



Influence de la variabilité climatique, de l'abondance de proies, de la densité-dépendance et de l'hétérogénéité individuelle chez des prédateurs supérieurs longévifs : de l'individu à la population

Nathan Pacoureau

► To cite this version:

Nathan Pacoureau. Influence de la variabilité climatique, de l'abondance de proies, de la densité-dépendance et de l'hétérogénéité individuelle chez des prédateurs supérieurs longévifs : de l'individu à la population. Ecologie, Environnement. Université de La Rochelle, 2018. Français. NNT : 2018LAROS026 . tel-02125078

HAL Id: tel-02125078

<https://theses.hal.science/tel-02125078>

Submitted on 18 Nov 2019

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.

UNIVERSITE DE LA ROCHELLE - ECOLE DOCTORALE EUCLIDE

Thèse pour l'obtention du diplôme de doctorat

Spécialité : Biologie de l'environnement, des populations, écologie

présentée par :

Nathan Pacoureau

Influence de la variabilité climatique, de l'abondance de proies, de la
densité-dépendance et de l'hétérogénéité individuelle chez des
prédateurs supérieurs longévifs : de l'individu à la population



Réalisée au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS

Sous la direction de Christophe Barbraud

Soutenue le 26 octobre 2018

JURY :

Rapporteur	Anne LOISON
Rapporteur	Daniel ORO
Examineur	Aurélien BESNARD
Examineur	Marie NEVOUX
Examineur	Guillaume PÉRON
Membre invité	Christophe BONENFANT
Superviseur	Christophe BARBRAUD

MAY YOUR HEART ALWAYS BE JOYFUL
MAY YOUR SONG ALWAYS BE SUNG
AND MAY YOU STAY
FOREVER YOUNG

Bob Dylan. "Forever Young"

A ma famille,

Remerciements

Un doctorat, c'est plus qu'un travail personnel. C'est le fruit de collaborations, d'échanges (plus ou moins scientifiques) et de nombreuses rencontres. Même si la thèse est en mon nom, je tiens à remercier les nombreuses personnes sans qui ce manuscrit n'aurait surement pas abouti à ce qu'il est aujourd'hui.

Je tiens en premier lieu à remercier Christophe Barbraud qui a eu la double peine de m'avoir sous sa supervision pour mon Master 2 et pour ce doctorat. Un grand merci à toi pour m'avoir fait entrer dans le monde de la recherche et de m'avoir donné l'opportunité de continuer dans cette voie. J'ai pu énormément apprendre sous ta supervision et tes conseils m'ont vraiment été d'une grande aide tout au long de ce doctorat. Je te remercie d'avoir aussi répondu présent dans les moments où j'en avais besoin. Merci de m'avoir confié ce jeu de données intouché auparavant et de m'avoir donné la chance de gérer ma propre expérience de terrain en Antarctique.

Je remercie les 6 membres du jury d'avoir accepté de juger mon travail (et d'être venu jusqu'à ce petit endroit perdu dans la forêt de Chizé). Je suis persuadé que la diversité des avis que j'ai pu recueillir de ces 6 experts dans leurs domaines va m'aider et m'aide actuellement à perfectionner mon travail.

Trois autres personnes m'ont beaucoup apporté, en connaissance et en aide, pendant ce doctorat. Premièrement, Karine Delord pour m'avoir apporté sa lanterne dans les méandres inextricables des archives du CNRS pour comprendre et corriger de nombreuses décennies de données sur plusieurs district (ah ça oui j'en ai ouvert des boîtes d'archives). Matthieu Authier, merci à toi pour m'avoir consacré du temps pour m'initier aux statistiques bayésiennes. Merci à Stéphanie Jenouvrier pour m'avoir accueilli outre atlantique pour une super collaboration !

Je tiens aussi à remercier un second Christophe, Guinet, pour la direction du labo et surtout pour avoir aussi encadré mon stage de Master 2. Tes connaissances scientifiques, et plus précisément sur les mammifères marins, et ton bureau rempli de magnifiques photos, de balises et de crânes et dents de mammifères marins en tout genre ont surement influencé mon choix de continuer dans cette branche.

J'en profite ici pour remercier aussi l'ensemble des personnes qui font tourner le labo, l'administration, le restaurant, l'atelier... et les personnes de l'Université de La Rochelle.

Merci aussi à tous ceux qui permettent ces recherches, à savoir les volontaires services civiques de l'IPEV dans les Terres Australes et Antarctique Françaises, aux divers

campagnards d'été et personnels techniques, et Dominique Besson pour la gestion de ce des données à Chizé.

