 - 53.6

Table 2 : List of the IPCC models and their spatial resolution

country	file name	scen	resx	resy
Norvege-bcm2	bccr_bcm2_0.sresa1b.run1.monthly.ts_A1_1	a1b	2.81	2.77
Norvege-bcm2	bccr_bcm2_0.sresa2.run1.monthly.ts_A1_1	a2	2.81	2.77
Norvege-bcm2	bccr_bcm2_0.sresb1.run1.monthly.ts_A1_1	b1	2.81	2.77
Canada-cgcm3	cccma_cgcm3_1.sresa1b.run5.monthly.ts_a1_sresa1b_5_cgcm3.1_t47_2001_2100	a1b	3.75	3.68
Canada-cgcm3	cccma_cgcm3_1.sresa2.run5.monthly.ts_a1_sresa2_5_cgcm3.1_t47_2001_2100	a2	3.75	3.68
Canada-cgcm3	cccma_cgcm3_1.sresb1.run5.monthly.ts_a1_sresb1_5_cgcm3.1_t47_2001_2100	b1	3.75	3.68
France-cm3	cnrm_cm3.sresa1b.run1.monthly.ts_A1_2000_2299	a1b	2.81	2.77
France-cm3	cnrm_cm3.sresa2.run1.monthly.ts_A1	a2	2.81	2.77
France-cm3	cnrm_cm3.sresb1.run1.monthly.ts_A1	b1	2.81	2.77
Australie-mk3	csiro_mk3_5.sresa1b.run1.monthly.ts_A1_2001_2100	a1b	1.88	1.85
Australie-mk3	csiro_mk3_5.sresa2.run1.monthly.ts_A1_2001_2100	a2	1.88	1.85
Australie-mk3	csiro_mk3_5.sresb1.run1.monthly.ts_A1_2001_2200	b1	1.88	1.85
USA-cm2	gfdl_cm2_0.sresa1b.run1.monthly.ts_A1.200101-220012	a1b	2.50	2.00
USA-cm2	gfdl_cm2_0.sresa2.run1.monthly.ts_A1.200101-210012	a2	2.50	2.00
USA-cm2	gfdl_cm2_0.sresb1.run1.monthly.ts_A1.200101-220012	b1	2.50	2.00
USA-cm2	gfdl_cm2_1.sresa1b.run1.monthly.ts_A1.200101-210012	a1b	2.50	1.52
USA-cm2	gfdl_cm2_1.sresa2.run1.monthly.ts_A1.200101-210012	a2	2.50	1.52
USA-cm2	gfdl_cm2_1.sresb1.run1.monthly.ts_A1.200101-210012	b1	2.50	1.52
USA-ER20	giss_model_e_r.sresa1b.run4.monthly.ts_A1.GISS1.SRESA1B.run4	a1b	5.00	3.00
USA-ER20	giss_model_e_r.sresa2.run1.monthly.ts_A1.GISS1.SRESA2	a2	5.00	3.00
USA-ER20	giss_model_e_r.sresb1.run1.monthly.ts_A1.GISS1.SRESB1	b1	5.00	3.00
Russai-cm3	inmcm3_0.sresa1b.run1.monthly.ts_A1	a1b	5.00	4.00
Russai-cm3	inmcm3_0.sresa2.run1.monthly.ts_A1	a2	5.00	4.00
Russai-cm3	inmcm3_0.sresb1.run1.monthly.ts_A1	b1	5.00	4.00
France-CM4	ipsl_cm4.sresa1b.run1.monthly.ts_A1_2000-2100	a1b	3.75	2.54
France-CM4	ipsl_cm4.sresa2.run1.monthly.ts_A1_2000-2100	a2	3.75	2.54
France-CM4	ipsl_cm4.sresb1.run1.monthly.ts_A1_2000-2100	b1	3.75	2.54
Japan-miroc3.2	miroc3_2_medres.sresa1b.run3.monthly.ts_A1	a1b	2.81	2.77
Japan-miroc3.2	miroc3_2_medres.sresa2.run3.monthly.ts_A1	a2	2.81	2.77
Japan-miroc3.2	miroc3_2_medres.sresb1.run3.monthly.ts_A1	b1	2.81	2.77
Germany-MIUB	miub_echo_g.sresa1b.run3.monthly.ts_A1_a54_0148-0347	a1b	3.75	3.68
Germany-MIUB	miub_echo_g.sresa2.run3.monthly.ts_A1_a74_0148-0247	a2	3.75	3.68
Germany-MIUB	miub_echo_g.sresb1.run3.monthly.ts_A1_a64_0148-0347	b1	3.75	3.68
Germany-echam5	mpi_echam5.sresa1b.run4.monthly.ts_A1_2001-2100	a1b	1.88	1.85
Germany-echam5	mpi_echam5.sresa2.run3.monthly.ts_A1	a2	1.88	1.85
Germany-echam5	mpi_echam5.sresb1.run3.monthly.ts_A1	b1	1.88	1.85
Japan-cgcm2	mri_cgcm2_3_2a.sresa1b.run4.monthly.ts_A1.2001-2100	a1b	2.81	2.77
Japan-cgcm2	mri_cgcm2_3_2a.sresa2.run5.monthly.ts_A1.2001-2100	a2	2.81	2.77
Japan-cgcm2	mri_cgcm2_3_2a.sresb1.run4.monthly.ts_A1.2001-2100	b1	2.81	2.77
USA-ccsm3	ncar_ccsm3_0.sresa1b.run9.monthly.ts_A1.SRESA1B_9.CCSM.atmm.2000-01_cat_2099-12	a1b	1.41	1.39
USA-ccsm3	ncar_ccsm3_0.sresa2.run5.monthly.ts_A1	a2	1.41	1.39
USA-ccsm3	ncar_ccsm3_0.sresb1.run9.monthly.ts_A1.SRESB1_9.CCSM.atmm.2000-01_cat_2099-12	b1	1.41	1.39
USA-pcm1	ncar_pcm1.sresa1b.run4.monthly.ts_A1.SRESA1B_4.PCM1.atmm.2000-01_cat_2099-12	a1b	2.81	2.77
USA-pcm1	ncar_pcm1.sresa2.run4.monthly.ts_A1.SRESA2_4.PCM1.atmm.2000-01_cat_2099-12	a2	2.81	2.77
USA-pcm1	ncar_pcm1.sresb1.run4.monthly.ts_A1	b1	2.81	2.77
UK-hadcm3	ukmo_hadcm3.sresa1b.run1.monthly.ts_A1	a1b	3.75	2.50
UK-hadcm3	ukmo_hadcm3.sresa2.run1.monthly.ts_A1	a2	3.75	2.50
UK-hadcm3	ukmo_hadcm3.sresa2.run1.monthly.ts_A1	a2	3.75	2.50
UK-hadgem1	ukmo_hadgem1.sresa1b.run1.monthly.ts_A1_2000_Jan_to_2099_Nov(2)	a1b	1.88	1.25
UK-hadgem1	ukmo_hadgem1.sresa2.run1.monthly.ts_A1_2000_Jan_to_2099_Nov	a2	1.88	1.25
UK-hadgem1	ukmo_hadgem1.sresa2.run1.monthly.ts_A1_2000_Jan_to_2099_Nov	a2	1.88	1.25

Annexe 4

Journal of Applied Ecology

British Ecological Society

Journal of Applied Ecology doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01910.x

Conserving pelagic habitats: seascape modelling of an oceanic top predator

Maite Louzao[1,2]*, David Pinaud[1], Clara Péron[1], Karine Delord[1], Thorsten Wiegand[2] and Henri Weimerskirch[1]

[1]*Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UPR 1934, 79369 Villiers en Bois, France; and* [2]*UFZ–Helmholtz Centre for Environmental Research, Permoserstrasse 15, 04318 Leipzig, Germany*

Summary

1. Currently pelagic ecosystems are changing significantly due to multiple threats. An important management policy is to establish marine protected areas, until now overlooked due to the difficulty of declaring 'high seas' protected areas, obtaining long-term distribution data on indicator species and the dynamic nature of these ecosystems.

2. Within this framework, we developed predictive habitat suitability models of an oceanic predator, the vulnerable wandering albatross *Diomedea exulans*, in the highly dynamic Southern Ocean. Based on a long-term tracking database (1998–2008), we estimated three quantitative ecological indices that complementarily describe the hierarchical habitat use of the species at multiple spatial scales: where the species (i) spent more time (the seascape, based on the time spent per area), (ii) searched for prey (the foraging habitat, based on zones of increased foraging intensity using first passage time), and (iii) fed (the feeding habitat, based on prey capture data).

3. Predictive habitat models reasonably matched the observed distribution patterns and described albatross multi-scale habitat use as a hierarchical arrangement: albatrosses foraged over topographic features in subtropical waters, nested within the wider seascape due to the constraint imposed by the colony effect, whereas feeding occurred nested over the continental shelf and seamounts in areas of low oceanographic variability within the Polar Frontal Zone.

4. Within the current oceanographic conditions, the location of key pelagic habitats for albatrosses breeding in the southern Indian Ocean encompassed certain topographic features such as pelagic areas surrounding main breeding sites, seamounts and submarine mountain ranges. The placement of these pelagic hotspots depends on the current sea surface temperature conditions.

5. *Synthesis and applications*. The present study provides two key conservation and management tools. First, we provide the first map to support the development of a prospective network of priority conservation zones across the southern Indian Ocean based on habitat predictions of an oceanic indicator species. This could be used not only to support conservation of top predators but also the underlying biodiversity associated with pelagic key habitats. Secondly, the developed habitat modelling procedure is widely applicable and could be used to track changes in species distribution in both marine and terrestrial environments within the current global change scenario.

Key-words: first passage time, habitat modelling, indicator species, network of marine protected areas, prey capture data, Southern Ocean, time spent per unit area, wide-ranging predators, wandering albatross

Introduction

The structure and functioning of pelagic ecosystems are changing significantly due to multiple threats (e.g. climate change, overfishing and pollution; Game *et al*. 2009). It is increasingly reported that overexploitation of natural resources following new technological development has caused adverse impacts on the oceanic environment (Game *et al*. 2009). For instance, deep ocean habitats in remote areas are being exploited as traditional fishing grounds have been depleted. The need for an ecosystem-based approach for marine conservation applies to the protection of all trophic levels, including top predators

*Correspondence author. E-mail: maite.louzao@ufz.de

© 2010 The Authors. Journal of Applied Ecology © 2010 British Ecological Society

(Hooker & Gerber 2004). Species belonging to the higher trophic levels play a key role in ecosystem functioning (Heithaus *et al.* 2008), but they are declining worldwide at a rapid rate (Myers & Worm 2003), driven to severely low levels, and consequently affecting other species and habitats (Norse & Crowder 2005). Similarly, the loss of these taxa will have important effects in pelagic ecosystems, but being difficult to detect, further research is needed in order to elucidate their ecological effects (Heithaus *et al.* 2008).

A major conservation initiative for the protection of marine ecosystems is the establishment of marine protected areas (MPAs), specially focused on coastal areas for protecting sessile and sedentary taxa (Hooker & Gerber 2004; Game *et al.* 2009). The protection of pelagic ecosystems has been largely overlooked until now due to the difficulty of (i) declaring 'high seas' protected areas, (ii) obtaining long-term distribution data on pelagic species and (iii) the dynamic character of pelagic habitats (Game *et al.* 2009). Some of the challenges of identifying key pelagic habitats could be overcome by using ecological indicator species characteristic of a particular habitat or biological community. These species could be used to assess biodiversity hotspots for candidate protected areas (Zacharias & Roff 2001).

In the case of marine conservation and management, indicator species should be distributed over wide distribution ranges, easy to observe and not be continuously harvested (Zacharias & Roff 2001). Although selecting indicator species is controversial, seabirds have been identified as potentially good indicators (Zacharias & Roff 2001). They are easy to monitor thanks to their land-based breeding which facilitates the study of their at-sea distribution via tracking devices. Albatrosses and petrels are the most pelagic of seabirds, occurring in all oceans and are therefore especially suited as indicator species (Furness & Camphuysen 1997). Moreover, they are highly sensitive components of the marine ecosystem since major system shifts will be reflected in their population sizes (Weimerskirch *et al.* 2003). Within this framework, we studied the distribution patterns of the wandering albatross *Diomedea exulans* (Linnaeus, 1758) in a highly dynamic pelagic ecosystem: the Southern Ocean, where the species breeds in several sub-Antarctic islands. The need for urgent conservation measures is highlighted by analysis of long-term demographic data that has revealed a rapid population decline over three generations and has classified the wandering albatross as Vulnerable (BirdLife International 2009). Fishing bycatch is suspected to be the main factor affecting this decline, through a reduction in adult survival and juvenile recruitment (Weimerskirch, Brothers & Jouventin 1997).

Understanding the features that determine the distribution of oceanic predators is a prerequisite for identifying key areas for their conservation, and hence guides the establishment of MPAs. We developed habitat suitability models to define the pelagic habitats of this threatened albatross breeding in French Southern Territories, which comprises 40% of the global breeding population (Delord *et al.* 2008). Our study is based on a long-term tracking database (1998–2008). This provides a unique opportunity for considering different oceanographic scenarios, which allows us to consider the dynamic character of pelagic ecosystems when delineating MPAs. Based on an integrative habitat modelling approach, we estimated three different quantitative ecological indices that complementarily describe the hierarchical habitat use of the species at multiple spatial scales: where the species (i) spent more time (the seascape, based on the time spent per area), (ii) searched for prey (the foraging habitat, based on zones of increased foraging intensity using first passage time, FPT) and (iii) fed (the feeding habitat, based on prey capture data). Within the distribution range of the species, the identification of the seascape provides a global and wider perspective of the pelagic habitat use, integrating information on different behaviours such as foraging and resting. The delineation of the foraging habitat gives insights into a more specific behaviour: prey searching. Ultimately, the definition of the feeding habitat affords the most specific activity: feeding, without consideration of other habitat uses. Since albatrosses are central place foragers and could change their foraging strategies and habitats depending on the breeding stage (Weimerskirch *et al.* 1993), we studied in more detail habitat use during the incubation and brooding periods. Finally, we interpreted the complementarity of all three habitat modelling outputs in relation to the ecology of the species, within the oceanographic context of the southern Indian Ocean. We discuss the implication of our results in the current conservation scenario, which involves different Regional Fisheries Management Organisations (RFMOs). To our knowledge, this is the first time that different ecological indices quantifying habitat use at different spatial scales have been applied to characterize the pelagic habitat of a wide-ranging top predator.

Materials and methods

BIRD TRACKING

Birds of known age and sex were tracked at Crozet and Kerguelen Islands (southern Indian Ocean), during both incubation (December–March) and brooding (April) periods over 8 years from 1998 to 2008 (Table S1, Supporting information). Albatrosses were equipped with three different tracking devices: Argos PTT Satellite Transmitters powered with battery and working in continuous mode (134 birds; 1998–2003), global positioning system (GPS; 18 birds during the 2002–2005 period) and duty-cycle GPS/Argos satellite transmitters solar panel (22 birds; 2008). Proportionally, 13% of the equipped birds were from Kerguelen. Additionally, some of the birds tracked with Argos PTT (1998–2001) and GPS (2002–2005) were also equipped with stomach temperature transmitters (STT; Weimerskirch, Gault & Cherel 2005; Weimerskirch *et al.* 2007). Since some of the tracked individuals performed more than one foraging trip, we randomly selected one per bird (to avoid pseudo-replication) totalling 149 foraging trips from Crozet and 18 from Kerguelen. The total mass of devices was below the recommended 3% threshold (Phillips, Xavier & Croxall 2003) and the same procedure has been used over the last 20 years (Weimerskirch *et al.* 2007).

Analyses were performed on complete foraging trips (93% of trips); although incomplete trips were also included when prey capture data were available (STT were regurgitated before birds returned to the colony). We used all Argos locations (classes A, B, 0, 1–3),

© 2010 The Authors. Journal of Applied Ecology © 2010 British Ecological Society,

after filtering positions above 90 km h^{-1} (McConnell, Chambers & Fedak 1992). Speed filtering led to the removal (in average) of the 5·1% of the positions of one foraging trip (range: 0–37·1, Table S1, Supporting information).

HABITAT USE ECOLOGICAL INDICES: A THREE-LEVEL HIERARCHICAL APPROACH

We applied different methodological approaches to identify different marine habitat use of the wandering albatross at multiple spatial scales, within the R environment (R Development Core Team 2008). We built a standard spatial grid based on the geographic limits of the tracking data (from 1°W to 124°E and from 30°S to 68°S) where tracking locations and environmental data were overlaid. The 0·25° cell size (152 × 500 cells) was chosen according to the available oceanographic data (Table 1) and the accuracy of the tracking devices.

Time spent per unit area

We used the *tripGrid* function (*trip* package) which resamples each individual track at a higher temporal resolution by linear interpolation (every 60 s) in order to approximate the time spent in each 0·25°-size cell (more details in http://staff.acecrc.org.au/~mdsumner/Rutas/trip-demo.pdf). Then, we estimated the percentage of time spent in each cell relative to the total duration of the trip.

First passage time

Within the marine environment, resources are distributed heterogeneously, thus animals often alter their movement rates and/or frequencies of turns in response to local resource abundance by adopting an area-restricted search behaviour, resulting in slow speed and sinuous trajectories (Benhamou 1992). We detected the scale at which animals alter their movements (i.e. concentrates its foraging effort) in response to landscape heterogeneity based on FPT analysis (Pinaud & Weimerskirch 2005). Also, we identified nested spatial scales which might have an important biological meaning (Fauchald & Tveraa 2003; Pinaud & Weimerskirch 2005). Then, we identified zones of high FPT values (i.e. higher foraging effort) along the tracks for both maximum and nested spatial scales above a FPT threshold value determined from its multimodal distribution (see Fig. S1, Supporting information; Pinaud & Weimerskirch 2007). Finally, we assigned a categorical binomial variable to each position of the interpolated track, indicating whether the albatross was 'foraging' or 'not foraging' within a given cell. Note that the entire foraging trip was analysed following Fauchald & Tveraa (2003) and Pinaud & Weimerskirch (2005) and consequently we did not remove locations with high FPT values occurring at night (Pinaud & Weimerskirch 2007).

Prey capture

A total of 34 breeders were tracked and equipped with STT to locate prey capture events (Weimerskirch, Gault and Cherel 2005, 2007). Stomach temperature data were analysed in order to determine positions of feeding events along each track, and then re-coded into a binary 'feeding'/'not feeding' variable, indicative of whether at least one feeding event occurred within a given cell.