Je tiens aussi à remercier tous ceux que j'ai eu la chance de côtoyer et de rencontrer pendant ces 3 années, pour tous les bons moments partagés avec vous, votre soutien pendant les périodes plus difficiles, et pour tout ce que vous m'avez apporté. Je ne connais pas la moitié d'entre vous à moitié autant que je le voudrais et malheureusement je ne me rappelle les noms de moins que la moitié d'entre vous à moitié aussi bien que vous le méritez.

Chizé c'est bien paumé, mais y'a quand même du monde qui passe. Merci à tous les Chizéens et Chizéennes pour cette tranche de vie dans les différents colocs et au labo: Jay-Jay, Flo', Tim, Yves, Rémy, Gae-Gae la recale, Peter Wheatwine, Hélo buibui, Chloé, Fantho, Amo, Loucas Tolles, Stophe, Dragan, Loriane, Joffrey, Baptiste, Elie, Rui, MJ, Dimitri, Ryan et Karine, Manue, Kaka, Jojo, Erika, Sophie, Juliette, Léa, Anaïs, Sam et Tom... et encore plus méritent leurs noms ici et je suis persuadé qu'ils se reconnaîtront.

Merci aux crew de Nantes : Banbur, Rossi, David, Chato, Simon, Manu, Axel, Quentin, Mini-Jauffrineau, Pinel ... et aux potes de LR (notamment Simon et sa trompette).

Merci au gars de la TA66 de m'avoir accueilli dès mon premier jour (spécialement Cornec et Benji). Ju, frérot, merci de m'avoir formé à la capture des skuas et phoques ! Merci aussi à ceux de la TA67 et campagnards d'été avec qui j'ai passé de très bons moments (notamment So, Kéké, Coco, Charlie, et les 3 autres Tortues Ninja qui se reconnaîtront). Je ne remercie pas T99 et Lo2, le couple de skuas qui m'accueillait tous les matins en m'attaquant à la sortie de Biomar.

Mes derniers remerciements sont pour Candice et tous les magnifiques moments passés et à venir avec toi, et pour ma famille qui sera toujours à mes côtés, mes parents, mon frère et ma sœur, à qui je dois tout, à ma grand-mère et mon grand-père.

A vous tous, merci

Nathan

Liste des publications :

➤ Publié

Pacoureaux N., Authier M., Delord K., Barbraud C. (2018) Population response of an apex Antarctic consumer to its prey and climate fluctuations. *Oecologia* 1-13.

➤ Soumis et en révision

Pacoureaux N., Delord K., Jenouvrier S., Barbraud C. (*in revision*) Demographic and population responses of an apex predator to climate and its prey: a long-term study of south polar skuas. *Ecological Monographs*

Gaget E. and **Pacoureaux N.**, Barbraud C. (*in revision*) Prey remains of Brown skua corroborate with long-term decline in burrow occupancy of blue petrels and thin-billed prions at Mayes Island, Kerguelen. *Polar Biology*

➤ En préparation

Pacoureaux N., Delord K., Jenouvrier S., Barbraud C. (*in prep*) Within and between population differences in life history traits shed light on bet-hedging responses to environmental variability.

Pacoureaux N., Phillips R.A., Hughes K.A., Delord K., Barbraud C. (*in prep*) Divergent demographic strategies of top predators in two contrasted biomes.

➤ Publié en lien avec le sujet

Pacoureaux N., Authier M., Delord K., Guinet C., Barbraud C. (2017) Early-life density-dependence effects on growth and survival in subantarctic fur seals. *Population Ecology*, 59(2), 139-155

Liste des communications orales :

Pacoureaux N., Authier M., Delord K., Guinet C., Barbraud C. Early-life density-dependence effects on growth and survival in subantarctic fur seals (in french). Reasearch group Ecology & Statistics, Montpellier – 2016

Pacoureaux N., Authier M., Delord K., Barbraud C. Population regulation in an Antarctic top predator (in french). French Scientific Committee on Antarctic Research, Paris – 2017

Pacoureaux N., Authier M., Delord K., Barbraud C. Demography, density-dependence and climate influences in predator-prey systems. International Long Term Ecological Research Network & Zones Ateliers & Critical Zone observatory Networks Joint conference, Nantes – 2017

Pacoureaux N., Authier M., Delord K., Barbraud C. Population drivers of an Antarctic top predator. 13th Ecology & Behaviour Conference, Chizé – 2017

Pacoureaux N., Delord K., Barbraud C. Demographic responses of an apex predator to prey and climate variations (in french). French Scientific Committee on Antarctic Research, Strasbourg – 2018

Pacoureaux N., Authier M., Delord K., Guinet C., Barbraud C. Demography, density-dependence and climate influences in predator-prey systems: from individual to population level (in french). Tour du Valat, Camargue – 2018

Pacoureaux N., Delord K., Barbraud C. Demographic responses of an apex predator to climate and its prey: a long-term study of south polar skuas. 14th International Seabird Group Conference, Liverpool –2018 + conference travel grant

Liste des posters :

Pacoureaux N., Authier M., Delord K., Barbraud C. Density-dependence in an apex Antarctic predator population. La Rochelle University – 2017

Pacoureaux N., Delord K., Barbraud C. Demographic responses of an apex predator to climate and its prey. From individuals to population: a long-term study of south polar skuas. POLAR2018, Davos, Switzerland – 2018

Participation à des workshops:

Bayesian Integrated population modeling (IPM) using JAGS (1 week). Schaub M. and Kéry M. Centre for Biodiversity Dynamics, NTNU, Trondheim, Norway – 2017

Modelling Individual Histories with State Uncertainty (1 week). Gimenez O., Pradel R. and Choquet R. Center for Functional and Evolutionary Ecology, Montpellier – 2016

Organisation d'une conférence:

13th Ecology & Behaviour Conference pour jeunes scientifiques. Chizé – 2017

Table des matières

AVANT-PROPOS	1
INTRODUCTION	4
1. La variation des traits d’histoire de vie : des espèces aux individus.....	5
1.1. Variations entre espèces	5
1.1.1. Stratégie d’histoire de vie : Une histoire de compromis	5
1.1.2. Vers un continuum de stratégies	7
1.2. Variations entre populations.....	10
1.2.1. Continuité espèce-population : de l’importance des pressions	10
1.2.2. Canalisation des traits d’histoire de vie	11
1.3. Niveau individuel : structuration d’une population	12
1.3.1. L’inévitable contrainte de l’âge	13
1.3.1.1. Différence intra-individuelle.....	13
1.3.1.2. Différence inter-individuelle	14
1.3.1.3. Sensibilité âge dépendante	16
1.3.1.4. Âge vs état	16
1.3.2. Différence entre sexe.....	16
1.3.3. Stratégies individuelles	17
1.3.4. Hétérogénéité individuelle	19
1.3.4.1. Hétérogénéité dynamique et stochasticité	19
1.3.4.2. Hétérogénéité fixe et qualité	20
1.3.4.3. Hétérogénéité fixe vs dynamique	21
2. L’environnement comme source de variation	21
2.1. Types de variabilités environnementales	23
2.1.1. Environnement périodique.....	23
2.1.2. Environnement stochastique	24
2.2. Changement climatique	25
2.2.1. Constat et effets	25
2.2.2. L’hétérogénéité des milieux face aux changements climatiques	30
3. Densité-dépendance	32
3.1. Densité dépendance négative	34
3.2. Densité dépendance positive ou « effet Allee ».....	36
4. Contexte et enjeu de la thèse.....	37
CHAPITRE 1: SITES, ESPECES D’ETUDES ET METHODES GENERALES	43
1. Les labbes (Ordre Charadriiformes Famille <i>Stercorariidae</i> Sous-famille <i>Stercorariinae</i>).....	44
2. Espèces étudiées : labbe de McCormick et labbe subantarctique.....	45
2.1. Cycle de vie.....	48
2.2. Le labbe de McCormick à Pointe Géologie, Antarctique	51
2.3. Le labbe subantarctique à Kerguelen	54
3. Protocole de suivi à long-terme et gestion des données	56
4. Méthodes d’analyses des séries temporelles	58
4.1. Modélisation de la dynamique des populations	58
4.1.1. Utilisation de séries temporelles de comptage	58
4.1.2. Modèles matriciels (de type Leslie)	60
4.2. Modélisation des histoires de vie des individus: les modèles de capture-marquage-recapture ..	62
CHAPITRE 2: POPULATION RESPONSE OF AN APEX ANTARCTIC CONSUMER TO ITS PREY AND CLIMATE FLUCTUATIONS	64
1. Introduction.....	66
2. Material and methods.....	69
2.1. Study species	69