HABITAT MODELLING PROCEDURE: IDENTIFYING PELAGIC HABITATS

We used a hierarchical modelling approach to identify those environmental variables (see details in Table 1) that most accurately reflected the seascape and both foraging and feeding habitats of wandering albatross within the information theoretic approach (Fig. S1, Supporting information; Louzao *et al.* 2009).

Table 1. Biologically relevant explanatory variables used for habitat modelling and associated oceanographic processes. Dynamic variables were downloaded on a monthly basis. Since they differed in spatial resolutions, they were aggregated to match the standard grid of 0·25° cell size. Static variables were extracted once and aggregated. BAT, SST, CHL, SLA, and WIND were not normally distributed and we used the median as it is less strongly influenced by outliers (Zuur, Ieno & Smith 2007)

Explanatory variables[1]	Satellite	Spatial resolution	Range[2] (min–max)	Oceanographic process
Dynamic				
Chlorophyll *a* (CHL, mg m^{-3})	SEAWIFS	0·1°	0·051–1·657	Ocean productivity domains
CHL gradient (CHLG)[3]	SEAWIFS	0·1°	0·000–99·487	Frontal systems
Sea surface temperature (SST, °C)	PATHFINDER	0·04°	0·45–24·60	Water mass distribution
SST gradient (SSTG)[3]	PATHFINDER	0·04°	2·00–82·33	Frontal systems
Sea level anomaly (SLA, cm)	AVISO	0·25°	−0·619–1·052	Presence of eddies
SLA gradient (SLAG)[3]	AVISO	0·25°	0·214–58·912	Frontal systems
Wind speed (WIND, m s^{-1})	BLENDED	0·25°	5·822–12·746	Wind speed
Static				
Bathymetry (BAT, m)	ETOPO	0·03°	80·735–5847·816	Coastal vs. pelagic domains
BAT gradient (BATG)[3]	ETOPO	0·03°	0·187–96·522	Presence of topographic features (shelf-break, seamount)
Distance to colony (COLONY, km)	–	–	12·256–3354·582	Breeding colony influence on central-place-foragers

[1]Extracted from the Environmental Research Division, Southwest Fisheries Science Center and US National Marine Fisheries Service (http://coastwatch.pfel.noaa.gov/coastwatch/CWBrowserWW360.jsp).
[2]Oceanographic data ranges are based on the time spent data, the most extensive training dataset (n = 23 021 observations).
[3]Spatial gradients were estimated as their proportional change (PC) within a surrounding 3 × 3 cell (0·75° × 0·75°) grid using a moving window as follows: PC = [(maximum value–minimum value) × 100]/(maximum value).

© 2010 The Authors. Journal of Applied Ecology © 2010 British Ecological Society, *Journal of Applied Ecology*

Selecting predictors

Prior to modelling, all environmental variables were standardized (Zuur, Ieno & Smith 2007). Strongly 'correlated' ($|r_s| > 0{\cdot}5$) predictors were identified by estimating all pair-wise Spearman rank correlation coefficients (Table S2, Supporting information). Then, we removed those explaining less deviance by comparing Akaike Information Criteria values (AICs) of generalized linear mixed models (GLMMs) with only one predictor to avoid colinearity and related problems with parameter estimations (Zuur *et al.* 2007). This approach led to the removal of different predictors depending on the habitat index and breeding stage considered (indicated in Table 2).

Habitat models

Once 'non-correlated' environmental variables were identified, GLMMs were fitted for all possible linear combinations of predictors based on the *lmer* function (*lme4* package; Pinheiro & Bates 2000). For each breeding stage, the (log-transformed) percentage of time-spent per unit area was fitted with a Gaussian error distribution (identity link), whereas the two binomial dependent variables ('foraging/not foraging' and 'feeding/not feeding') were fitted with a binomial error distribution (logit link). We only included the 'individual identity' as a random term in order to account for individual effects, although 'year' and/or 'sex' effects were also tested (to account for inter-annual variability in sampling effort and sex-related foraging ground location) but AIC values did not improve (decrease).

Model selection and inference

Within the Information Theoretic Approach, we evaluated competing models by assessing their relative support (based on AIC and Akaike weight) in relation to observed data, rather than using the best single model approach (Burnham & Anderson 2002). When the model with lowest AIC value has an Akaike weight value lower than 0·9, a model averaging procedure might be more appropriate to account for parameter uncertainty (Burnham & Anderson 2002). Therefore, we constructed a 95% confidence set of models where the sum of Akaike weights was $>0{\cdot}95$ (Louzao *et al.* 2009). Accordingly, averaged coefficients were estimated from the 95% confidence set of models containing that variable, as well as variance estimator in order to assess the precision of the estimates (Burnham & Anderson 2002).

Model checking

In parallel, we checked the distribution and spatial autocorrelation of the residuals, but no significant evidence was found (results not presented) and we did not consider any spatial autocorrelation structure in GLMMs.

Model evaluation

To assess the predictive performance of habitat models, we estimated the concordance index (*C-index*) of the averaged models estimated with the *Hmisc* package (Harrell 2001). This index is equivalent to the area under the Receiver Operating Characteristics curve (AVC) and probably the most useful measurement for distribution modelling (Vaughan & Ormerod 2005), since it allowed the comparison of the predictive performance of all three models (time spent: continuous, foraging and feeding: binomial; Harrell 2001). The *C-index* varies from 0·5 to 1 with the following model predictive performance classification: $>0{\cdot}9$ excellent, 0·9–0·8 good, 0·8–0·7 reasonable, 0·7–0·6 poor and 0·6–0·5 unsuccessful (Swets 1988).

We applied a cross-validation procedure using two different approaches: (1) an independent dataset for time spent and foraging patterns in order to assess the predictive performance of averaged models (built with data from Crozet) in predicting distribution patterns of birds from Kerguelen and (2) bootstrapping the original data for feeding patterns (no independent dataset) which provides an alternative approach for evaluating the model with the original data (Guisan & Zimmermann 2000; McAlpine *et al.* 2008). Working on two spatially distinct groups (Crozet and Kerguelen) allowed us to assess the model performance to predict in different conditions/areas. Although both populations differed slightly in their habitat availability, a previous study showed no evidence of difference in habitat selection (Pinaud & Weimerskirch 2007).

During 1000 simulations, models within the 95% confidence set were fitted to 70% of the test dataset and the modelling output was then used to predict distribution patterns of the remaining 30%. Then, the *C-index* was estimated for each simulation (up to 1000) and the mean, upper and lower 95% confidence interval (CI) of the *C-index* were used as a cross-validation measure of the predictive performance of the models (McAlpine *et al.* 2008). If the lower 95% CI limit did not include the 0·5 value, there was evidence that averaged habitat models were able to accurately predict beyond training dataset.

Mapping predictions

We mapped the predicted spatial distribution of the three habitat use ecological indices. Predictors were extracted yearly for each month (January–March: incubation and April: brooding) from 1998 to 2008 and we applied the 95% confidence set of models to predict the seascape and both foraging and feeding habitats. The 11-years predictions were averaged for each month and the standard deviation (SD) was used as a measure of predicted habitat stability (low and high SD representing stable and unstable habitats, respectively). Habitat predictions for albatrosses were represented as continuous surface probabilities.

Once time spent, foraging, and feeding predictions were mapped, we further analysed their relationship with water mass distribution. We first extracted the mean predictions of habitat models for January and April (as representative of the incubation and brooding, respectively) over the 11-years study period (1998–2008) around the mean distribution ranges of both breeding periods (see Results). Secondly, mean sea surface temperature (SST) values averaged over the 11-years study period corresponding to January and April were extracted as previously and matched to habitat predictions cell by cell. Finally, SST values were aggregated in relation to main water masses described in the southern Indian Ocean (Park *et al.* 2002): Subtropical Zone (SST > 13 °C), sub-Antarctic zone (9º < SST < 13 °C), Polar Frontal Zone (4º < SST < 9 °C) and Antarctic zone (SST < 4 °C).

Results

Wandering albatrosses travelled up to thousands of kilometres from the colony during incubation (mean: 1176 km, range: 61–3381) and brooding (mean 450 km, range: 88–1800) (Fig. 1). During the brooding period, adults made shorter trips (mean: 72 h, range: 5–286) compared to the incubation period

Table 2. Averaged (± SE) coefficients of habitat models (seascape, foraging and feeding habitats) developed for the incubation and brooding stages for wandering albatross. Also, the Concordance index (*C-index*) is shown for averaged models and cross-validation, as well as the number of models within the 95% confidence set. The most important predictors for each habitat model are denoted in bold. NI: indicate non included predictors (i.e. 'Correlated' environmental variables). Dynamic variables are marked with an asterisk

	Seascape		Foraging Habitat		Feeding Habitat	
	Incubation	Brooding	Incubation	Brooding	Incubation	Brooding
Averaged model						
Intercept	−1·209 ± 0·078	0·201 ± 0·104	0·013 ± 0·043	0·011 ± 0·063	−0·777 ± 0·143	−1·112 ± 0·165
Chlorophyll *a* (CHL)*	−0·037 ± 0·009	NI	−0·197 ± 0·043	−0·201 ± 0·065	0·207 ± 0·051	−0·004 ± 0·01
CHL gradient (CHLG)*	0·042 ± 0·009	0·023 ± 0·006	0·051 ± 0·009	NI	NI	0·039 ± 0·011
Sea Surface Temperature (SST)*	**0·156 ± 0·031**	**0·155 ± 0·027**	**0·292 ± 0·087**	**0·545 ± 0·296**	−0·161 ± 0·051	0·033 ± 0·014
SST gradient (SSTG)*	NI	−0·01 ± 0·007	−0·061 ± 0·012	0·131 ± 0·043	**−0·282 ± 0·101**	**−0·324 ± 0·118**
Sea Level Anomaly (SLA)*	−0·048 ± 0·009	−0·009 ± 0·006	−0·026 ± 0·007	−0·131 ± 0·064	0·071 ± 0·017	−0·051 ± 0·018
SLA gradient (SLAG)*	−0·028 ± 0·01	−0·01 ± 0·006	−0·017 ± 0·008	−0·217 ± 0·088	NI	**−0·407 ± 0·187**
Wind Speed (WIND)*	NI	NI	NI	NI	NI	NI
Bathymetry (BAT)	NI	NI	NI	NI	NI	NI
BAT gradient (BATG)	**0·166 ± 0·032**	**0·181 ± 0·035**	**0·599 ± 0·358**	**0·225 ± 0·061**	**0·21 ± 0·052**	**0·269 ± 0·076**
Distance to colony (COLONY)	0·029 ± 0·01	NI	**0·485 ± 0·235**	NI	NI	NI
C-index averaged model						
Mean (± SD)	0·680 ± 0·004	0·701 ± 0·01	0·693 ± 0·015	0·601 ± 0·034	0·600 ± 0·077	0·731 ± 0·049
Cross-validation						
Mean *C-index* (CI 95%)						
70% test dataset	0·651 (0·644–0·657)	0·638 (0·621–0·654)	0·590 (0·565–0·614)	0·777 (0·717–0·852)	0·620 (0·563–0·710)	0·736 (0·682–0·783)
30% test dataset	0·647 (0·632–0·662)	0·618 (0·580–0·658)	0·554 (0·503–0·605)	0·717 (0·600–0·828)	0·559 (0·453–0·656)	0·656 (0·590–0·725)
Models within 95% confidence set	3	13	14	10	27	59

© 2010 The Authors. Journal of Applied Ecology © 2010 British Ecological Society,

(mean: 251 h, range: 63–559). The tracking data revealed that a core marine area surrounding Crozet that extended to the west (~1400 km from west to east and ~300 km from north to south) was exploited by 6–113 wandering albatrosses between the South Subtropical Front and the Subantarctic Front (green area surrounding Crozet, Fig. S2, Supporting information). In addition, at least two birds visited a large buffer area surrounding Crozet and Kerguelen (yellow area, Fig. S2, Supporting information).

MODELLING THE SEASCAPE–TIME SPENT PER AREA

A total of 149 foraging trips from Crozet were analysed corresponding to 23 021 observations (86% to incubation, Fig. 1a). For incubation, the model with the lowest AIC included all 'non-correlated' environmental variables, whereas during brooding only SST and bathymetric gradient (BATG) were included. Since these two models yielded an Akaike weight of 0·85 and 0·240, respectively, and some model uncertainty was present (3 and 13 models in the 95% confidence set for incubation and brooding, respectively), a model averaging approach was applied. For both breeding stages, averaged models showed a reasonable model performance (*C-index* values) and SST and BATG had the strongest positive effect on time spent (based on the sign of averaged coefficients, Table 2). These results indicated that wandering albatrosses from Crozet spent more time in areas of high bathymetric variability such as shelf-breaks and seamounts during both breeding stages, which corresponded to subtropical waters during incubation and to sub-Antarctic waters during brooding (Kruskall–Wallis test for incubation $H_{3,8227} = 2408{\cdot}36$, $P < 0{\cdot}001$; Kruskall–Wallis test for brooding $H_{2,1216} = 192{\cdot}08$, $P < 0{\cdot}001$, Fig. 2). Overall, our model predictions showed an increasing trend of time spent from Antarctic to subtropical waters.

Model predictions matched observed patterns within the range of wandering albatrosses and identified pelagic areas beyond the training dataset where albatrosses might spend more time in the southern Indian Ocean: areas surrounding sub-Antarctic oceanic breeding colonies, the Southwest Indian Ridge (N-NW sector of Crozet), and seamounts such as Del Cano Rise (E of Prince Edward Islands) and the seamount complex of Ob and Llena south of Crozet and Kerguelen (bluer areas, Figs 1a and 3a). Those areas were consistently identified as important during incubation (low SD in predictions), whereas the marine area associated with the retroflection of the Agulhas Current was especially variable, in response to the highly dynamic nature of this frontal system (which was not detected during brooding; Fig. 3a). The *C-index* values of the cross-validation indicated that averaged habitat models from Crozet had the ability to predict time spent patterns from Kerguelen (Table 2).

MODELLING THE FORAGING HABITAT–ZONES OF INCREASED FORAGING INTENSITY

Foraging behaviour was recorded for 122 birds from Crozet totalling 5716 observations (82% corresponding to incubation; Fig. 1b). Chlorophylla (CHL), SST and BATG were common to both models with the lowest AIC, in addition to distance to the colony (COLONY) during incubation and SSTG, sea level anomaly (SLA) and SLA gradient (SLAG) during brooding. Since these two models yielded an Akaike weight of 0·136 and 0·395 and model uncertainty was present (14 and 10 models in the 95% confidence set for incubation and brooding, respectively; Table 2), models were averaged. During incubation, averaged models showed a reasonable model performance (but poorer predictions for brooding) and BATG and SST (in addition to COLONY during incubation) had the stronger positive effect on albatrosses foraging probability (Table 2). Thus, foraging might occur within the same oceanographic context where albatrosses spent more time, but was more constrained by the distance to the colony (compared Fig. 1a,b). Also, all wandering albatrosses searched for prey more intensively in subtropical waters during incubation, but with no preference between sub-Antarctic or Polar Frontal Zone waters (shorter trips) during brooding (Kruskall–Wallis test for incubation $H_{3,8227} = 1274{\cdot}70$, $P < 0{\cdot}001$; Kruskall–Wallis test for brooding $H_{2,1216} = 186{\cdot}95$, $P < 0{\cdot}001$, Fig. 2). Predicted foraging habitat not only matched the spatial location of predicted seascapes, but also the stability of pelagic habitats: stable around main breeding colonies, seamounts and mountain ranges, in contrast to the dynamic habitat related to the Agulhas retroflection current (compared Fig. 3a,b). The cross-validation output indicated that foraging patterns from Kerguelen were better predicted during brooding than during the incubation period (Table 2).

MODELLING THE FEH–PREY CAPTURE

A total of 34 independent breeders were equipped with STT yielding 754 observations (31% during incubation; Table S1, Supporting information) within the shelf area of Crozet (green areas, Fig. 1c). Models with the lowest AIC values included SSTG for both breeding stages, in addition to SLAG and BATG during brooding. Since these models had an Akaike weight of only 0·068 and 0·148 for incubation and brooding, models were averaged and the 95% confidence set was comprised by 27 and 59 models, respectively (Table 2). Averaged feeding habitat models yielded poor predictions for incubation, independently of the very reasonable predictions for brooding. SSTG and BATG (in addition to SLAG during brooding) had the strongest negative and positive effect on albatross feeding probability during both breeding stages, respectively. Therefore, feeding occurred in areas of high bathymetric variability characterized by low SST variability within the Polar Frontal Zone during both breeding stages (Kruskall–Wallis test for incubation $H_{3,8227} = 462{\cdot}10$, $P < 0{\cdot}001$; Kruskall–Wallis test for brooding $H_{2,1216} = 336{\cdot}37$, $P < 0{\cdot}001$, Figs 2 and S3d, Supporting information). Again, averaged predictions highlighted similar key feeding areas of the wandering albatross for both breeding stages (Fig. 3c). Marine areas of high mesoscale activity yielded the strongest variability in predictions at 40ºS related to the retroflection of the Agulhas Front to the west

© 2010 The Authors. Journal of Applied Ecology © 2010 British Ecological Society,

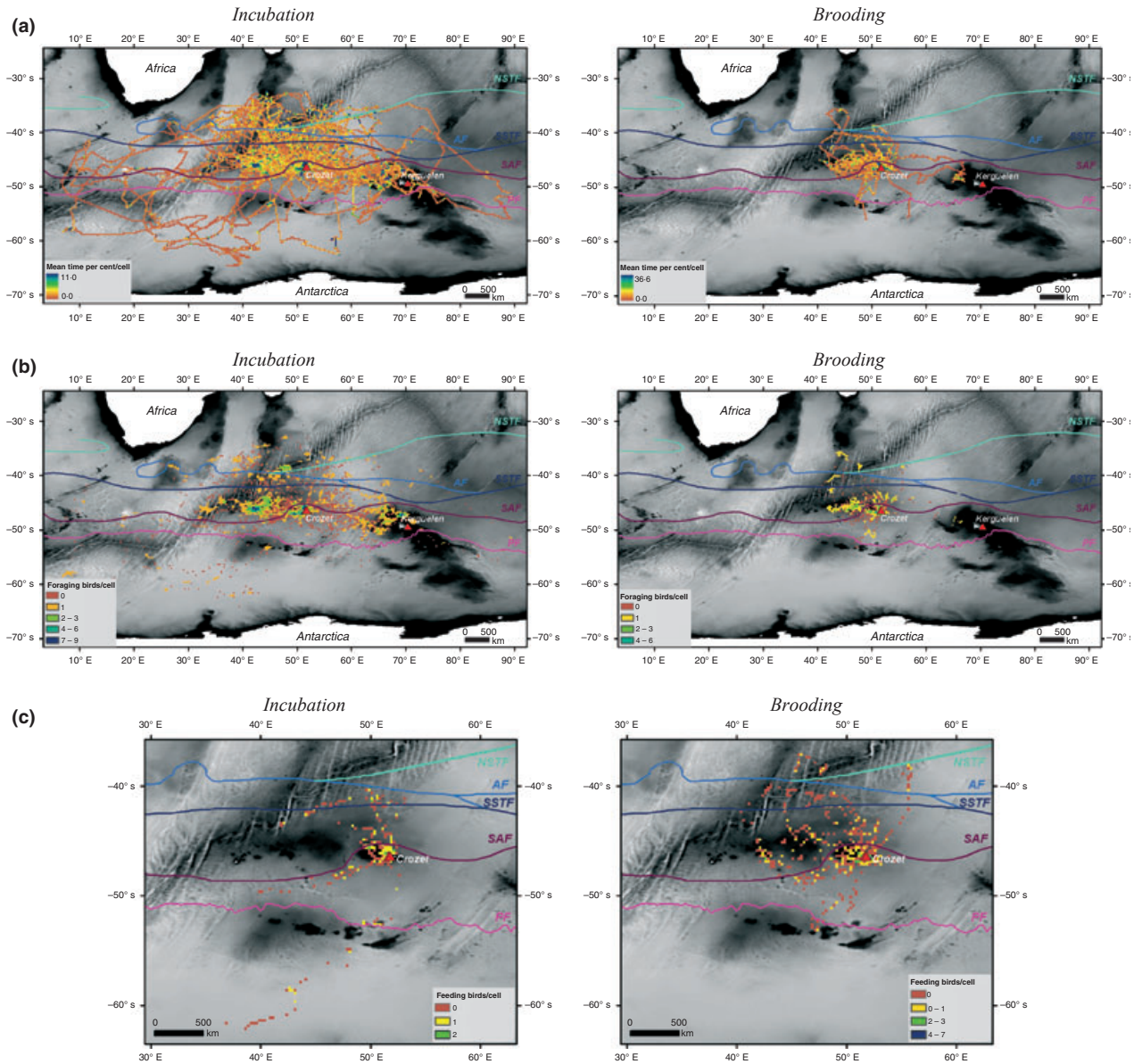


Fig. 1. Observed patterns of (a) time spent (mean percentage of time spent by all birds visiting each cell), (b) foraging (number of foraging birds in each cell) and (c) feeding patterns (number of feeding birds in each cell) of Crozet during incubation and brooding periods (1998–2008). Mean position of the main frontal systems (Agulhas Front: AF in blue; the North and South Subtropical fronts: NSTF in green and SSTF in dark blue, respectively; Subantarctic Polar front: SAF in fuchsia and Polar Front: PF in rose, respectively) are identified (Belkin & Gordon 1996). Studied breeding colonies are represented by red triangles.

and the South Subtropical Front to the east (see Figs 3c and S3). Predictions yielded poor values for incubation, but reasonable predictions for brooding (see cross-validation results in Table 2).

Discussion

Given their extraordinary movement capacities (Weimerskirch *et al*. 2000), the habitat modelling of this wide-ranging animal presents an exceptional and challenging opportunity to consider the dynamic nature of pelagic ecosystems. By combining three different quantitative ecological indices, this study offers a comprehensive ecological picture of marine habitat use of a top predator and the first integrative spatially explicit ecological study of the wandering albatross with important conservation implications. Previous studies have focused on one of the applied methodologies (e.g. time spent–Hyrenbach, Fernández & Anderson 2002; FPT – Pinaud & Weimerskirch 2005), but none of them have developed an integrative modelling procedure.

LINKING ALBATROSS ECOLOGY AND AN INTEGRATIVE HABITAT MODELLING PROCEDURE

Wandering albatrosses have a distinct foraging strategy based on extensive movement at low cost, by travelling constantly

© 2010 The Authors. Journal of Applied Ecology © 2010 British Ecological Society,

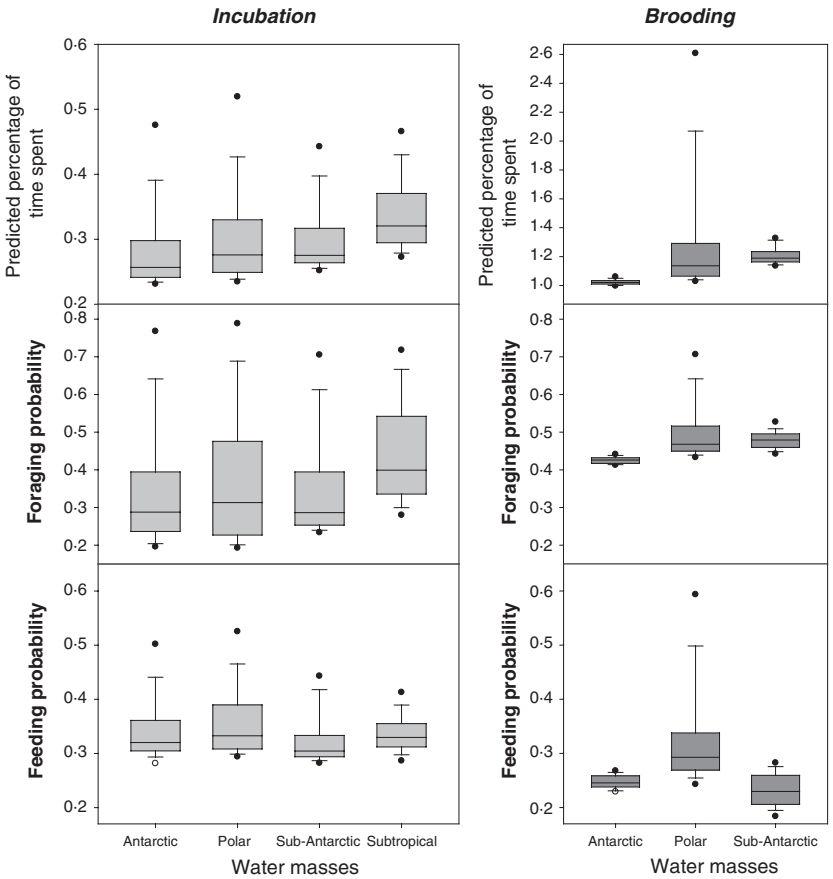


Fig. 2. Predictions (median, 25–75% interquartile range, non-outlier range, and outliers) of all three predicted habitats in relation to water masses during both breeding stages (subtropical: Subtropical Zone, sub-Antarctic: sub-Antarctic zone, polar: Polar Frontal Zone, and Antarctic: Antarctic zone; Park *et al.* 2002). Note the different *y*-axis scale of predicted percentage of time spent for both periods.

and quickly to maximize their probability of encountering isolated prey patches (Weimerskirch *et al.* 2000, 2005). Breeding albatrosses are typical central-place foragers that adjust their movements at various scales, from ocean basin (thousand of kilometres) to fine scales (100 m) in response to the oceanographic context (Fritz, Said & Weimerskirch 2003), i.e. the patchy and dispersed distribution of their main prey, squids (Weimerskirch, Gault and Cherel 2005, 2007). Moreover, the species uses two different foraging tactics: 'foraging in flight' and 'sit and wait', the former being the main and more efficient tactic (Weimerskirch *et al.* 2007). Taken together, this evidence underscores the fact that the species occupies an unique niche in the marine environment (Weimerskirch, Gault and Cherel 2005).

Our predictive habitat models reasonably matched the observed distribution patterns and described albatross multiscale habitat use with the expected hierarchical arrangement of marine resource distribution: small scale feeding habitat nested within larger scale habitats (Fauchald & Tveraa 2003). Results for time spent and foraging patterns were similar, indicating that albatrosses foraged over topographic features in subtropical waters, and nested within the wider seascape due to the constraint imposed by the colony effect. Prey searching behaviour along the shelf-break (Weimerskirch *et al.* 2007) confirms the importance of this topographic feature as foraging ground of the species. Since foraging behaviour spatially overlaps with areas where albatrosses spent more time, one could hypothesize that they invest time in areas where they search for prey. The hierarchical system is usually used to describe prey patch arrangement, which supports the use of the wandering albatross as an ecological indicator species (Cherel & Weimerskirch 1999).

One of the main contributions of this study to the ecology and conservation of pelagic top predators is the capacity to predict key pelagic habitats in the near future or when data are not available for specific years (Guisan & Zimmermann 2000). Kernel analysis is the traditional method for the identification of key habitats, drawing probability contours of equal density from the tracking locations (Worton 1989), but it does not allow the prediction of potential habitats. Thus, developing habitat suitability models can overcome these limitations and improve our current knowledge on species distribution. However, this approach must be considered cautiously because it assumes that the habitat associations defined for specific conditions can be extrapolated to non-sampled areas. Our cross-validation exercise showed the general ability of averaged models to predict the distribution patterns of wandering albatrosses in two closely related populations, but also revealed the wide distribution range of the species and high inter-individual differences (i.e. relative low *C-index* in some cases). Species with less restricted ecological requirements and/or distribution ranges can be modelled less accurately than species with more restricted requirements/ranges (Segurado & Araújo 2004).

© 2010 The Authors. Journal of Applied Ecology © 2010 British Ecological Society,

PELAGIC HABITATS OF WIDE-RANGING ANIMALS

Understanding the movement patterns and habitat associations of these highly mobile organisms is critical to the effective monitoring and implementation of conservation measures. Our tracking study highlighted that the core distribution area of breeding albatrosses was restricted on average to ca. 1200 and 450 km during incubation and brooding, respectively. This core area was limited by both the South Subtropical Front and the Sub-Antarctic Front in the north and south, respectively (Weimerskirch *et al*. 2005). Although the pelagic habitats of wandering albatrosses changed between incubation and brooding, the foraging strategies and total mass of prey captured did not, which indicated that birds used similar foraging strategies, and that prey availability was probably similar in both stages (Weimerskirch, Gault and Cherel 2005).

Overall, both static and dynamics variables were involved in explaining multi-scale habitat use of the species, with important implications for delineation of MPAs. Within the breeding range, three topographical features were identified as key pelagic habitats: marine areas surrounding sub-Antarctic oceanic breeding islands (Prince Edward Islands, Crozet, Kerguelen and Heard), seamounts (Ob and Llena south Crozet; Del Cano Rise between Crozet and Prince Edward) and submarine mountain ranges (Southwest Indian Ridge). Two oceanographic variables (SST and BATG) directly drive key habitats of wandering albatrosses, which were consistently identified across breeding stages and years. This could be explained by the fact that these topographical features promote the confluence of the main frontal systems not only in the Crozet and Kerguelen Basins, but also in the Southwest Indian Ridge (Park *et al*. 2002). These convergence zones are areas of strong mesoscale activity, where primary productivity is higher and intense upwelling/downwelling processes occur (Nel *et al*. 2001; Park *et al*. 2002). Within these convergence zones, high aggregations of prey occur, and they have been identified previously as high conservation areas for seabirds (Harris *et al*. 2007). In the Southern Ocean, the association of top predators with frontal systems influenced by bathymetric features has been well documented and seems to be a major feature driving top predator distribution within this biogeographic area (Nel *et al*. 2001). Finally, the position of the retroflection of the Agulhas current showed the strongest variability in predictions, suggesting substantial inter-annual variability of the habitat preference in this area. All these results underline the importance of considering the dynamic nature of pelagic habitats when planning conservation initiatives to protect highly mobile animals.

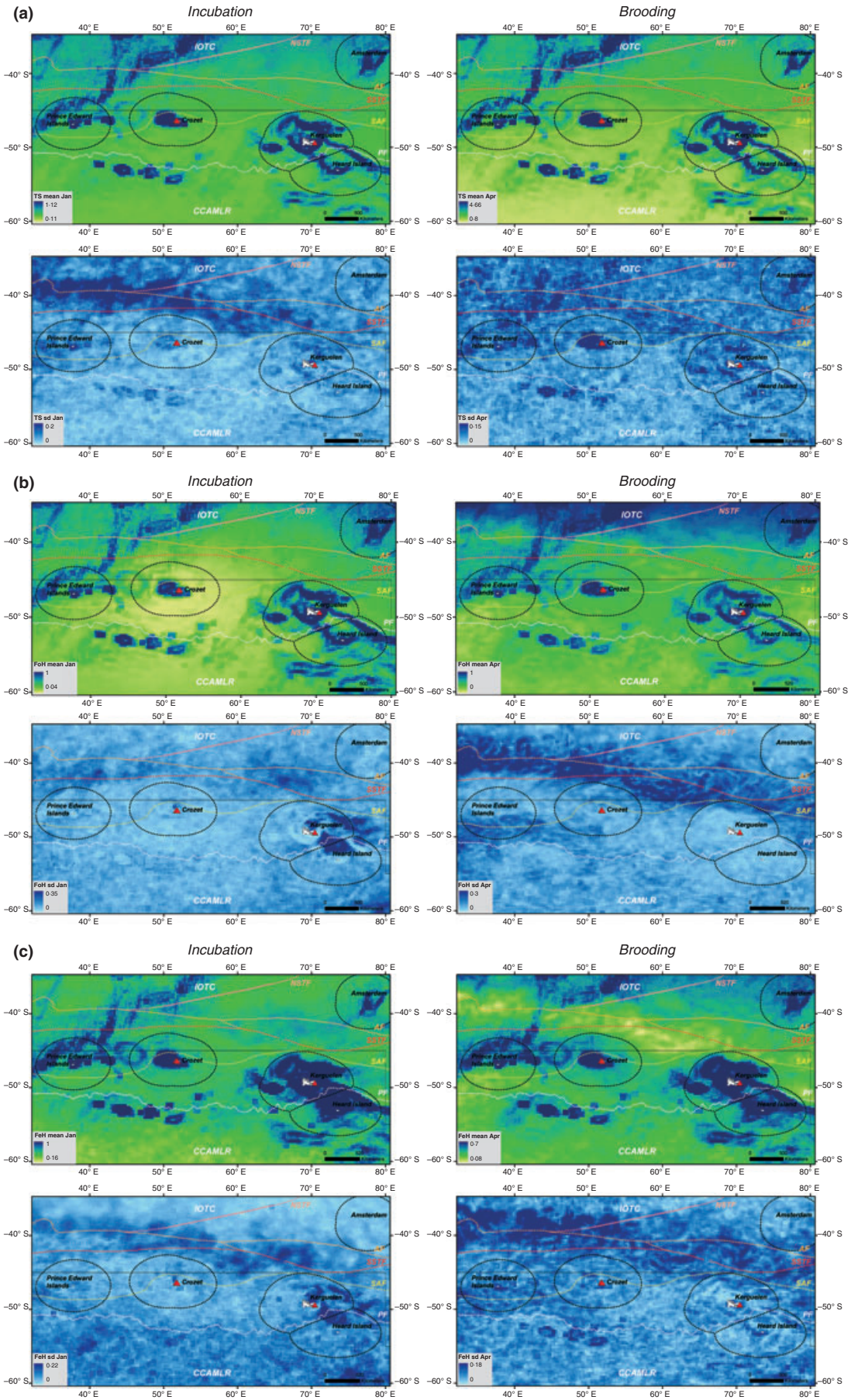
IMPLICATIONS FOR CONSERVATION AND MANAGEMENT

The identification of key marine areas (e.g. foraging areas and migration corridors) might be a priority action for the conservation of a given species or community (Hooker & Gerber 2004). However, a precondition for this is to establish standard guidelines in order to similarly collect and analyse distribution data that allows comparison of key habitats of different oceanic species on a global scale. Based on our integrative habitat modelling procedure (especially model evaluation) and the ecological context of each habitat use, the wider time spent per unit area might be the most useful ecological index for conservation purposes, since it integrates different habitat uses.

Once the location and extent of key top predator habitat areas are identified, it is necessary to ensure their legal protection (Louzao *et al*. 2009). Currently, different international conservation agreements force governments to protect 20–30% of all marine habitats under their jurisdiction (i.e. Economic Exclusive Zones – EEZs) by 2012 (Lombard *et al*. 2007). However, seabirds are not subjected to any specific spatially explicit conservation initiative in the southern Indian Ocean and most of the current regulations are associated with the management of fisheries (Game *et al*. 2009). The distribution of wandering albatrosses breeding in Crozet and Kerguelen overlaps with three different RFMOs: the Indian Ocean Tuna Commission (IOTC), the Commission for the Conservation of Southern Bluefin Tuna and the Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources (CCAMLR), as well as the Illegal, Unregulated and Unreported fishing (IUU, Fig. 3). Wandering albatrosses spend most of their life travelling across the Southern Ocean encountering different RFMOs and IUU fleets (Weimerskirch *et al*. 1997), the latter representing the major portion of the annual seabird bycatch (BirdLife International 2009).

Our results provide two key conservation and management tools: (i) the first map to support development of a prospective network of priority conservation zones (marine Important Bird Areas) across the southern Indian Ocean; and (ii) habitat suitability models for tracking changes in the distribution of a given species. By plotting habitat predictions, a prospective network of pelagic sites can be planned that could encompass marine areas surrounding sub-Antarctic oceanic breeding islands (Prince Edward Islands, Crozet, Kerguelen and Heard), seamounts (Ob and Llena south Crozet; Del Cano Rise between Crozet and Prince Edward) and submarine mountain ranges (Southwest Indian Ridge). Our results match well with the recently created Prince Edward Islands MPA (the first MPA within the distribution of the species; Lombard *et al*. 2007). This protection could be expanded to other key pelagic habitats. A network of important protected sites could be used not only to support conservation of top predators (with important implications for fishery and ecosystem management), but also the underlying biodiversity associated with key habitats of top predators in the pelagic realm (e.g. Louzao *et al*. 2006, 2009). These pelagic habitats are important within certain sea surface temperature conditions and their boundaries might be tracked based on water mass distribution (i.e. SST), which is already an essential tool of the spatial management of certain fisheries (e.g. Hobday & Hartmann 2006). The association of wandering albatrosses with dynamic oceanographic variables reflects the importance of dynamic, spatially explicit conservation initiatives for oceanic top predators. Finally, present habitat

© 2010 The Authors. Journal of Applied Ecology © 2010 British Ecological Society, *Journal of Applied Ecology*



© 2010 The Authors. Journal of Applied Ecology © 2010 British Ecological Society,

Fig. 3. Mean (± SD) predictions of habitat models (upper and lower panel, respectively) for (a) time spent (TS), (b) foraging habitat (FoH) and (c) feeding habitat (FeH) during incubation (January) and brooding (April) stages (left and right panel, respectively) over the 11-years study period (1998–2008). We also highlighted the main management units: EEZs (lines of black dots) are shown surrounding main oceanic islands (Prince Edward Islands, Crozet, Kerguelen, Heard Island and Amsterdam, from west to east) and Regional Fisheries Management Organizations (IOTC: Indian Ocean Tuna Commission, CCAMLR: Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources). Mean position of the main frontal systems (Agulhas Front: AF in orange; the North and South Subtropical fronts: NSTF in rose and SSTF in red, respectively; Subantarctic Polar front: SAF in yellow and Polar Front: PF in white, respectively) are identified (Belkin & Gordon 1996). Studied breeding colonies are represented by red triangles.

suitability models are useful to predict trends in key pelagic areas of wandering albatrosses during the next decades in a global change scenario. In a wider context, our integrative modelling approach is applicable to a wide range of species for habitat conservation in both marine and terrestrial environments.