2.2.	Field methodology	69
2.3.	Modeling population dynamics	70
2.4.	Covariates	72
3.	Results	73
3.1.	Evidence for density-dependence and influence of environment and prey	73
3.2.	Relationships between covariates and population dynamics	74
4.	Discussion	75
4.1.	Effect of sea ice concentration	76
4.2.	Direct effect of prey.....	77
4.3.	Temperature effect	78
4.4.	Density-dependence.....	79
4.5.	South polar skua population dynamics	80
4.6.	Methodological considerations	81
5.	Conclusion	81
	Data accessibility and Code	82
	Acknowledgements	82
	Author contribution statement	82
	CHAPITRE 3: DEMOGRAPHIC AND POPULATION RESPONSES OF AN APEX PREDATOR TO CLIMATE AND ITS PREY: A LONG-TERM STUDY OF SOUTH POLAR SKUAS	83
1.	Introduction	86
1.1.	Hypotheses and predictions	88
2.	Methods	89
2.1.	Study species	90
2.2.	Longitudinal data sets.....	90
2.3.	A capture-recapture model to estimate the vital rates.....	91
2.4.	Estimating the variances of age-specific vital rates.....	92
2.5.	Testing for a differential impact of environmental, prey and density variations with age	93
2.6.	The environment-dependent structured population model.....	94
3.	Results	95
3.1.	Age-specific demographic patterns and temporal trends (Prediction 1)	95
3.2.	Temporal variances (Prediction 2).....	96
3.3.	Effects of density, climate and prey conditions (Prediction 3 and 4).....	97
3.4.	Population prediction	100
4.	Discussion	102
4.1.	Early life versus adult life-history traits (Prediction 1)	102
4.2.	Temporal variance in life-history traits (Prediction 2).....	103
4.3.	Age-specific impact of environmental and prey covariates (Prediction 3)	104
4.4.	Density-dependence (Prediction 4).....	105
4.5.	From individual to population level.....	106
5.	Conclusion	107
	Acknowledgements	107
	CHAPITRE 4: PREY REMAINS OF BROWN SKUA CORROBORATE WITH LONG-TERM DECLINE IN BURROW OCCUPANCY OF BLUE PETRELS AND THIN-BILLED PRIONS AT MAYES ISLAND, KERGUELEN.....	109
1.	Introduction	111
2.	Material and methods.....	112
2.1.	Study site and seabird species.....	112
2.2.	Collection of prey remains.....	114
2.3.	Testing for differences in diet between 1992 and 2013	114
2.4.	Modelling petrel burrow occupancy	114
3.	Results	115
4.	Discussion	117
4.1.	Brown skua diet shift related to prey abundance	117

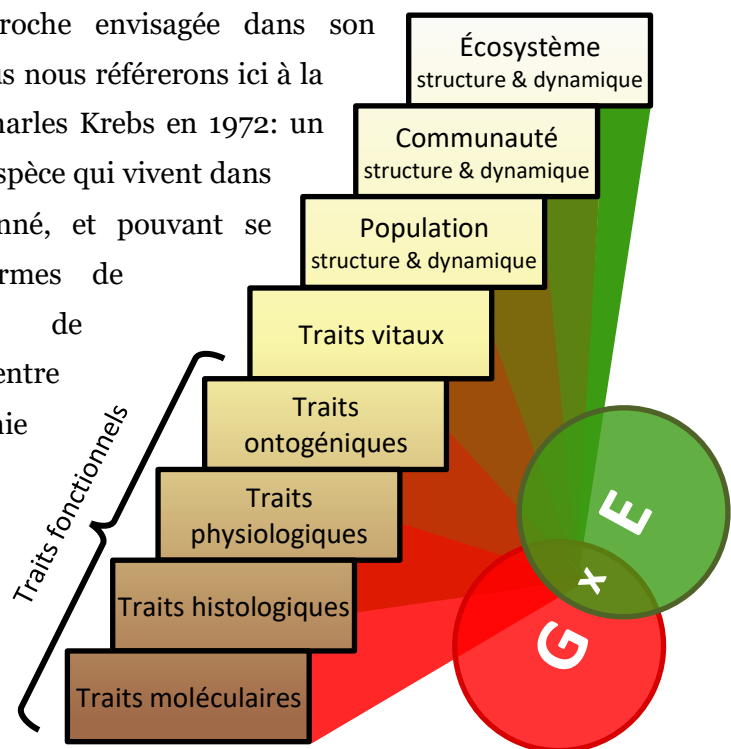
4.2.	Methodological considerations	118
4.3.	Potential implication for conservation	119
Acknowledgements		119
Author contributions		119
CHAPITRE 5: WITHIN AND BETWEEN POPULATION DIFFERENCES IN LIFE HISTORY TRAITS SHED LIGHT ON BET-HEDGING RESPONSES TO ENVIRONMENTAL VARIABILITY		120
1.	Introduction	122
2.	Methods	125
2.1.	Study species	125
2.2.	Skua life cycle	126
2.3.	Longitudinal data sets.....	127
2.4.	A capture-recapture model to estimate vital rates	128
2.5.	Modelling unobserved heterogeneity groups in vital rates	130
2.6.	A Markov chain formulation of the life cycle	130
3.	Results	131
3.1.	Model structure.....	131
3.2.	Demographic patterns in both populations	132
3.3.	Demographic consequences of previous reproductive status and heterogeneity.....	133
3.4.	State occupancy.....	133
3.4.1.	Longevity.....	135
3.4.2.	Adult reproductive output.....	135
3.4.3.	Breeding interval.....	135
4.	Discussion	135
4.1.	Life history characteristics of the two populations	136
4.2.	Individual quality hypothesis.....	137
4.3.	Bet-hedging strategy and mediation by individual quality: an individual continuum of response? 138	
5.	Conclusion	139
Acknowledgements		140
Author contributions		140
DISCUSSION GENERALE.....		141
1.	Variation des traits d'histoire de vie à l'échelle de l'individu	142
1.1.	Effet de l'âge	142
1.2.	Effet du sexe.....	145
1.3.	Effet de l'hétérogénéité individuelle.....	147
2.	Des traits vitaux à la population	149
2.1.	Canalisation environnementale	149
2.2.	Effet indirect du climat et interactions complexes avec la densité-dépendance	150
2.3.	Importance écologique des événements extrêmes	156
3.	Dynamique de population	161
3.1.	Comparaison des résultats à l'échelle de la population.....	161
3.2.	Impact potentiel de l'hétérogénéité individuelle sur la dynamique des populations	164
4.	Adaptation à la variabilité environnementale	164
4.1.	Bet-hedging : labbes de McCormick vs labbes subantarctiques	165
4.2.	Continuum des stratégies d'histoire de vie entre populations	166
CONCLUSION		169
RÉFÉRENCES		171
APPENDIX 1: CHAPITRE 2		201
APPENDIX 2: CHAPITRE 3		213
APPENDIX 3: CHAPITRE 4		235