Acknowledgements

We wish to thank all participants of the fieldwork, especially S.A. Shaffer, T. Guionnet, J. Martin, G. Mabille, F. Bailleul, V. Lecomte, A. Jaeger and M. Berlincourt. Statistical valuable advice was provided by A. Goarant, P. Inchausti and V. Rolland. C. Barbraud, F. Bartumeus, B. Martin, J. Rodríguez and J.D. Anadón provided useful comments to the earlier version of the manuscript. The Ethic Committee of the Institut Polaire-Paul Emile Victor (IPEV, programme no. 109) approved the field procedure. The oceanographic data were extracted thanks to the Environmental Research Division, Southwest Fisheries Science Center and US National Marine Fisheries Service. The study was financed by IPEV (programme no. 109) and the Prince Albert II de Monaco Foundation, and is part of the Program ANR Biodiversité 2005-REMIGE and ANR Biodiversité 2007-GLIDES. M.L. was funded by a postdoctoral contract of the Spanish Ministry of Education and Science (Ref. EX-2007-1148) and Marie Curie Individual Fellowship (PIEF-GA-2008-220063). We acknowledge C. Freitas, the Associate Editor and Editor for their help with bringing the manuscript to its final state.

References

Belkin, I.M. & Gordon, A.L. (1996) Southern Ocean fronts from the Greenwich meridian to Tasmania. *Journal of Geophysical Research*, **101**, 3675–3696.

Benhamou, S. (1992) Efficiency of area-concentrated searching behavior in a continuous patchy environment. *Journal of Theoretical Biology*, **159**, 67–81.

BirdLife International (2009) Species factsheet: *Diomedea exulans*. Downloaded from http://www.birdlife.org on 4/6/2009.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer-Verlag, New York, NY.

Cherel, Y. & Weimerskirch, H. (1999) Spawning cycle of onychoteuthid squids in the southern Indian Ocean: new information from seabird predators. *Marine Ecology Progress Series*, **188**, 93–104.

Delord, K., Besson, D., Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2008) Population trends in a community of large Procellariiforms of Indian Ocean: potential effects of environment and fisheries interactions. *Biological Conservation*, **141**, 1840–1856.

Fauchald, P. & Tveraa, T. (2003) Using first-passage time in the analysis of area-restricted search and habitat selection. *Ecology*, **84**, 282–288.

Fritz, H., Said, S. & Weimerskirch, H. (2003) Scale-dependent hierarchical adjustments of movement patterns in a long-range foraging seabird. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **270**, 1143–1148.

Furness, R.W. & Camphuysen, C.J. (1997) Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES Journal of Marine Science*, **54**, 726–737.

Game, E.T., Grantham, H.S., Hobday, A.J., Pressey, R.L., Lombard, A.T., Beckley, L.E., Gjerde, K., Bustamante, R., Possingham, H.P. & Richardson, A.J. (2009) Pelagic protected areas: the missing dimension in ocean conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, **24**, 360–369.

Guisan, A. & Zimmermann, N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**, 147–186.

Harrell, F.E. (2001) *Regression Modeling Strategies: with Applications to Linear Models, Logistic Regression, and Survival Analysis*. Springer, New York, NY.

Harris, J., Haward, M., Jabour, J. & Woehler, E.J. (2007) A new approach to selecting marine protected areas (MPAs) in the Southern Ocean. *Antarctic Science*, **19**, 189–194.

Heithaus, M.R., Frid, A., Wirsing, A.J. & Worm, B. (2008) Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology and Evolution*, **23**, 202–210.

Hobday, A.J. & Hartmann, K. (2006) Near real-time spatial management based on habitat predictions for a longline bycatch species. *Fisheries Management and Ecology*, **13**, 365–380.

Hooker, S.K. & Gerber, L.R. (2004) Marine reserves as a tool for ecosystem-based management: the potential importance of megafauna. *BioScience*, **54**, 27–39.

Hyrenbach, K.D., Fernández, P. & Anderson, D.J. (2002) Oceanographic habitats of two sympatric North Pacific albatrosses during the breeding season. *Marine Ecology Progress Series*, **233**, 283–301.

Lombard, A.T., Reyers, B., Schonegevel, L.Y., Cooper, J., Smith-Adao, L.B., Nel, D.C., Froneman, P.W., Ansorge, I.J., Bester, M.N. & Tosh, C.A. (2007) Conserving pattern and process in the Southern Ocean: designing a marine protected area for the Prince Edward Islands. *Antarctic Science*, **19**, 39–54.

Louzao, M., Bécares, J., Rodríguez, B., Hyrenbach, K.D., Ruiz, A. & Arcos, J.M. (2009) Combining vessel-based surveys and tracking data to identify key marine areas for seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, **391**, 183–197.

Louzao, M., Hyrenbach, K.D., Arcos, J.M., Abelló, P., Gil de Sola, L. & Oro, D. (2006) Oceanographic habitat of a critically endangered mediterranean Procellariiform: implications for the design of marine protected areas. *Ecological Applications*, **16**, 1683–1695.

McAlpine, C.A., Rhodes, J.R., Bowen, M.E., Lunney, D., Callaghan, J.G., Mitchell, D.L. & Possingham, H.P. (2008) Can multiscale models of species' distribution be generalized from region to region? A case study of the koala. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 558–567.

McConnell, B.J., Chambers, C. & Fedak, M.A. (1992) Foraging ecology of the southern elephant seals in relation to bathymetry and productivity of the Southern Ocean. *Antarctic Science*, **4**, 393–398.

Myers, R.A. & Worm, B. (2003) Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*, **423**, 280–283.

Nel, D.C., Lutjeharms, J.R.E., Pakhomov, E.A., Ansorge, I.J., Ryan, P.G. & Klages, N.T.W. (2001) Exploitation of mesoscale oceanographic features by grey-headed albatross *Thalassarche chrysostoma* in the southern Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, **217**, 15–26.

Norse, E.A. & Crowder, L.B. (2005) *Marine Conservation Biology: the Science of Maintaining the Sea's Biodiversity*. Island Press, Washington, DC.

Park, Y.H., Pollard, R.T., Read, J.F. & Leboucher, V. (2002) A quasi-synoptic view of the frontal circulation in the Crozet Basin during the Antares-4 cruise. *Deep-Sea Research Part II*, **49**, 1823–1842.

Phillips, R.A., Xavier, J.C. & Croxall, J.P. (2003) Effects of satellite transmitters on albatrosses and petrels. *The Auk*, **120**, 1082–1090.

Pinaud, D. & Weimerskirch, H. (2005) Scale-dependent habitat use in a long-ranging central place predator. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 852–863.

Pinaud, D. & Weimerskirch, H. (2007) At-sea distribution and scale-dependent foraging behaviour of petrels and albatrosses: a comparative study. *Ecology*, **76**, 9–19.

Pinheiro, J.C. & Bates, D.M. (2000) *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer, New York, NY.

© 2010 The Authors. Journal of Applied Ecology © 2010 British Ecological Society, *Journal of Applied Ecology*

R Development Core Team (2008) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org

Segurado, P. & Araújo, M.B. (2004) An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography*, **31**, 1555–1568.

Swets, J.A. (1988) Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, **240**, 1285–1293.

Vaughan, I.P. & Ormerod, S.J. (2005) The continuing challenges of testing species distribution models. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 720–730.

Weimerskirch, H., Brothers, N. & Jouventin, P. (1997) Population dynamics of wandering albatross *Diomedea exulans* and Amsterdam albatross *D. amsterdamensis* in the Indian Ocean and their relationships with long-line fisheries: conservation implications. *Biological Conservation*, **79**, 257–270.

Weimerskirch, H., Gault, A. & Cherel, Y. (2005) Prey distribution and patchiness: factors in foraging success and efficiency of Wandering Albatrosses. *Ecology*, **86**, 2611–2622.

Weimerskirch, H., Guionnet, T., Martin, J., Shaffer, S.A. & Costa, D.P. (2000) Fast and fuel efficient? Optimal use of wind by flying albatrosses. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **267**, 1869–1874.

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.

Weimerskirch, H., Pinaud, D., Pawlowski, F. & Bost, C.-A. (2007) Does prey capture induce area-restricted search? A fine-scale study using GPS in a marine top predator, the Wandering Albatross. *The American Naturalist*, **170**, 734–743.

Weimerskirch, H., Salamolard, M., Sarrazin, F. & Jouventin, P. (1993) Foraging strategy of wandering albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry. *The Auk*, **110**, 325–342.

Worton, B.J. (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, **70**, 164–168.

Zacharias, M.A. & Roff, J.C. (2001) Use of focal species in marine conservation and management: a review and critique. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **11**, 59–76.

Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Smith, G.M. (2007) *Analysing Ecological Data*. Springer, New York, NY.

Received 3 May 2010; accepted 27 October 2010
Handling Editor: Melanie Austen

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Table S1. Summary of the tracking procedures.

Table S2. Summary of pair-wise correlation analysis of environmental variables.

Figure S1. Workflow of the habitat modelling procedure.

Figure S2. Number of birds visiting each 0·25°- cell from Crozet and Kerguelen Islands.

Figure S3. Mean (± SD) of different oceanographic variables averaged over the 11-year study period (1998–2008).

As a service to our authors and readers, this journal provides supporting information supplied by the authors. Such materials may be re-organized for online delivery, but are not copy-edited or typeset. Technical support issues arising from supporting information (other than missing files) should be addressed to the authors.

© 2010 The Authors. Journal of Applied Ecology © 2010 British Ecological Society,

Annexe 5

Vol. 13: 1–16, 2010
doi: 10.3354/esr00309

ENDANGERED SPECIES RESEARCH
Endang Species Res

Published online December 3

OPEN ACCESS

At-sea distribution and diet of an endangered top predator: relationship between white-chinned petrels and commercial longline fisheries

Karine Delord[1,*], Cédric Cotté[1], Clara Péron[1], Cédric Marteau[1,3], Patrice Pruvost[2], Nicolas Gasco[2], Guy Duhamel[2], Yves Cherel[1], Henri Weimerskirch[1]

[1]Centre d'Études Biologiques de Chizé, UPR 1934 du Centre National de la Recherche Scientifique, 79360 Villiers-en-Bois, France

[2]Département Milieux et Peuplements Aquatiques, Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR 5178 USM 401, CP26, 75231 Paris cedex 05, France

[3]*Present address:* TAAF, rue Gabriel Dejean, 97410 Saint Pierre, Ile de la Réunion, France

ABSTRACT: Incidental seabird mortality associated with longline commercial fishing is a worldwide conservation concern. To develop conservation strategies, it is essential to estimate the likelihood of seabird bycatch and the degree of overlap between birds' foraging grounds and commercial fishing areas. We tracked 21 adult white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* breeding on Kerguelen Island, southern Indian Ocean, during their breeding period in 2006 and in 2008. At-sea foraging distribution of white-chinned petrels was mainly confined to Antarctic waters. Commercial longline fisheries targeting toothfish were operating in both the French Exclusive Economic Zone and in other Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources areas during the study. We analysed concurrent data on the positions of both birds and vessels to estimate overlap. Static analysis using indices (home-range and utilization distribution overlap) revealed that, at a large scale, spatial and temporal overlap occurred, but varied among areas and with breeding stage. Dynamic analysis (detection of operating vessels respective to bird locations within a time/space window) revealed little overlap at a small scale. Our study revealed a mismatch between large- and small-scale overlap estimates, suggesting that birds and vessels occupy the same overall zone with infrequent co-occurrence (19% of birds in the vicinity of vessels). This result was confirmed by the relatively low occurrence of fishery-related items (4 to 22%) in chick food samples. However, given the large size of seabird populations, overall, large numbers of birds overlap with vessels, and management authorities should maintain and promote the implementation of strict mitigation measures to further reduce bycatch.

KEY WORDS: Satellite tracking · Toothfish longline fisheries · Petrel · *Procellaria aequinoctialis* · Diet · Spatio-temporal overlap

Resale or republication not permitted without written consent of the publisher

INTRODUCTION

There is a global marine conservation concern about unsustainably high levels of bycatch in many commercial fisheries (Lewison et al. 2004). Feeding on baited longline hooks is associated with the risk of injury or mortality by being hooked and drowned. Incidental mortality of seabirds on fishing vessels is well documented, and the level of bycatch is so high (estimated up to 100 000 birds yr^{-1}) that it has resulted in the decline of many species (IUCN 2009, Croxall & Gales 1998). Indeed there is mounting evidence that longline fishing is a major cause of the observed population decreases of many albatrosses and petrels (Weimerskirch et al. 1997, Robertson & Gales 1998, Tuck et al. 2001, Nel et al. 2003, Barbraud et al. 2008, SC-CAMLR

*Email: delord@cebc.cnrs.fr

© Inter-Research 2010 · www.int-res.com

2008). Spatial overlap of seabird distribution with commercial fisheries has therefore been used and endorsed by scientists and management authorities as a tool to assess the extent of potential interactions, and thereby bycatch, and to aid in proposing mitigation measures (Cuthbert et al. 2005, Phillips et al. 2006, Petersen et al. 2008, Trebilco et al. 2008, Copello & Quintana 2009).

During the breeding season, albatrosses and petrels are restricted to waters within commuting distance from their colonies. However, since they can cover long distances from the colonies to their foraging grounds (Catard et al. 2000, Phillips et al. 2006, Pinaud & Weimerskirch 2007) and since fishing operations attract a large range of marine predator species including seabirds (Tasker et al. 2000, Furness 2003), seabirds have the potential of reaching fisheries far away from their breeding grounds. In addition, commercial fisheries and foraging seabirds commonly target the same areas of high productivity. The effect of fisheries on seabird at-sea distribution has also been well documented (Garthe 1997, Weimerskirch 1998, Votier et al. 2004, Bartumeus et al. 2010); fisheries appear to represent additional potential food for opportunistic seabirds in the form of offal, discards and non-target species (González-Zevallos & Yorio 2006, Sullivan et al. 2006). However, the degree to which albatrosses and petrels depend on this food source remains poorly understood, and natural prey might still constitute an important component of their diet (Cherel et al. 2000, 2002).

White-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* are abundant 'ship followers' attracted by vessels (Weimerskirch et al. 2000). They forage by both night and day, and their aggressiveness and ability to dive to depths of several meters make them effective competitors for access to fishing bait, offal and discards (Cherel et al. 1996, Barnes et al. 1997). The association of white-chinned petrels with fishing vessels has been inferred through the incidental mortality monitored in birds and the high levels of incidental bycatch that have been reported at various localities (Weimerskirch et al. 1999, Watkins et al. 2008), including the French Exclusive Economic Zones (EEZ) of Kerguelen and Crozet (Weimerskirch et al. 2000, Delord et al. 2010) in the Southern Ocean, where a large Patagonian toothfish longline fishery operates.

Tracking studies (using satellite transmitters or geolocators–Global Location Sensors; Afanasyev 2004) have provided a good indication of the at-sea distribution of breeding, non-breeding and wintering white-chinned petrel adults from the Crozet Islands and South Georgia (Weimerskirch et al. 1999, Berrow et al. 2000a, Catard et al. 2000, Phillips et al. 2006). In contrast, there is no information for white-chinned petrels breeding on the Kerguelen archipelago, which hosts the largest population in the southern Indian Ocean (Barbraud et al. 2009), even though this population has been subject to high mortalities during the breeding season due to longline fisheries (Barbraud et al. 2008, Delord et al. 2010). Although most of the waters surrounding the Kerguelen archipelago are regulated under the jurisdiction of the CCAMLR (Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources), which is the Regional Fisheries Management Organization (RFMO) for the Southern Ocean, bycatch levels in the Kerguelen EEZ have been extremely high, and are still significant (a few hundred birds per year), despite consistent reduction recently in the number of birds caught (SC-CAMLR 2008, Delord et al. 2010).

When setting conservation goals and priorities in fisheries management in an ecosystemic context, it is important to consider the complex relationships between fisheries and top predators (Cuthbert et al. 2005, Phillips et al. 2006, Copello & Quintana 2009, Fischer et al. 2009, Thalmann et al. 2009,Votier et al. 2010). Understanding the relationship between the at-sea distribution of white-chinned petrels breeding at Kerguelen and of the fisheries operating in the area is, therefore, of primary conservation concern.

Here, we evaluated the extent of home-range overlap between white-chinned petrels breeding at the Kerguelen Islands and 2 longline fisheries: the Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* longline fishery in the Kerguelen EEZ and the Antarctic toothfish *D. mawsoni* longline fishery further south in the CCAMLR areas. Specifically, the present study addresses the following key questions:

(1) Where do white-chinned petrels forage during the breeding season, and are there fishery vessels operating in the same areas?

(2) At which spatial scale and how accurate should an analysis be to investigate the spatio-temporal overlaps between the at-sea home-range of petrels and longline fishery operations?

(3) Is there any evidence of co-occurrence between breeding petrels and fisheries within the zones of overlap? Does the diet of petrels confirm interactions?