APPENDIX 4: CHAPITRE 5	236
APPENDIX 5: DISCUSSION GÉNÉRALE.....	241

Avant-propos

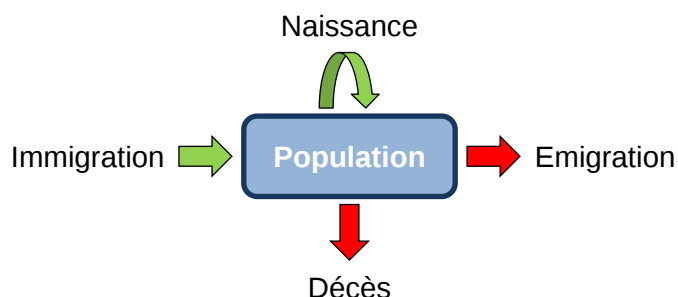
Une question centrale en écologie concerne la compréhension de la distribution des organismes dans l'environnement. Autrement dit : pourquoi cette espèce de plante est-elle présente-ici et non ailleurs, ou encore pourquoi cette population d'animal abonde ici mais stagne ou disparaît à un autre endroit. L'étude des populations est une discipline dont les racines sont anciennes. Par exemple Thomas Malthus, en 1798 dans son 'Essai sur le principe des populations', s'intéressa au contrôle de la croissance d'une population, postulant une croissance géométrique (par exemple : 1, 2, 4, 8...) de la population jusqu'à la limite imposée par la quantité de ressources disponibles dans le milieu. Même si l'étude des populations a connu de nombreuses avancées depuis, l'étude des variations de la taille des populations et de leur persistance reste encore un défi pour les écologues actuels. Une des motivations majeures de ces recherches trouve sa place dans les applications qui en découlent pour la gestion de la faune sauvage et pour la biologie de la conservation. Ainsi, l'étude des populations apparaît clairement comme un pilier central de l'écologie en tant que discipline.

Mais en premier lieu il est important de définir ce que l'on entend ici par « population » et replacer l'approche envisagée dans son contexte (voir figure à droite). Nous nous référons ici à la définition telle que donnée par Charles Krebs en 1972: un groupe d'organismes de la même espèce qui vivent dans la même zone à un temps donné, et pouvant se reproduire entre eux. Les termes de métapopulation (ensemble de populations interagissant entre elles avec une durée d'existence finie ; Levins 1969) et communautés (groupement en un endroit particulier de populations de plusieurs espèces et de leurs interactions : Ricklefs 1990; Tudge 1991) peuvent, de manière simpliste, être comparés à des variantes d'échelle à laquelle on représente une population.