MATERIALS AND METHODS

At-sea distribution of white-chinned petrels during the breeding season. We tracked white-chinned petrel *Procellaria aequinoctialis* breeding adults at the Kerguelen Islands (southern Indian Ocean) during 2 breeding seasons 2005/2006 and 2007/2008 (hereafter referred to as 2006 and 2008; Table 1). Birds just leaving the nest for a foraging trip were captured and fitted

Table 1. *Procellaria aequinoctialis*. Summary of foraging parameters (short and long foraging trips) obtained by platform transmitting terminal (satellite transmitter) deployments during chick rearing in 2006 and during incubation in 2008. Values are given ± SD

Trip type (n)	Trip duration (d)	Maximal range (km)	Distance travelled (km)
Incubation			
Long trips (n = 7)	16.3 ± 1.9	1966 ± 279	10006 ± 1731
Chick rearing			
Long trips (n = 15)	8.9 ± 1.9	1848 ± 171	6382 ± 1626
Short trips (n = 10)	1.1 ± 0.7	253 ± 239	762 ± 641

with satellite transmitters or platform transmitting terminals (PTTs) attached to the feathers on the bird's mid-back (mantle) using waterproof Tesa tape. In 2006, 7 PTTs were deployed between 15 January and 22 February on 14 adults (sex unknown) rearing a chick, leading to 25 foraging trips (9 birds were tracked for multiple trips and 5 for a single trip). In 2008, 7 PTTs were deployed between 17 December and 9 January on 7 incubating adults (3 females, 4 males) for a single trip. We deployed battery-powered and solar Microwave Telemetry PTT 100s (20 g and 12 to 18 g, respectively, i.e. representing 1.2 to 2.3% of the adult body mass, well under the 5% recommended so that equipment does not have adverse effects on bird behaviour; Phillips et al. 2006). Battery-powered PTTs were set to transmit every 60 or 90 s continuously throughout the day, and solar PTTs were duty cycled to 10 h on and 24 h off. As time intervals between transmissions varied greatly (from 1 to 179 min), locations were resampled at 30 min intervals (no assumptions were made about the bird's locations along the track during the 'off' cycle for solar PTTs; BirdLife International 2004), a duration in line with the accuracy of ARGOS (Advanced Research Global Observation Satellite) locations (most locations were in Class 0, i.e. accuracy >1000 m) and bird speed. Unrealistic positions were then filtered using the sda (speed–distance–angle) filter developed by Freitas et al. (2008), without constraint on turning angle and with a maximum mean velocity of 20 m s^{-1} (Catard et al. 2000). This procedure resulted in the retention of 58.4% (n = 4630 locations) of all satellite locations obtained.

Vessels. Fisheries distribution data were obtained by the tracking system of each vessel (GPS), as is requested in the CCAMLR area. The positions and dates of longline sets deployed by licensed demersal longliners targeting toothfish in Statistical Divisions 58.4.1, 58.4.2, 58.4.3a and 58.4.3b (see Fig. 1; referred to as 'southern areas' hereafter) during the period when birds were tracked were provided by the Secretariat of CCAMLR. These fishing vessels were operating in accordance with CCAMLR's conservation measures, and their data were released under the 'Rules for Access and Use of CCAMLR Data'. Similar data were provided by the PECHEKER database, managed by the 'Ecosystem and Aquatic Population Department' of the National Museum of Natural History in Paris for the French EEZ of Kerguelen (Statistical Division 58.5.1, administrated by the French Southern Territories. Locations of each line were available for the start/end of setting and/or hauling (i.e. 4 positions per set). A fleet of 7 vessels targeted Antarctic toothfish in the southern areas, and the French fleet had a total of 7 vessels targeting the closely related Patagonian toothfish (Appendix, Table A1). This was the total number of vessels licensed for these areas and periods; however, it is likely that other illegal, unreported and unregulated (IUU) fisheries were operating within the area.

Collection of food samples and dietary analysis. The diet of white-chinned petrels breeding at Canyon des Sourcils Noirs was investigated during the chick-rearing period in early March 2005 and 2006. The 55 food samples collected (n = 26 and 29 in 2005 and 2006, respectively) were from large chicks using the water-offloading method (Wilson 1984). Food samples were then drained to remove excess water and kept deep-frozen (–20°C) until diet analysis conducted following Cherel et al. (2000). In brief, each dietary sample was thawed and drained overnight by gravity to separate the solid items from the residual liquid fraction. Subsequently, accumulated items in the solid fraction were sorted, while fresh remains were divided into broad prey classes (fish, cephalopods, crustaceans and others) and were weighed to estimate their proportion of fresh mass in the diet. Since all fresh items showed various levels of digestion, the proportions by mass of prey categories may be biased due to different digestion rates between groups and species. However, the effect is likely minimal in white-chinned petrels, because the few available experimental data showed that the gastric emptying time of procellariiform seabirds does not vary for different food types (Jackson 1992).

Each prey item was counted and identified to the lowest possible taxonomic level using published keys (Baker et al. 1990, Smale et al. 1995, Xavier & Cherel 2009) and our own reference collection. Accumulated cephalopod beaks (beaks with no flesh attached) were analysed separately from fresh items. The abundance of each prey taxon was described by its frequency of occurrence (FO) and numerical importance. FO of a given taxon was calculated as the total number of food

samples containing this taxon relative to the total number of food samples. Numerical importance was calculated as the total number of individuals of a given taxon found in all the samples relative to the total number of all prey items ingested in all the food samples.

Statistical analyses. To investigate overlap between birds and vessels, we determined overall patterns of spatial distribution of bird and vessel locations using fixed kernel home-range utilization distributions (UD; based on Worton 1989). Kernel density analyses have been used successfully to quantify habitat use in numerous studies (e.g. Wood et al. 2000). The UDs provide a probability contour indicating the relative proportion of the distribution within a particular area. The smoothing parameter (h) was estimated using the ad hoc method (Seaman & Powell 1998), and contour levels were estimated for 50, 75 and 95% of the locations. The UDs were calculated weekly from bird and vessel locations.

A common method for quantifying static overlap between individual entities is the percent overlap of home-range outer boundaries (White & Garrott 1990, Kernohan et al. 2001). However, this calculation ignores the relative probability of space-use, i.e. UD, by individuals. Here, we used an overlap index suggested by Fieberg & Kochanny (2005) for quantifying the pattern of space-use as a function of the product of the UDs of overlapping animals: the utilization distribution overlap index (UDOI).

$$\mathrm{UDOI} = A_{\mathrm{seabirds,fisheries}} \int_{-\infty}^{\infty}\int_{-\infty}^{\infty} \hat{\mathrm{UD}}_{\mathrm{seabird}}(x,y) \times \hat{\mathrm{UD}}_{\mathrm{fisheries}}(x,y)\,\mathrm{d}x\,\mathrm{d}y \quad (1)$$

where $A_{\mathrm{seabirds,fisheries}}$ is the area of overlap between seabird and fisheries home ranges, and $\hat{\mathrm{UD}}_{\mathrm{seabirds}}$ and $\hat{\mathrm{UD}}_{\mathrm{fisheries}}$ are the estimated UDs for seabirds and fisheries, respectively, aggregated per calendar week. UDOI is an appropriate index for measuring the degree of space-use sharing, taking into account the degree to which the UDs are concentrated in space (Fieberg & Kochanny 2005). The UDOI equals 0 for 2 home ranges that do not overlap, and it equals 1 if both UDs are uniformly distributed and show 100% overlap. Values of UDOI <1 indicate less overlap relative to uniform space-use, whereas values >1 indicate higher than normal overlap relative to uniform space-use.

We compared the UDOI with a less complex index of home range (HR) that ignores the UD (Fieberg & Kochanny 2005).

$$\mathrm{HR}_{i,j} = A_{i,j} / A_i \quad (2)$$

where $\mathrm{HR}_{i,j}$ is the proportion of home range of seabirds i that is overlapped by the home range of vessels j, A_i is the area of the home range of seabirds i, and $A_{i,j}$ is the area of overlap between the 2 home ranges.

The relationships between UDOI (dependent variable) and spatio-temporal explanatory variables (year, week and zone: EEZ or CCAMLR) were investigated using generalized linear models (GLMs), with a gamma distribution and identity link function. Nonetheless, there was still overdispersion in the data for each analysis (deviance/degrees of freedom >1). Thus, we used an overdispersion coefficient calculated as the ratio of deviance to degrees of freedom (p-scale adjustment). We considered a significance level of 0.05. Model selection was performed using Akaike's information criterion (AIC; Burnham & Anderson 2002), and the model with the lowest AIC was retained. We used GENMOD procedures (SAS Institute 1998–2001) for analysis.

To quantify the association between seabirds and vessels at a higher resolution (i.e. at each location level), we performed dynamic interaction analysis (adapted from Kernohan et al. 2001). The purpose was to estimate the co-occurrence of birds relative to fisheries operating with longline vessels. We therefore created a circle around each location of birds and searched to determine if any longline vessel in operation was simultaneously located within this circle. Because birds and operating vessels were located at specific times (start/end of setting and start/end of hauling for vessels operating in the French EEZ; start/end of setting for vessels operating in other CCAMLR areas), we included a search time window equal to 1 h around the location time of birds (fixed on the time it takes to set a longline). We performed this analysis with a searching circle of radius r incremented as follows: 2, 4, 6, 8, 10, 15 and 20 km (Freeman et al. 2001). This analysis was carried out using locations of longline fishery operations occurring in all sectors prospected by tracked seabirds from Kerguelen to the Antarctic shelf edge. The method could not account for the unknown movements of birds between successive satellite locations, or for the movement of vessels during a day's fishing.

Spatial analyses (including production of kernel and mapping of density distributions), estimations of overlap indices (package *adehabitat*; Calenge 2006) and statistical analyses were performed using R (R Development Core Team 2008) and ESRI ArcGIS Hawths tools (ESRI 1999–2006).

RESULTS

Spatial distribution of white-chinned petrel

White-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* were tracked for 154 d in 2006 during chick rearing and 114 d in 2008 during incubation. While adults trav-

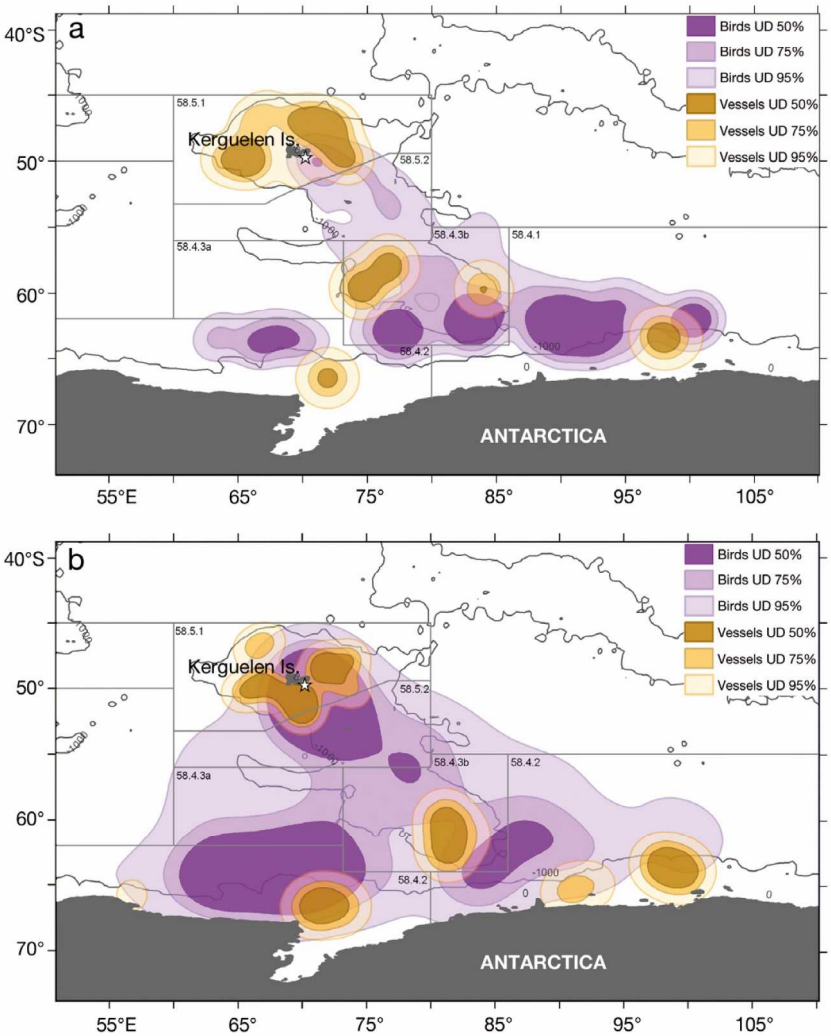


Fig. 1. *Procellaria aequinoctialis*. Overlap of 50, 75 and 95 % utilization distributions (UD) of adult white-chinned petrels breeding at Kerguelen with the 50, 75 and 95 % UDs of toothfish longline fishing grounds during (a) incubation in 2008 and (b) chick rearing in 2006. The study colony (white star), CCAMLR (Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources) statistical divisions (grey lines) and bathymetry (m) are shown

elled long distances to Antarctic waters (south of 60°S) during incubation, making only long foraging trips, during the chick-rearing period, they tended to alternate short foraging trips over the Kerguelen/Heard shelf with long foraging trips to Antarctic waters (Table 1, Fig. 1). Overall, during incubation and chick rearing, they spent a higher proportion of time in Antarctic waters than in the French EEZ (only short trips). During incubation in 2008, 99 % of the total surface of the core area (UD at 50 %) was located in Antarctic waters versus 1 % in the French EEZ, while, during chick rearing in 2006, 17 % was located in the French EEZ and 83 % in the southern areas. The core area tended to overlap mainly with the Prydz Bay division (2006: 39 %; 2008: 11 %), the Wilkes Land division (2006: 8 %; 2008: 54 %) and the BANZARE (British Australian [and] New Zealand Antarctic Research Expedition) bank Subdivision 58.4.3b (2006: 9 %; 2008: 35 %). The overlap with the Australian EEZ, Heard Island (2006: 19 %; 2008: 0 %), or the French EEZ (2006: 17 %; 2008: 1 %) tended to vary between years (i.e. breeding stage). Moreover, tracking has revealed high individual variation in space-use, leading to a large foraging area at the population level (all tracked animals pooled; Fig. 2).

Distribution of fisheries

Locations of operating vessels (setting and hauling) were available for 61 d in 2006 and 49 d in 2008 with, respectively, 22 ± 0.4 and 17 ± 0.2 locations d^{-1}.

Within the CCAMLR areas, longline fisheries targeted Patagonian toothfish in the French EEZ and Antarctic toothfish exclusively in Antarctic waters (Fig. 1). During the study period, 45 % of the fishing effort targeted Patagonian toothfish in the French EEZ (exclusively on the shelf break of the Kerguelen plateau), then in the Wilkes Land division (32 %; Area 58.4.1) and on BANZARE bank (15 %; Area 58.4.3b). In the Antarctic toothfish fishery, effort was focused predominantly on the Wilkes Land division (57 %; Area 58.4.1), then on BANZARE bank (28 %; Area 58.4.3b) and on Prydz Bay (15 %; Area 58.4.2), and also on shelf breaks (Fig. 1). There was no legal fishing in the BANZARE bank subdivision (58.4.3a) during the study period.

Overlap between petrels and fisheries

The proportion ($HR_{i,j}$) of the home range of adult white-chinned petrels (HR index) that was overlapped by longliners was small (Fig. 3). The overlapping zones appeared to vary among areas — HR was higher in the French EEZ than in southern areas — and between breeding stages — HR was higher during chick rearing in 2006 than during incubation in

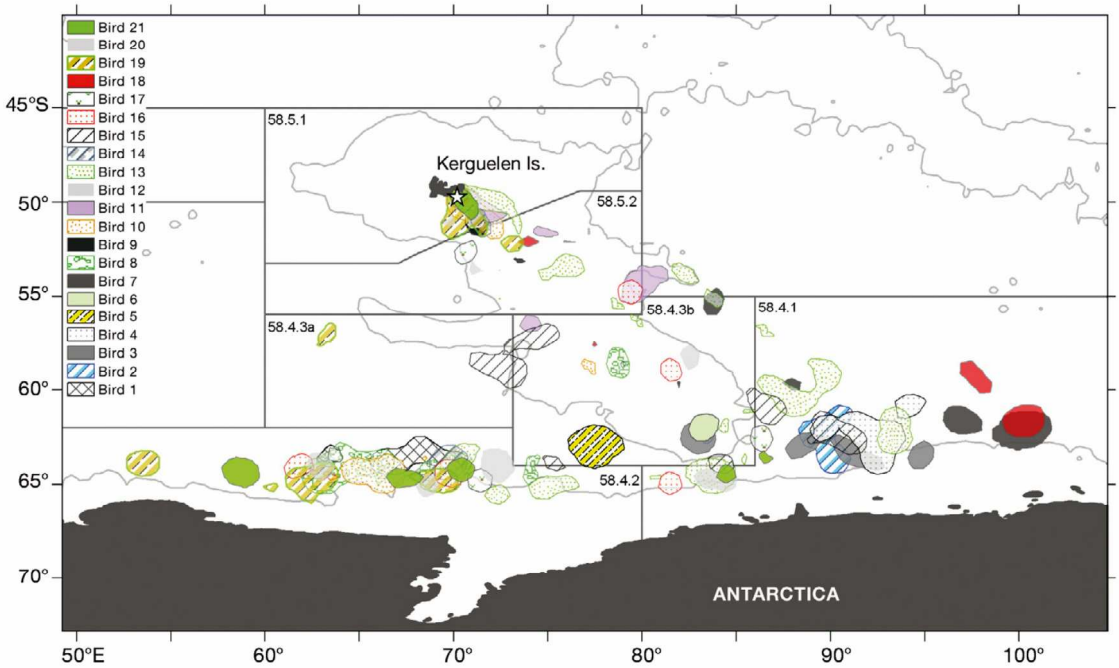
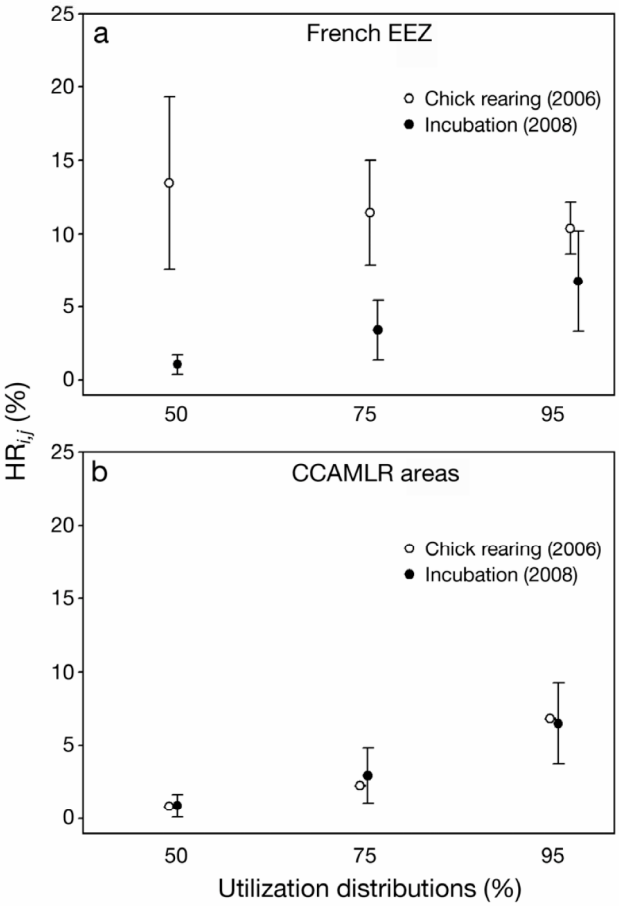


Fig. 2. *Procellaria aequinoctialis*. Core area (50% utilization distributions) of each of the tracked white-chinned petrel adults (n = 21) breeding at Kerguelen, during incubation in 2008 and during chick rearing in 2006. The study colony (white star) at Kerguelen Island and the CCAMLR statistical divisions (grey lines) are shown



2008 in the French EEZ. Accordingly, the UDOIs of home ranges of adult white-chinned petrels that overlapped with the home ranges of legal toothfish longliners indicate relatively small values of overlap (<1; Fig. 4). The UDOI between breeding birds and vessels did not vary significantly according to year, week, or zone (Table 2). Nevertheless, the UDOI (considering 95% UD) tended to be higher within the French EEZ (0.03 ± 0.05) than in the southern areas (0.01 ± 0.02) ($p = 0.18$). The highest overlap (0.07 ± 0.07) was obtained during chick rearing (in 2006), compared to 0.01 ± 0.02 during incubation (in 2008) for the French EEZ ($p > 0.05$), while no trends appeared for the southern areas (Fig. 4). These results suggest that overlap areas of breeding birds and vessels were not uniform and that specific areas were used differently depending on the breeding stage and/or the zone within the overlap areas.