Niveaux d'approches pour l'étude du vivant (influence **G**énétique x **E**nvironnement). (figure adaptée de Salguero-Gomez et al. 2018)

La variation de la taille d'une population peut être exprimée assez simplement comme une balance entre les individus qui entrent dans la population (naissance, immigration) et ceux qui en sortent (mortalité, émigration) :



Le taux de croissance d'une population est donc la résultante des taux et processus démographiques (survie, fécondité, immigration, émigration) au sein de la population. La dynamique des populations concerne principalement l'analyse de tendances dans des séries temporelles de comptage. La dynamique d'une population dans le temps est caractérisée par son taux de croissance fini (λ , Caughley 1977). Si $\lambda > 1$, le flux entrant est supérieur au flux sortant et la population est en croissance. Si $\lambda < 1$, le flux entrant est inférieur au flux sortant et la population est en décroissance. Et si $\lambda = 1$, le flux entrant est égal au flux sortant et la population est stable.

Cependant, les séries temporelles de comptage ne permettent pas de déterminer clairement les mécanismes démographiques sous-jacents aux variations de taille de population observées, car n'incluant pas par exemple de données sur la structure d'âge de la population. Ainsi, l'approche démographique, développée à la base pour l'étude des populations humaines, est orientée sur l'analyse des processus démographiques. L'ensemble des processus démographiques dans une population, caractérisés par les taux vitaux des individus, représente la réponse au niveau populationnel des individus à l'environnement. Ces taux vitaux sont le résultat de l'interaction des traits phénotypiques de chaque individu (morphologique, physiologique ou encore comportementaux) avec l'environnement et ils varient aussi suivant la composition génétique des individus (génotype). Les traits qui vont être façonnés tout au long de la vie d'un individu sont communément appelés traits d'histoire de vie. Parmi les traits d'histoire de vie fondamentaux on retrouve : la taille à la naissance, l'âge de première reproduction, la fréquence de reproduction, l'allocation à la reproduction, le nombre et la taille des jeunes produits, ou encore la longévité. La compréhension de la dynamique d'une population ne peut donc être accomplie sans se référer aux composantes individuelles. La population n'est pas toujours l'unité utilisée et l'on pourrait par exemple s'intéresser uniquement aux variations des traits fonctionnels en fonction de l'environnement. Cependant, le niveau populationnel reste implicitement important ici car, afin que le processus étudié soit

pertinent écologiquement, il se doit d'affecter la population en définitive.

Ayant maintenant défini la notion de population et précisé notre cadre d'étude des populations, le reste de l'introduction développera certaines notions concernant la variabilité des traits d'histoire de vie à l'échelle des espèces, des populations au sein d'une même espèce et des individus au sein d'une même population. Ensuite, nous présenterons les différents types de facteurs influençant ces traits d'histoire de vie, et nous terminerons par la présentation des objectifs de la thèse, des enjeux du modèle d'étude et des approches choisies.

Introduction

1. La variation des traits d'histoire de vie : des espèces aux individus

1.1. Variations entre espèces

1.1.1. Stratégie d'histoire de vie : Une histoire de compromis

Il existe une très grande diversité dans les traits d'histoire de vie chez les organismes vivants. Si la figure 1 peut laisser imaginer une infinité de combinaisons de traits d'histoire de vie (ici la survie et la fécondité en fonction de l'âge chez différents taxons), les études expérimentales et empiriques montrent que la diversité des combinaisons est en fait limitée (Stearns 1976, 1989). Aucune espèce ne peut maximiser

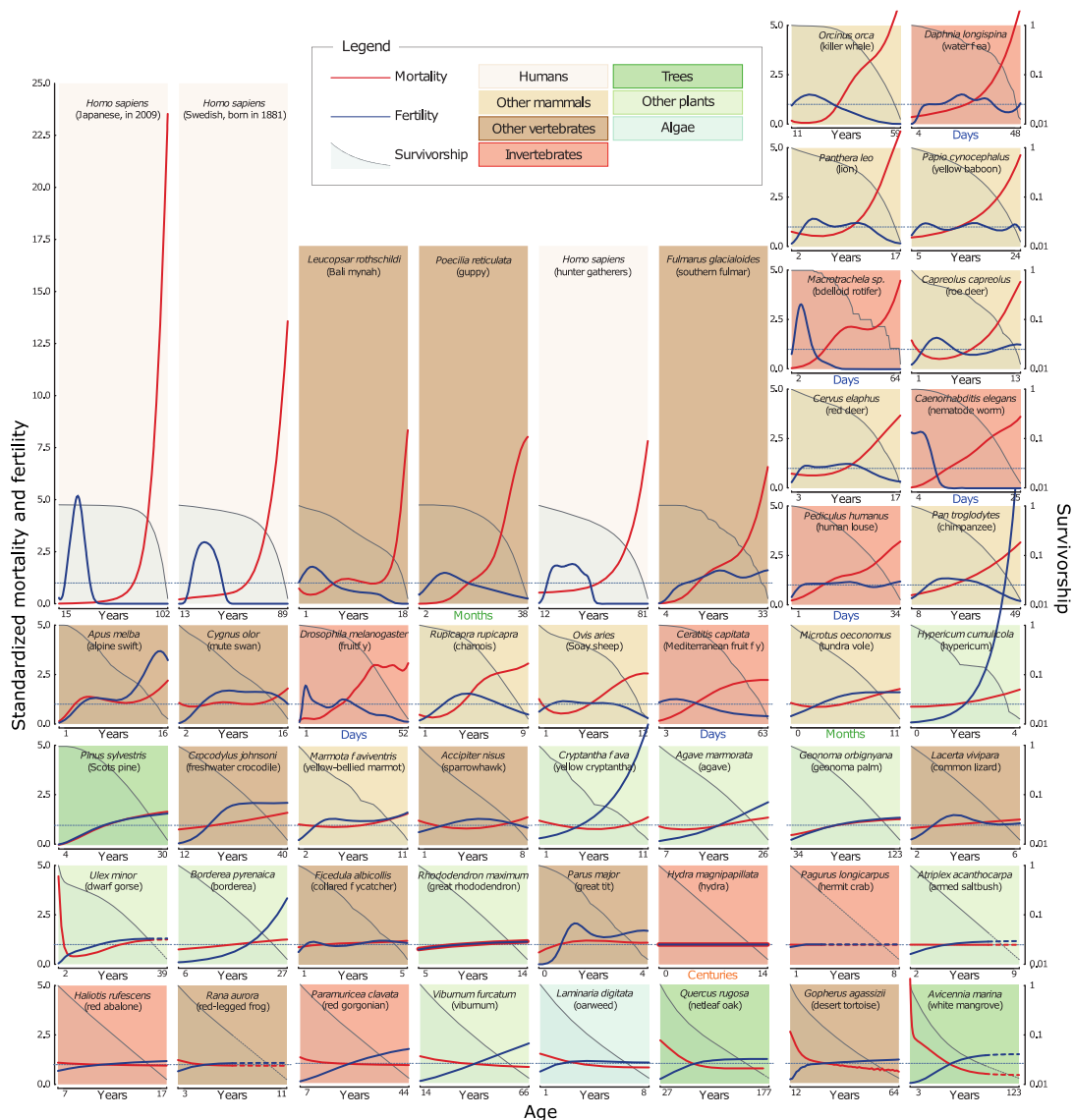


Figure 1. Trajectoires démographiques. Mortalité relative (rouge) et fécondité (bleu) en fonction de l'âge (de la maturité à l'âge où 5% des adultes sont encore vivants) ; la mortalité et la fécondité sont adaptées par rapport à leur moyenne. Les graphiques sont arrangés en ordre décroissant suivant la mortalité à l'âge terminal de l'espèce. La survie (sur une échelle logarithmique) depuis la maturité est représentée par les zones ombrées, puis par des pointillées, pour les trajectoires dérivées des matrices de projection, lorsque l'âge où les cohortes ont convergé dans les 5% de leur distribution quasi-stationnaire est atteint (voir Suppléments méthodes de Jones et al. 2014). (figure reprise de Jones et al. 2014)

tous les traits à la fois (mais voir Johnston et al. 2006). En effet, il existe des coadaptations complexes entre certains traits donnant ainsi lieu à l'existence de stratégies biodémographiques. Nous utiliserons la définition de Stearns (1976) pour la définition de stratégie : « un groupe de traits (démographiques) co-adaptés et conçus par la sélection naturelle, afin de répondre à certains problèmes écologiques ». Due à la finalité des ressources disponibles, un organisme allouant de l'énergie dans un trait devra simultanément réduire son investissement dans un autre (Levins 1968; Sibly et Calow 1986). Cette limitation est à l'origine d'une notion centrale à la théorie de l'évolution des traits d'histoire de vie : les compromis dans l'allocation entre les traits (Fisher 1930; Cole 1954; Stearns 1992). Williams (1966) fût le premier à mettre en évidence qu'un évènement de reproduction entraînant un gain en valeur sélective, ou fitness – reflétant la capacité d'un individu à transmettre ses gènes (Stearns 1976; Danchin et al. 2005) – au travers de la progéniture pouvait avoir un effet négatif sur les autres traits d'histoire de vie.