Fig. 3. *Procellaria aequinoctialis*. Mean (±SE) proportion ($HR_{i,j}$) of the home range of adult white-chinned petrels *i* that is overlapped by the home range of longliners *j* (targeting Antarctic toothfish within the CCAMLR Statistical Divisions 58.4.1, 58.4.2 and 58.4.3b and Patagonian toothfish within the French EEZ statistical division 58.5.1). Panels illustrate the proportions of conditional 50, 75 and 95% utilization distributions (percent) for the (a) French EEZ and (b) other CCAMLR areas during chick rearing and incubation (2006 and 2008, respectively)

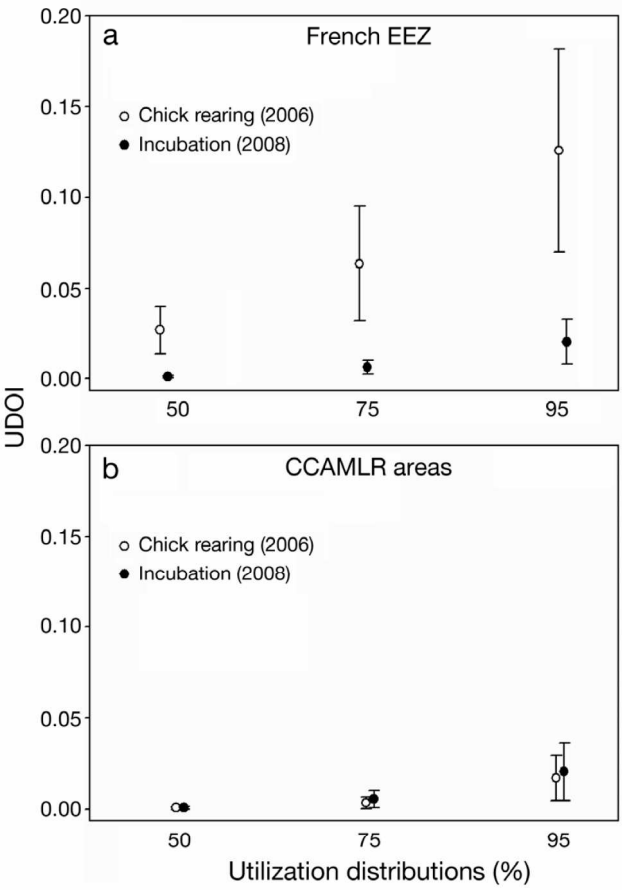


Fig. 4. *Procellaria aequinoctialis*. Mean (±SE) utilization distribution overlap index (UDOI) between adult white-chinned petrels and longliners (targeting Antarctic toothfish within the CCAMLR Statistical Divisions 58.4.1, 58.4.2 and 58.4.3b). Panels illustrate the proportions of conditional 50, 75 and 95% utilization distributions (percent) for the (a) French EEZ and (b) other CCAMLR areas during chick rearing and incubation (2006 and 2008, respectively)

The overlap estimated by dynamic analysis between birds and legally operating vessels revealed that potential co-occurrence and/or association with longliners was infrequent during the study period (Table 3). A total of 4 birds were found to overlap with 3 different vessels, mainly during the chick-rearing period (2 in the French EEZ and 1 in the southern areas; Fig. 5). Within a 15 km and 1 h range, only 1 bird was associated with a single vessel in the French EEZ (Fig. 5b). The same vessel was potentially involved in associations within the EEZ with 2 different birds at different times (Fig. 5b,c). Birds co-occurred in the vicinity of vessels during setting (2), as well as hauling (2), and during the departure from the colony (2), as well as on the way back (2). No overlap occurred between birds and vessels at lower distance intervals. The co-occurrence rose slightly within a 20 km radius. The data do not allow quantification of the duration of the overlap between birds and vessels, due to limitations in both the temporal resolution of satellite transmitters and the accuracy of Argos.

Table 2. *Procellaria aequinoctialis*. Models of variation in the utilization distribution overlap index for measuring the degree of space-use sharing between seabirds and fisheries, estimated by generalized linear models as a function of covariates. Selected model in **bold**

Model	Deviance	No. of parameters	AIC
Constant	33.57	2	35.57
Year	31.86	3	37.86
Zone	**27.08**	**3**	**33.08**
Year + Zone + Year × Zone	24.26	9	42.26
Year (week)	13.59	11	34.59

Diet

The mean mass of the solid fraction of the stomach samples was 85 g, including 80 g of fresh items and 5 g of accumulated items (mainly vegetable matter and cephalopod beaks). Anthropogenic items (3 plastic particles, 1 bottle label and 1 small piece of fishing line) were found in 5 samples. Overall (i.e. all 55 samples pooled), chick food was dominated by fish, accounting for 66% by fresh mass of the diet. Other significant food sources were cephalopods (17% by mass) and crustaceans (12%). White-chinned petrels fed less on cephalopods in 2005 than in 2006 (8 and 25%, respectively) (Table 4).

Table 3. *Procellaria aequinoctialis*. Summary of dynamic interaction analysis to estimate co-occurrence, for the searching circle of incremented radius *r* (in km) (see 'Materials and methods'), between breeding white-chinned petrels and operating toothfish longline vessels during bird-tracking periods in 2006 and 2008. EEZ: Exclusive Economic Zone; CCAMLR: Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources

Area	No. of bird locations associated with operating vessels			Total no. of locations analysed
	<15 km	15 km	20 km	
French EEZ[a]	0	1	3	626
CCAMLR (other areas[b])	0	1	1	1870

[a]EEZ of Kerguelen
[b]Statistical Divisions 58.4.1 (Wilkes land), 58.4.2 (Prydz Bay), 58.4.3b (BANZARE bank) and 58.5.2 (Australian EEZ)

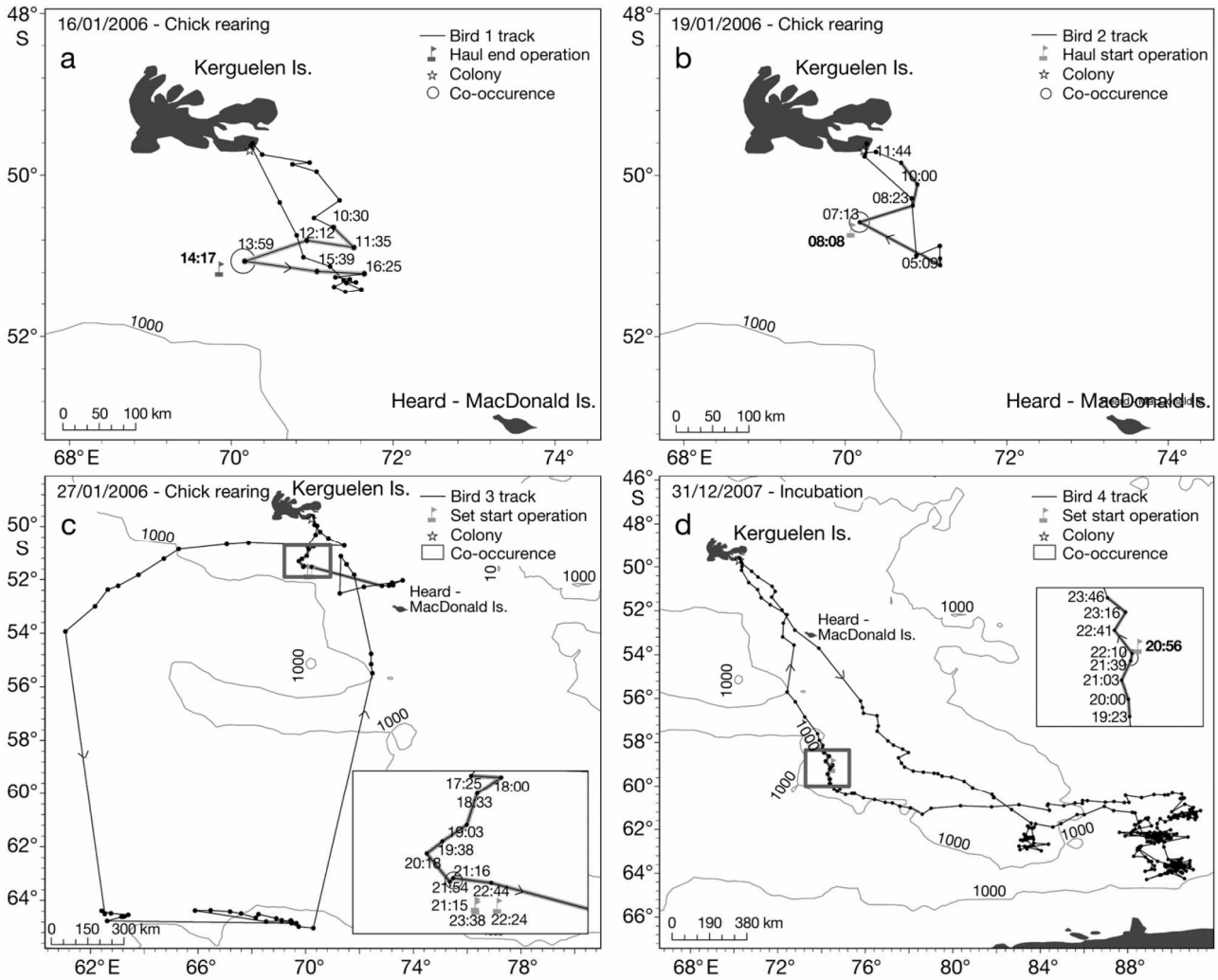


Fig. 5. *Procellaria aequinoctialis*. Foraging tracks of breeding white-chinned petrel adults (n = 4) that co-occurred with legal toothfish longliners at the (a) start of hauling, (b) end of hauling, or (c) start of setting during the chick-rearing period (2006) in the French EEZ and (d) at the end of setting during the incubation period (2008) in CCAMLR Area 58.4.3b. Locations of birds (black dot) and of operating vessels (grey flag), and corresponding times are reported

Table 4. *Procellaria aequinoctialis*. Mean (±SD) mass and composition of the stomach food contents of white-chinned petrel chicks from the Kerguelen Islands

Diet component	2005 (n = 26)	2006 (n = 29)	Total (n = 55)
Items by weight (g)			
Solid fraction	85.9 ± 37.4	84.3 ± 41.9	85.0 ± 39.5
Accumulated items	5.6 ± 4.1	3.9 ± 3.4	4.7 ± 3.8
Fresh items	80.3 ± 36.5	80.4 ± 41.4	80.3 ± 38.8
Fish	57.0 ± 46.0	50.1 ± 41.4	53.4 ± 43.4
Cephalopods	6.7 ± 15.7	20.5 ± 34.8	13.9 ± 28.1
Crustaceans	11.3 ± 21.2	8.8 ± 20.0	9.9 ± 20.4
Others	5.3 ± 18.6	1.1 ± 4.5	3.1 ± 13.2
Overall composition of fresh items (% by weight)			
Fish	71.0	62.3	66.4
Cephalopods	8.3	25.4	17.4
Crustaceans	14.0	10.9	12.4
Others	6.6	1.3	3.8

A total of 2780 fresh prey items from 43 species or prey categories were recovered from the 55 dietary samples (Table 5). Items included 2616 (94%) crustaceans, 86 (3%) fishes and 66 (2%) cephalopods. Crustaceans occurred in all samples and dominated the diet by number, but, owing to their small size, they were much less important by mass. By far, the 2 main crustacean species were the Antarctic krill *Euphausia superba* and the hyperiid amphipod *Themisto gaudichaudii* (70 and 21% of the total numbers of prey, respectively).

Fish and cephalopods occurred in 85 and 53% of the dietary samples, respectively (Table 5). White-chinned pe-

Table 5. *Procellaria aequinoctialis*. Frequency of occurrence and numbers of main prey items identified from stomach contents of white-chinned petrel chicks at the Kerguelen Islands (total for all 55 samples pooled)

Species	Occurrence (n)	Occurrence (%)	Number (n)	Number (%)	Fishery-related item?
Fish	**47**	**85.5**	**86**	**3.1**	
Clupeidae					
Sardinops sp.	2	3.6	3	0.1	Yes (bait)
Paralepididae					
Magnisudis prionosa	18	32.7	18	0.6	No
Notolepis coatsi	7	12.7	13	0.5	No
Myctophidae spp. (6 species)	10	18.2	12	0.4	No
Macrouridae					
Coryphaenoides lecointei	7	12.7	7	0.3	No (possibly?)
Macrourus carinatus/holotrachys	8	14.5	9	0.3	Possibly (bycatch)
Unidentified macrourids	6	10.9	6	0.2	Possibly (bycatch)
Gempylidae					
Paradiplospinus gracilis	3	5.5	3	0.1	No
Osteichthyes spp. (8 species)	9	16.4	10	0.4	No
Unidentified fishes	5	9.1	5	0.2	
Cephalopods	**29**	**52.7**	**66**	**2.4**	
Ommastrephidae					
Todarodes sp.	5	9.1	6	0.2	No
Brachioteuthidae					
Slosarczykovia circumantarctica	15	27.3	42	1.5	No
Oegopsida spp. (4 species)	6	10.9	6	0.2	No
Unidentified squid	10	18.2	12	0.4	No
Crustaceans	**55**	**100.0**	**2616**	**94.1**	
Euphausiacea					
Euphausia superba	46	83.6	1940	69.8	No
Euphausia sp.	6	10.9	8	0.3	No
Caridea					
Pasiphaea scotiae	18	32.7	22	0.8	No
Mysida					
Neognathophausia gigas	3	5.5	3	0.1	No
Amphipoda					
Themisto gaudichaudii	28	50.9	592	21.3	No
Eurythenes gryllus/obesus	7	12.7	7	0.3	No
Copepoda					
Sarcotretes eristaliformis	13	23.6	22	0.8	No
Other parasitic copepods (4 species)	7	12.7	16	0.6	Possibly
Crustacea spp. (5 species)	5	9.1	6	0.2	No
Others	**6**	**10.9**	**12**	**0.4**	
Unidentified carrion	6	10.9	12	0.4	No (possibly?)
Total			**2780**	**100**	

trels fed on a large variety of fish (20 taxa). At the family level, the diet was dominated by oceanic paralepidids and myctophids, and by deep-sea macrourids. The clupeid *Sardinops* sp. was found in 2 chick food samples in 2006; the species does not occur in the area and is known to be used as bait on longliners (especially by vessels using the Spanish system in CCAMLR areas). The diet analysis allowed us to estimate that fishery-related items occurred in 3.6, 21.8 and up to 38.2% of samples (cf. Table 5), depending on whether we consider only species used as bait (*Sardinops* sp.), probable bycatch species associated with fishery operations (macrourids sp. and *Macrourus carinatus/holotrachys*), or deep-sea species that are normally not available to the birds (*Coryphaenoides lecointei*) (see 'Discussion').

Two cephalopod species occurred in significant numbers in food samples: the brachioteuthid *Slosarczykovia circumantarctica* and the ommastrephid *Todarodes* sp. (Table 5). Analysis of a much larger number of beaks (n = 343) that had accumulated in chicks' stomachs showed a more diverse cephalopod diet, including 14 different species of squids and 1 species of octopus (Appendix, Table A2). Accumulated beaks nevertheless confirmed the predominance of *S. circumantarctica* (51% of the total number of beaks) and of *Todarodes* sp. (11%) in the petrel diet. Other significant prey species included the gonatid *Gonatus antarcticus* (10%) and the histioteuthid *Histioteuthis eltaninae* (6%).

DISCUSSION

At-sea distribution of Kerguelen white-chinned petrels

White-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* breeding at Kerguelen foraged mainly in Antarctic waters (south of the Antarctic Circumpolar Current Front, 60°S). During chick rearing they alternated short foraging trips targeting the Kerguelen/Heard shelf with long foraging trips to Antarctic waters, yet they invested most of their foraging time in Antarctic waters. Crozet white-chinned petrels also alternated between short and long foraging trips during the chick-rearing period (Catard et al. 2000). However, during the long trips of the incubation period, unlike Kerguelen birds, Crozet birds did not forage in Antarctic waters, but remained in sub-Antarctic or sub-tropical waters. White-chinned petrels breeding at South Georgia (southern Atlantic Ocean) fed on krill to a greater extent than at other locations. They foraged mainly in sub-Antarctic and Antarctic waters, utilizing the Argentine-Patagonian shelf, South Georgia/Shag Rocks and the area south to the South Orkney Islands (Berrow et al. 2000a). White-chinned petrels fed as often in cold oceanic waters and on the nearby neritic slope as in warm subtropical areas (Berrow et al. 2000a, Catard et al. 2000, Phillips et al. 2006,Weimerskirch et al. 1999).

Estimating overlap between petrels and fisheries

White-chinned petrels breeding at Kerguelen travelled across the 5 CCAMLR Statistical Divisions situated south of the French EEZ. All tracked birds remained largely outside the French EEZ, except during short foraging trips. Nonetheless, the French EEZ represents an obligate corridor for a central place forager travelling between Kerguelen and Antarctic waters (Matthiopoulos 2003, Fagan et al. 2007).

Obtaining accurate estimates of overlap between seabirds and fisheries requires addressing the issue at a pertinent spatial and temporal scale. This topic has received attention only recently and mainly through the measure of overlap between the at-sea distribution of seabirds (kernel contours or location data) and fishing effort/catch (number of hooks set per year, average annual fishing effort or total catch; Cuthbert et al. 2005, Phillips et al. 2006, Copello & Quintana 2009, Fischer et al. 2009). Only a few studies have analysed associations at a finer temporal or spatial scale: bird tracks overlaid on sanctioned sets or summarized by grid squares based on setting locations (Freeman et al. 2001, Nel et al. 2002a, Petersen et al. 2008, Trebilco et al. 2008, Thalmann et al. 2009) and investigation of behavioral responses using GPS tracking and the vessel monitoring system (VMS; Votier et al. 2010).

When analysing data on the breeding season level at a large scale, we found spatio-temporal overlap between white-chinned petrel foraging grounds and longline fishing grounds. As the foraging areas targeted by birds included several large (partly due to inter-individual variability in space-use) and productive areas, this inevitably resulted in overlap with vessels. The changes in foraging patterns between incubation and chick-rearing periods resulted in a shift in the spatial overlap. Consequently, this implied that interactions may happen with spatially distant longline fisheries (i.e. operating in Antarctic waters) or with fisheries operating in nearby areas, depending on the breeding stage.

HR and UDOI quantified the overlap between birds and vessels (on a weekly level) and globally showed the same trends. The overlap indices tended to increase with increasing UD contours, being higher when considering the 95% kernel UD. The overlap between birds and vessels tended to be higher in the French EEZ than in southern areas. Here, birds possibly faced a higher interaction probability due to higher fishing efforts concentrated over a more restricted area (cf. Appendix, Table A1). Furthermore, overlap was higher during chick rearing (in 2006) than during incubation (in 2008), suggesting a stage-specific probability of interaction. Although HR can be applied to home-range estimates, it can lead to overestimation of spatial overlap by ignoring patterns of use within the confines of the outer home-range boundary (Kernohan et al. 2001). UDOI seems to be a more suitable index, indicating less overlap relative to uniform space-use (uniformly distributed and 100% overlap).

Dynamic analysis of co-occurrence explored, at a smaller spatial and temporal scale, the reality behind the estimates of overlap quantified by the static spatial analysis (HR and UDOI). Consistently, we found that overlap between birds and vessels occurred more often in the French EEZ and predominantly during the chick-rearing period. However, a few instances of spatio-temporal co-occurrence between birds and vessels were detected and tended to occur around the Kerguelen/Heard shelf. This could easily be associated with the typical infrequent and clustered distribution of the incidental bycatch phenomenon (Delord et al. 2010). Observations revealed that at least 4 birds out of 21 may have co-occurred with fishing vessels, but our data do not permit us to judge whether birds were close enough to directly interact with fishing gear. Our analysis does permit us to quantify co-occurrence, i.e. when birds and vessels were at the same place more or less at the same moment (this

means that birds could be in movement and not necessarily interact with vessels), but gave no direct evidence that an interaction occurred, which can be seen as a limitation of this approach. The co-occurrence happened during both hauling and line setting. Nevertheless, the accuracy of the locations of birds (Argos mean accuracy >1000 m for these data) and the fact that we only have access to sporadic locations (set and haul start/end) for operating vessels could lead to underestimation of bird–vessel interactions. The use of an activity register logger, such as a geolocator, coupled with a satellite transmitter should be useful in providing information on activity patterns, which can aid in detecting the behavioural changes in birds when they are in the vicinity of operating vessels. The analysis of concurrent GPS tracking data for birds and VMS data for vessels permits further investigation of the primary questions concerning scavenging behaviour and an estimation of interactions at a very fine scale (Votier et al. 2010). Our results underlined the fact that the use of different analytical methods (at various spatial and temporal scales) highlights the mismatch between high large-scale overlap and low small-scale co-occurrence. This approach permits the estimation of overlap between birds and fisheries and provides multiple levels of interpretation despite these limitations. It is invaluable for conservation and management decisions, as it identifies important areas for birds, at-risk zones and corridors on a large spatial scale, as well as assessing the heterogeneity of co-occurrence risks for birds.

Dietary relationships with fisheries

White-chinned petrels from the Kerguelen Islands mainly fed their chicks with fish, but cephalopods and crustaceans were also important foods. These findings are in broad agreement with other analyses of diet conducted for localities in the southern Indian Ocean, such as Marion (Cooper et al. 1992) and the Crozet Islands (Ridoux 1994, Catard et al. 2000, Connan et al. 2007), but contrasts with results for South Georgia, where crustaceans were the main prey by mass (Berrow & Croxall 1999). Indeed, Antarctic krill are abundant in the waters of South Georgia, but do not occur in the waters surrounding Marion, Crozet and the Kerguelen Islands. Hence, the presence of Antarctic krill in food samples is indicative of long foraging trips south of the breeding colonies down to Antarctic waters (Catard et al. 2000, present study).

A remarkable feature of the diet of white-chinned petrels at the Kerguelen Islands was the importance of deep-sea macrourid fishes; 22 macrourids were found in the 20 samples of stomach contents (36% of the total number of samples) collected in 2005 and 2006. Macrourids are generally a rare prey of seabirds from the Southern Ocean (Cherel & Klages 1998, but see Richoux et al. 2010). However, the macrourid *Coelorinchus fasciatus* constitutes the main fish prey of white-chinned petrels on their wintering grounds in the Benguela region (Jackson 1988), where this fish is taken in considerable quantities as bycatch by commercial trawlers (Cohen et al. 1990). Since white-chinned petrels have been reported to be frequently associated with fishing vessels (Weimerskirch et al. 2000), the most likely explanation is that they fed on *C. fasciatus* discarded by the fishery. In the same way, *Macrourus carinatus/holotrachys* is the most common bycatch of longliners operating in Kerguelen waters (Duhamel et al. 2005), potentially explaining the occurrence of these species in seabird food samples (Cherel et al. 2000, 2002, present study). The dietary presence of other macrourids is more puzzling, because species of the genus *Coryphaenoides* inhabit deep waters (1500 to 5000 m depth; Gon & Heemstra 1990, Duhamel et al. 2005) in the Southern Ocean, where they are unavailable to both seabirds and commercial fisheries. As previously mentioned (Cherel et al. 2000), the way albatrosses and petrels catch some of their benthic and deep-sea prey remains a mystery in some respects and requires further investigation.

The occurrence of *Sardinops* sp. in food samples is a clear indication of dietary relationships between breeding white-chinned petrels and commercial fisheries. Sardines are commonly used as bait on longliners targeting the Patagonian toothfish, and have been previously found in the diet of white-chinned petrels from the Crozet Islands (Catard et al. 2000). Whereas no fishery-related dietary items (bait, discards, or offal) were identified in food samples collected in the beginning of the 1980s, when fisheries did not operate in the southern Indian Ocean (Ridoux 1994), they were found in the majority of food samples collected at the end of the 1990s, when a considerable number of illegal longliners were operating in Crozet and Kerguelen waters (Catard et al. 2000). The lower frequency of such items in more recent years may be related to the sharp decline in the number of longliners fishing in the area (Connan et al. 2007, present study). Fishery-related items found were mainly discards and not bait, indicating that birds were not entirely at-risk of being hooked while attending longliners.

As birds and fisheries target prey of different species and/or sizes, competition for the same prey during the breeding period can be ruled out. Indeed, birds target crustaceans, fish and cephalopods and do not dive deeper than 12 m (Huin 1994), whereas longliners target toothfish and seldom operate at a depth shallower than 500 m.

Implications for management and conservation

Spatio-temporal overlap between birds and fisheries — considered to reflect the incidental mortality risk faced by the birds — is a necessary precondition for interactions and/or bycatch. However, it is not necessarily a good predictor of bycatch at the local (i.e. vessel) scale (Hamel et al. 2008). Estimates of overlap enable the determination of areas of higher bycatch risk and, thus, contribute to monitoring surveys and the implementation of mitigation measures on the Heard-Kerguelen Islands shelf and the connected Antarctic shelf. For example, overlap can be used to determine 'no-take' areas for fisheries at certain stages in the breeding cycle of white-chinned petrels (Delord et al. 2010).

White-chinned petrel remains among the most common and most difficult species to protect from bycatch, due to their wide foraging range, diet and diving abilities (Delord et al. 2005, 2010, Moreno et al. 1996, 2006, Murray et al. 1993, Nel et al. 2002b, Robertson et al. 2006, Petersen, et al. 2007). The incidental mortality reported for legal longliners in the French EEZs — particularly in the Kerguelen EEZ — is the highest among in the CCAMLR statistical divisions (SC-CAMLR 2008) and, in recent years, has posed a recurrent problem (Delord et al. 2005), although, globally, the situation has improved since the early 2000s, with a decline in the bycatch of white-chinned petrels from at least 15 000 birds in 2003 to 300 in 2009 (Delord et al. 2005, 2010). Recent efforts at mitigation measures (e.g. use of bird-scaring lines, improvement of the line-sink rate, closing during specific periods) and extended dialogue between interested parties (national administrations, the fishing lobby, fishing masters and scientists) were obviously efficient in reducing bycatch (Delord et al. 2005, 2010).

Recoveries of bands in longline fisheries remain anecdotal (Barbraud et al. 2008) and do not allow estimates of fishery-induced mortality (Delord et al. 2005) and its impact on population dynamics. In addition, these recoveries only pertain to populations breeding at Crozet, where demographic studies have been carried out for the last 25 yr and for which incidental captures occurred by longline or trawl vessels of both the hake and tuna fisheries in the Benguela Current System (Weimerskirch et al. 1999, Catard et al. 2000, Ryan et al. 2002) and of the Patagonian toothfish fishery in the French EEZ of Crozet (CCAMLR Statistical Division 58.6). No data are available for the white-chinned petrel population at Kerguelen, but there is a growing body of evidence for declining populations at South Georgia and Crozet over the last few decades (Barbraud et al. 2008, 2009, Berrow et al. 2000b) and for a decline of at-sea densities in the Prydz Bay area (Woehler, 1996) and in the southern Indian Ocean (Péron et al. 2010). Nonetheless, a recent demographic study demonstrates the combined negative effects of longline fisheries and climate on the population of white-chinned petrel at Crozet (Barbraud et al. 2008).

Our results on breeding white-chinned petrels (diet and tracking analyses) indicate that overlap with legal toothfish longliners occurred, and was concentrated mainly within the French EEZ: 19% of birds co-occurred in the vicinity (within 20 km) of longliners, and 4 to 22% of chicks had ingested prey related to longline vessels (cf. Table 5). Zones located off the EEZ south/southwest of the colony could be considered at-risk as obligate corridors.

If we consider that a minimum of 19% of the studied breeding birds were attending longliners directly, a quick calculation based on the population size and breeding success of the species (Barbraud et al. 2008, 2009) suggests that as many as 56 000 breeding birds out of the 1 to 1.7 million individuals in the Kerguelen population (Barbraud et al. 2009) may have attended longliners, if birds originating from other colonies at Kerguelen have similar foraging grounds to that of our study colony. The magnitude of potential interactions we found can, therefore, explain the large number of birds attending longliners and the level of bycatch observed for the French EEZ in the early 2000s.

In addition, diet analysis for white-chinned petrels showed that interactions between breeding birds and vessels in other areas and possibly with the IUU fishery do occur. Although fishing is well-regulated under the jurisdiction of the CCAMLR (Croxall & Nicol 2004), other fishing operations in the CCAMLR area include a recently developed and large IUU fishery for Antarctic toothfish. Furthermore, the problem area has moved, particularly to the international high-seas area of BANZARE bank (Tuck et al. 2003, SCIC-CAMLR 2007, SC-CAMLR 2008). Moreover, a number of IUU vessels seem to have converted to gillnetters, shifting their efforts to high-sea areas and oceanic banks and targeting species such as toothfish, grenadiers, squid and crabs (SCIC-CAMLR 2007). For decades gillnet fisheries have been identified as one of the largest producers of bycatch (see Tasker et al. 2000 for review); this shift might therefore represent a present-day and future conservation concern for the southern high seas.

The identification of factors driving the distribution of birds and/or their prey could be used in determining areas of overlap among fisheries and species of conservation concern and in forecasting areas of likely fishery–bycatch interactions (Lewison et al. 2009). It is particularly vital to maximize the efficiency of management strategies, by identifying multispecies bycatch areas and categorizing marine important bird areas (Game et al. 2009).

CONCLUSIONS

White-chinned petrels from the Kerguelen Islands overlap with longline fisheries at a large spatial and temporal scale and co-occur at a small scale.

Similarly, the presence of fishery-related items in the diet of petrels suggests that the use of fisheries is not negligible (at least 4%, perhaps more). These results emphasize a certain amount of mismatch with regard to overlap level depending on the method of analysis used and support the combination of complementary approaches. Such analysis suggests that white-chinned petrels and fisheries occupy the same overall zone, but only a small percentage of the population is likely to interact with fisheries within the area. However, even if the birds attending longliners represent a small proportion of the Kerguelen population, since the population is huge, this small proportion represents 10s of 1000s of birds at risk. Consequently, management authorities should maintain and implement strict mitigation measures to further reduce bycatch.

Acknowledgements. The work was supported by the Syndicat des Armements Réunionnais de Palangriers Congélateurs (SARPC), by the French Southern Territories (TAAF), by the French Polar Institute (IPEV: program No. 109), by ANR 07 Biodiv 'Glides' and by the Prince Albert II de Monaco Foundation. The field study was approved by the IPEV's ethics committee. The authors thank C. Trouvé for her help in analysis of dietary samples. We thank all participants in the fieldwork, especially Y. Charbonnier, A. Jacquet, J. Nezan, M. Nevoux, J.-B. Pons, and J.-B. Thiebot. We thank A. Martin, who assists in development and management of the PECHEKER database at the Département des Milieux et Peuplements Aquatiques of MNHN. We are indebted to C. Barbraud for statistical analysis. We acknowledge A. Goarant and D. Pinaud for developing the different spatial functions (RICARD), and D. Besson for data management. We also thank M. Louzao for helpful discussions from which this paper benefited greatly. Some of the data used within the present paper were obtained from the Australian Antarctic Data Centre (IDN Node AMD/AU), a part of the Australian Antarctic Division (Commonwealth of Australia). These data are described in the metadata record 'CCAMLR Statistical Reporting Subareas GIS Dataset' (by D. Smith & E. Appleyard [2002, updated 2009: Australian Antarctic Data Centre—CAASM Metadata, available at http://data.aad. gov.au/aadc/ metadata/]). We also thank D. Ramm at the CCAMLR Secretariat for assisting with the provision of the fishery data from Divisions 58.4.1, 58.4.2, 58.4.3a and 58.4.3b, and all data owners for their permission to use the data, in accordance with the Rules for Access and Use CCAMLR Data. We thank Drs D. Welsford and G. Robertson form the Australian Antarctic Division for information and comments on fishery practices in the Australian Exclusive Economic Zone of McDonald and Heard Islands. We thank 3 anonymous referees for useful comments on the manuscript.

LITERATURE CITED

Afanasyev V (2004) A miniature daylight level and activity data recorder for tracking animals over long periods. Mem Natl Inst Polar Res 58:227–233

Baker AdC, Boden BP, Brinton E (1990) A practical guide to the euphausiids of the world. Natural History Museum Publications, London

Barbraud C, Marteau C, Ridoux V, Delord K, Weimerskirch H (2008) Demographic response of a population of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* to climate and longline fishery bycatch. J Appl Ecol 45:1460–1467

Barbraud C, Delord K, Marteau C, Weimerskirch H (2009) Estimates of population size of white-chinned petrels and grey petrels at Kerguelen Islands and sensitivity to fisheries. Anim Conserv 12:258–265

Barnes KN, Ryan PG, Boix-Hinzen C (1997) The impact of the hake *Merluccius* spp. longline fishery off South Africa on procellariiform seabirds. Biol Conserv 82:227–234

Bartumeus F, Giuggioli L, Louzao M, Bretagnolle V, Oro D, Levin SA (2010) Fishery discards impact on seabird movement patterns at regional scales. Curr Biol 20:215–222

Berrow SD, Croxall JP (1999) The diet of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis*, Linnaeus 1758, in years of contrasting prey availability at South Georgia. Antarct Sci 11:283–292

Berrow SD, Wood AG, Prince PA (2000a) Foraging location and range of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* breeding in the South Atlantic. J Avian Biol 31: 303–311

Berrow SD, Croxall JP, Grant SD (2000b) Status of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* Linnaeus 1758, at Bird Island, South Georgia. Antarct Sci 12:399–405

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. BirdLife International, Cambridge

Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretical approach, 2nd edn. Springer-Verlag, New York, NY

Calenge C (2006) The package "adehabitat" for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. Ecol Model 197:516–519

Catard A, Weimerskirch H, Cherel Y (2000) Exploitation of distant Antarctic waters and close shelf-break waters by white-chinned petrels rearing chicks. Mar Ecol Prog Ser 194:249–261

Cherel Y, Klages N (1998) A review of the food of albatrosses. In: Robertson GG, Gales R (eds) Albatross biology and conservation. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, p 113–136

Cherel Y, Weimerskirch H, Duhamel G (1996) Interactions between longline vessels and seabirds in Kerguelen waters and a method to reduce seabird mortality. Biol Conserv 75:63–70

Cherel Y, Weimerskirch H, Trouvé C (2000) Food and feeding ecology of the neritic-slope forager black-browed albatross and its relationships with commercial fisheries in Kerguelen waters. Mar Ecol Prog Ser 207:183–199

Cherel Y, Weimerskirch H, Trouvé C (2002) Dietary evidence for spatial foraging segregation in sympatric albatrosses (*Diomedea* spp.) rearing chicks at Iles Nuageuses, Kerguelen. Mar Biol 141:1117–1129

Cohen DM, Inada T, Iwamoto T, Scialabba N (1990) Gadiform fishes of the world. FAO Species Catalogue 125(10), FAO, Rome

Connan M, Cherel Y, Mabille G, Mayzaud P (2007) Trophic relationships of white-chinned petrels from Crozet Islands: combined stomach oil and conventional dietary analyses. Mar Biol 152:95–107

Cooper J, Fourie A, Klages NTW (1992) The diet of the white-chinned petrel *Procellaria aequinoctialis* at sub-Antarctic Marion Island. Mar Ornithol 20:17–24

Copello S, Quintana F (2009) Spatio-temporal overlap between the at-sea distribution of southern giant petrels and fisheries at the Patagonian Shelf. Polar Biol 32:1211–1220

Croxall JP, Gales R (1998) An assessment of the conservation status of albatrosses. In: Robertson GG, Gales R (eds) Albatross biology and conservation. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, p 45–65

Croxall JP, Nicol S (2004) Management of Southern Ocean resources: global forces and future sustainability. Antarct Sci 16:569–584

Cuthbert R, Hilton G, Ryan PG, Tuck GN (2005) At-sea distribution of breeding Tristan albatrosses *Diomedea dabbena* and potential interactions with pelagic longline fishing in the South Atlantic Ocean. Biol Conserv 121:345–355

Delord K, Gasco N, Weimerskirch H, Barbraud C (2005) Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islands, 2001–2003. CCAMLR Sci 12:53–80

Delord K, Gasco N, Barbraud C, Weimerskirch H (2010) Multivariate effects on seabird bycatch in the legal Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islands. Polar Biol 33:367–378

Duhamel G, Gasco N, Davaine P (2005) Poissons des Iles Kerguelen et Crozet. Guide régional de l'océan Austral. Patrimoines naturels, Vol 63. Muséum National d'Histoire Naturel, Paris

ESRI (1999–2006) ArcView GIS ver 9.2. ESRI, Redlands, CA

Fagan WF, Lutscher F, Schneider K (2007) Population and community consequences of spatial subsidies derived from central-place foraging. Am Nat 170:902–915

Fieberg J, Kochanny CO (2005) Quantifying home-range overlap: the importance of the utilization distribution. J Wildl Manag 69:1346–1359

Fischer KN, Suryan RM, Roby DD, Balogh GR (2009) Post-breeding season distribution of black-footed and Laysan albatrosses satellite-tagged in Alaska: inter-specific differences in spatial overlap with North Pacific fisheries. Biol Conserv 142:751–760

Freeman AND, Wilson KJ, Nicholls DG (2001) Westland petrels and the Hoki fishery: determining co-occurrence using satellite telemetry. Emu 101:47–56

Freitas C, Lydersen C, Fedak MA, Kovacs KM (2008) A simple new algorithm to filter marine mammal Argos locations. Mar Mamm Sci 24:315–325

Furness RW (2003) Impacts of fisheries on seabird communities. Sci Mar 67:33–45

Game ET, Grantham HS, Hobday AJ, Pressey RL and others (2009) Pelagic protected areas: the missing dimension in ocean conservation. Trends Ecol Evol 24:360–369

Garthe S (1997) Influence of hydrography, fishing activity, and colony location on summer seabird distribution in the south-eastern North Sea. ICES J Mar Sci 54:566–577

Gon O, Heemstra PC (1990) Fishes of the Southern Ocean. JLB Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown

González-Zevallos D, Yorio P (2006) Seabird use of discards and incidental captures at the Argentine hake trawl fishery in the Golfo San Jorge, Argentina. Mar Ecol Prog Ser 316:175–183

Hamel NJ, Parrish JK, Laake J (2008) Linking colonies to fisheries: spatio-temporal overlap between common murres (*Uria aalge*) from Tatoosh Island and coastal gillnet fisheries in the Pacific Northwest, USA. Biol Conserv 141: 3101–3115

Huin N (1994) Diving depths of white-chinned petrels. Condor 96:1111–1113

IUCN (International Union for Conservation of Nature) (2009) IUCN Red List of threatened species, Ver 2009.1. Available at: www.iucnredlist.org (accessed on 27 August 2010)

Jackson S (1988) Diets of the white-chinned petrel and sooty shearwater in the southern Benguela region, South Africa. Condor 90:20–28

Jackson S (1992) Do seabird gut sizes and mean retention times reflect adaptation to diet and foraging method? Physiol Zool 65:674–697

Kernohan BJ, Gitzen RA, Millspaugh JJ (2001) Analysis of animal space use and movements. In: Millspaugh JJ, Marzluff JM (eds) Radio tracking and animal populations. Academic Press, San Diego, CA, p 125–166

Lewison RL, Crowder LB, Read AJ, Freeman SA (2004) Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. Trends Ecol Evol 19:598–604

Lewison RL, Soykan CU, Franklin J (2009) Mapping the bycatch seascape: multispecies and multi-scale spatial patterns of fisheries bycatch. Ecol Appl 19:920–930

Matthiopoulos J (2003) The use of space by animals as a function of accessibility and preference. Ecol Model 159: 239–268

Moreno CA, Rubilar PS, Marschoff E, Benzaquen L (1996) Factors affecting the incidental mortality of seabirds in the *Dissostichus eleginoides* in the Southwest Atlantic (subarea 48.3, 1995 season). CCAMLR Sci 3:79–91

Moreno CA, Arata J, Rubilar PS, Hucke-Gaete R, Robertson GG (2006) Artisanal longline fisheries in southern Chile: lessons to be learned to avoid incidental seabird mortality. Biol Conserv 127:27–36

Murray TE, Bartle JA, Kalish SR, Taylor PR (1993) Incidental capture of seabirds by Japanese southern bluefin tuna longline vessels in New Zealand waters, 1988–1992. Bird Conserv Int 3:181–210

Nel D, Ryan PG, Nel JL, Klages NTW, Wilson RP, Robertson GG, Tuck GN (2002a) Foraging interactions between wandering albatrosses *Diomedea exulans* breeding on Marion Island and long-line fisheries in the southern Indian Ocean. Ibis 144:E141–E154

Nel DC, Ryan PG, Watkins BP (2002b) Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around the Prince Edward Islands, 1996–2000. Antarct Sci 14: 151–161

Nel DC, Taylor FE, Ryan PG, Cooper J (2003) Population dynamics of the wandering albatross *Diomedea exulans* at Marion Island: longline fishing and environmental influences. Afr J Mar Sci 25:503–517

Péron C, Authier M, Barbraud C, Delord K, Besson D, Weimerskirch H (2010) Inter-decadal changes in at-sea distribution and abundance of subantarctic seabirds along a latitudinal gradient in the Southern Indian Ocean. Glob Change Biol 16:1895–1909

Petersen SL, Honig MB, Nel D (2007) The impact of longline fisheries on seabirds in the Benguela Current Large Marine Ecosystem. In: Petersen S, Nel D, Omardien A (eds) Towards an ecosystem approach to longline fisheries in the Benguela: an assessment of impacts on seabirds, sea turtles and sharks. WWF South Africa Report Series—2007/Marine/001. WWF-SA, Die Boord, p 9–31

Petersen SL, Phillips R, Ryan PG, Underhill LG (2008) Albatross overlap with fisheries in the Benguela Upwelling System: implications for conservation and management. Endang Species Res 5:117–127

Phillips R, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V (2006) Year-round distribution of white-chinned petrels from South Georgia: relationships with oceanography and fisheries. Biol Conserv 129:336–347

Pinaud D, Weimerskirch H (2007) At-sea distribution and scale-dependent foraging behaviour of petrels and albatrosses: a comparative study. J Anim Ecol 76:9–19

R Development Core Team (2008) R: a language for environment and statistical computing. R Project for Statistical Computing, Vienna. Available at: www.r-project.org

Richoux NB, Jaquemet S, Bonnevie BT, Cherel Y, McQuaid CD (2010) Trophic ecology of grey-headed albatrosses from Marion Island, Southern Ocean: insights from stomach contents and diet tracers. Mar Biol 157:1755–1766

Ridoux V (1994) The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet Islands. Mar Ornithol 22:76–82

Robertson GG, Gales R (1998) Albatross biology and conservation. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton

Robertson GG, McNeill M, Smith NW, Wienecke BC, Candy S, Olivier F (2006) Fast sinking (integrated weight) longlines reduce mortality of white-chinned petrels (*Procellaria aequinoctialis*) and sooty shearwaters (*Puffinus griseus*) in demersal longline fisheries. Biol Conserv 132: 458–471

Ryan PG, Keith DG, Kroese M (2002) Seabird bycatch by tuna longline fisheries off southern Africa, 1998–2000. S Afr J Mar Sci 24:103–110

SAS Institute (1998–2001) SAS language guide for personal computers, Release 8.2. SAS Institute, Cary, NC

SC-CAMLR (Scientific Committee for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources) (2008) Report of the 27th meeting of the scientific committee. CCAMLR, Hobart

SCIC-CAMLR (Standing Committee on Implementation and Compliance for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources) (2007) Report of the 26th meeting of the scientific committee. CCAMLR, Hobart

Seaman DE, Powell RA (1998) Kernel home range estimation program (kernelhr). Available at: ftp://ftp.im.nbs.gov/pub/software/CSE/wsb2695/KERNELHR.ZIP

Smale MJ, Watson G, Hecht T (1995) Otolith atlas of southern African marine fishes. Ichthyological monographs, Vol 1. JBL Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown

Sullivan BJ, Reid T, Bugoni L (2006) Seabird mortality on factory trawlers in the Falkland Islands and beyond. Biol Conserv 131:495–504

Tasker ML, Camphuysen CJ, Cooper J, Garthe S, Montevecchi WA, Blaber SJ (2000) The impacts of fishing on marine birds. ICES J Mar Sci 57:531–547

Thalmann S, Baker GB, Hindell MA, Tuck GN (2009) Longline fisheries and foraging distribution of flesh-footed shearwaters in eastern Australia. J Wildl Manag 73: 399–406

Trebilco R, Gales R, Baker B, Terauds A, Sumner MD (2008) At sea movement of Macquarie Island giant petrels: relationships with marine protected areas and regional fisheries management organisations. Biol Conserv 141: 2942–2959

Tuck GN, Polacheck T, Croxall JP, Weimerskirch H (2001) Modelling the impact of fishery by-catches on albatross populations. J Appl Ecol 38:1182–1196

Tuck GN, Polacheck T, Bulman CM (2003) Spatio-temporal trends of longline fishing effort in the Southern Ocean and implications for seabird bycatch. Biol Conserv 114:1–27

Votier SC, Furness RW, Bearhop S, Crane JE and others (2004) Changes in fisheries discard rates and seabird communities. Nature 427:727–730

Votier SC, Bearhop S, Witt MJ, Inger R, Thompson DR, Newton J (2010) Individual responses of seabirds to commercial fisheries revealed using GPS tracking, stable isotopes and vessel monitoring systems. J Appl Ecol 47:487–497

Watkins BP, Petersen SL, Ryan PG (2008) Interactions between seabirds and deep-water hake trawl gear: an assessment of impacts in South African waters. Anim Conserv 11:247–254

Weimerskirch H (1998) Foraging strategies of southern albatrosses and their relationship with fisheries. In: Robertson GG, Gales R (eds) Albatross biology and conservation. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, p 168–179

Weimerskirch H, Brothers N, Jouventin P (1997) Population dynamics of wandering albatross *Diomedea exulans* and Amsterdam albatross *D. amsterdamensis* in the Indian Ocean and their relationship with long-line fisheries: conservation implications. Biol Conserv 79:257–270

Weimerskirch H, Catard A, Prince PA, Cherel Y, Croxall JP (1999) Foraging white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* at risk: from the tropics to Antarctica. Biol Conserv 87:273–275

Weimerskirch H, Capdeville D, Duhamel G (2000) Factors affecting the number and mortality of seabirds attending trawlers and long-liners in the Kerguelen area. Polar Biol 23:236–249

White GC, Garrott RA (1990) Analysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press, San Diego, CA

Wilson RP (1984) An improved stomach pump for penguins and other seabirds. J Field Ornithol 55:109–112

Woehler EJ (1996) Concurrent decreases in five species of Southern Ocean seabirds in Prydz Bay. Polar Biol 16: 379–382

Wood AG, Naef-Daenzer B, Prince PA, Croxall JP (2000) Quantifying habitat use in satellite-tracked pelagic seabirds: application of kernel estimation to albatross locations. J Avian Biol 31:278–286

Worton BJ (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. Ecology 70: 164–168

Xavier JC, Cherel Y (2009) Cephalopod beak guide for the Southern Ocean. British Antarctic Survey, Cambridge

Table A1. *Procellaria aequinoctialis*. Summary of the toothfish longline fishery during bird tracking in 2006 and 2008. CCAMLR: Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources; EEZ: Exclusive Economic Zone; BANZARE: British Australian and New Zealand Antarctic Research Expedition

No. of vessels	CCAMLR statistical division	Sector	Fishing effort (no. of hooks set)	No. of sets	Mean (range) duration of fishing trip (d)
2006					
5	58.4.1	Wilkes land	1 862 826	198	16 (1–33)
3	58.4.2	Prydz Bay	659 435	94	11 (6–16)
4	58.4.3b	BANZARE bank	1 361 725	96	13 (1–32)
6	58.5.1	French EEZ[a]	2 567 793	287	18 (16–22)
0	58.5.2	Australian EEZ[b]	0	0	_
2008					
6	58.4.1	Wilkes land	2 178 176	268	18 (4–33)
1	58.4.2	Prydz Bay	388 500	33	17 (17)
2	58.4.3b	BANZARE bank	589 800	108	19 (9–29)
6	58.5.1	French EEZ[a]	3 199 438	346	22 (19–23)
0	58.5.2	Australian EEZ[b]	0	0	_

[a]EEZ of Kerguelen
[b]Australian EEZ longline season from April to September each year

Table A2. *Procellaria aequinoctialis*. Cephalopod diet (both accumulated upper and lower beaks) identified from stomach contents of white-chinned petrels during chick rearing at the Kerguelen Islands (total for all 55 samples pooled)

Species	Number of items (n)	(%)
Ommastrephidae		
Todarodes sp.	28	11.3
Onychoteuthidae		
Moroteuthis knipovitchi	4	1.6
Moroteuthis sp. B (Imber)	2	0.8
Kondakovia longimana	9	3.6
Psychroteuthidae		
Psychroteuthis glacialis	1	0.4
Brachioteuthidae		
Slosarczykovia circumantarctica	127	51.2
Gonatidae		
Gonatus antarcticus	24	9.7
Histioteuthidae		
Histioteuthis eltaninae	15	6.0
Histioteuthis macrohista	1	0.4
Neoteuthidae		
Alluroteuthis antarcticus	1	0.4
Mastigoteuthidae		
Mastigoteuthis psychrophila	9	3.6
Batoteuthidae		
Batoteuthis skolops	6	2.4
Cranchiidae		
Galiteuthis glacialis	11	4.4
T aonius sp. B (Voss)	9	3.6
Octopodidae		
Octopodidae sp.	1	0.4
Total	248	100.0
Unidentifiable beaks (eroded)	95	

Editorial responsibility: Rory Wilson, Swansea, UK

Submitted: April 21, 2010; Accepted: August 19, 2010
Proofs received from author(s): October 20, 2010

Impact des changements climatiques et distribution spatiale des oiseaux marins

D'après le dernier rapport du Groupe Intergouvernemental d'Experts sur l'Evolution du Climat (GIEC), la réalité d'un réchauffement majeur du climat est sans équivoque. Ce travail de thèse a consisté à dresser un bilan des changements climatiques passés et récents dans l'océan Austral et à évaluer si l'impact de ces changements sur la distribution spatiale des oiseaux marins était déjà détectable et/ou prévisible.
Grâce aux données historiques d'observation en mer par bateau sur 12 espèces d'oiseaux marins, nous avons mis en évidence une diminution d'abondance chez trois espèces et des changements de distribution contrastés entre les années 1980 et 2000. Ces espèces ont la particularité d'exploiter les eaux subtropicales où le réchauffement a été plus intense pendant cette période.
Les suivis télémétriques apportent des informations précieuses sur la variabilité spatio-temporelle de la distribution des zones d'alimentation. Les modèles d'habitat nous ont permis de (1) caractériser les habitats exploités d'un point de vue océanographique, (2) comprendre la réponse des oiseaux aux variations saisonnières et interannuelles du climat, et enfin (3) prédire la distribution future des habitats favorables en utilisant les projections climatiques du GIEC. Les deux espèces étudiées ciblent des zones productives où les ressources sont prédictibles dans le temps et l'espace. Les variations saisonnières de la distribution du pétrel à menton blanc (*Procellaria aequinoctialis*) de Kerguelen sont principalement gouvernées par la dynamique de la glace de mer alors que les manchots royaux (*Aptenodytes Patagonicus*) de Crozet sont étroitement liés au front polaire. Ces structures océanographiques, forcées par la température, gouvernent la distribution et l'abondance des ressources disponibles pour les prédateurs. Le réchauffement de 1 à 3°C prédit par les modèles climatiques pourrait donc avoir des conséquences importantes sur la disponibilité des proies. Ainsi, nos modèles d'habitat prédictifs ont révélé un déplacement de 300 km vers le sud des zones d'alimentation du manchot royal d'ici la fin du 21ème siècle. Un tel changement serait bien au-delà des capacités de recherche alimentaire actuelles des manchots. Malgré les incertitudes liées aux modèles et aux réponses des niveaux trophiques inférieurs, nos résultats suggèrent une forte pression de sélection sur les stratégies d'approvisionnement des oiseaux marins dans les années à venir.

Mots clés : oiseaux marins, océan Austral, distribution, stratégie alimentaire, modèle d'habitat, réchauffement, scénario climatique futur, GIEC, adaptation.

Impact of climate changes and seabird spatial distribution

According to the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), accelerated global warming is now non-equivocal. The aim of this PhD thesis was to assess past and recent climate changes in the Austral ocean and evaluate whether impact of these changes on seabirds spatial distribution was already discernible and/or predictible.
Using historical vessel-based surveys data on 12 seabirds species, we documented a decrease in abundance of three species and found distinct changes in distribution between the 1980s and the 2000s. The distributional range of these species extended into subtropical waters where warming has been more pronounced.
Tracking data provide crucial information on spatio-temporal variability of foraging habitats. We developped habitat models to (1) caracterize oceanographic conditions of foraging habitats, (2) understand species responses to seasonal and interannual climate variations, and finally (3) predict the future distribution of favourable habitats using IPCC's climatic projections. The two species investigated target productive zones where resources availability is predictable in space and time. Seasonal variations of the distribution of white-chinned petrels (*Procellaria aequinoctialis*) from Kerguelen are mainly driven by sea-ice dynamic whereas king penguins (*Aptenodytes Patagonicus*) from Crozet are tightly associated with the polar front. These oceanographic features, forced by temperature, drive the abundance and distribution of marine resources available to predators. Consequently, the 1 to 3°C warming predicted by the IPCC could have major consequences on prey availability in the future. Our predictive models revealed a southward shift of 300 km of king penguin's foraging zones by the end of the 21st century. Such a shift is likely to be beyond penguins' foraging abilities. Despite the uncertainties of models and responses of the lower trophic levels, our results suggest a strong selection pressure on foraging strategies in the future.

Keywords : seabirds, Austral ocean, distribution, foraging strategy, habitat modelling, global warming, future climate scenario, IPCC, adaptation