Un premier compromis fondamental apparaît entre la reproduction immédiate et la reproduction future et est plus connu sous le nom de "coût de la reproduction" (Williams 1966; Reznick 1985; Gustafsson et Sutherland 1988). L'investissement dans la reproduction actuelle est un processus coûteux en énergie et entraînera irrémédiablement des coûts sur la survie future et les prochaines reproductions (Gadgil et Bossert 1970; Bell 1980; Charnov 1993). D'un point de vue théorique, ce compromis abouti à la prédiction qu'un individu adulte qui ne se reproduit pas lors de la saison de reproduction en cours à plus de chance de survivre jusqu'à la prochaine saison de reproduction que s'il s'était reproduit maintenant. Par exemple chez les tortues luths *Dermochelys coriacea*, les évènements de reproduction sont coûteux et interviennent en moyenne tous les trois ans pour leur permettre d'accumuler suffisamment d'énergie (Rivalan et al. 2005). Un deuxième compromis majeur concerne la décision immédiate dans l'effort reproductif entre le nombre vs l'aptitude phénotypique – la capacité à produire des descendants matures (Danchin et al. 2005) - des descendants (Lack 1947; Smith et Fretwell 1974; Godfray 1987). Le plus souvent, on le retrouve dans la littérature sous la forme d'un compromis entre nombre et taille de la progéniture comme illustré sur la figure 2 (Charnov et Ernest 2006). Le fait d'investir de l'énergie dans la reproduction peut également entraîner bien d'autres changements de traits d'histoire de vie, comme par exemple une diminution des capacités de dispersion ou encore la diminution de sa propre croissance.

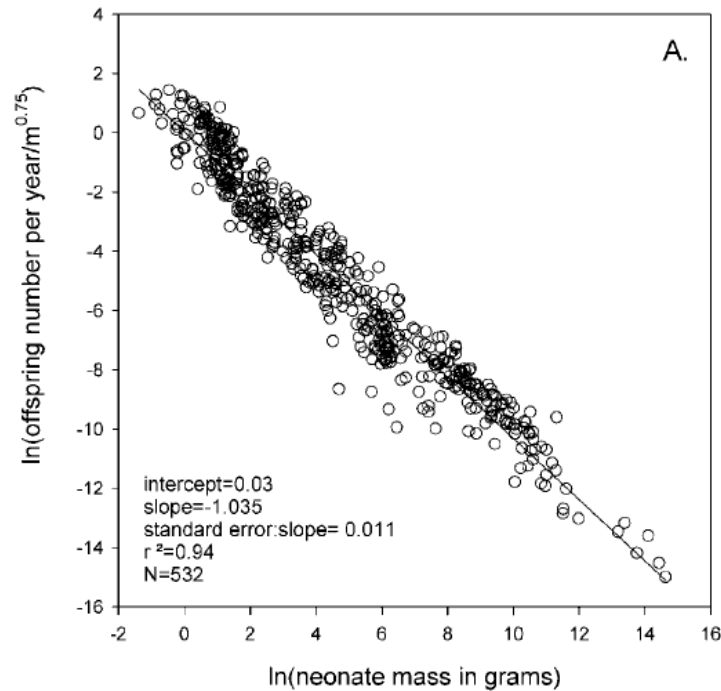


Figure 2. Relation (sur une échelle logarithmique) entre le nombre (corrigée par l'allocation reproductive) et la taille de la progéniture produite chez 532 espèces de mammifères euthériens. (figure adaptée de Charnov et al. 2006).

1.1.2. Vers un continuum de stratégies

Mais d'où provient la variabilité des stratégies d'histoire de vie entre les espèces si l'ultime but de chaque individu est le même : transmettre ses gènes. Les forces sélectives vont tendre à maximiser l'aptitude phénotypique des individus. Cependant, une même aptitude phénotypique peut être accomplie via différentes combinaisons de traits d'histoire de vie. La diversité des stratégies représente donc la gamme des solutions possibles aux compromis entre traits d'histoire de vie.

Une première description de ces stratégies d'histoire de vie est celle formulée par MacArthur et Wilson (1967). Ils « séparent » les espèces selon leur dynamique, dominée par r , le taux de croissance intrinsèque maximal de la population, ou K , la capacité en ressource (nourriture, site de reproduction...) du milieu. Les espèces de type r croissent de façon exponentielle, indépendamment de la ressource potentiellement limitante, et sont caractérisées par une faible longévité mais une maturité rapide et une forte reproduction. Cela en fait des espèces particulièrement compétitives dans des milieux plus imprévisibles ou pour coloniser des milieux rapidement (Lewontin 1965). Les espèces de type K sont plutôt caractérisées par une grande longévité et un accès tardif à la reproduction, avec une faible production de progéniture. Ces espèces ont une dynamique qui se stabilisera plus ou moins autour de la capacité maximale en ressources du milieu. Ces espèces de type K sont de bonnes compétitrices et sont plutôt sélectionnées pour des environnements arrivant à saturation. Pianka (1970) et Stearns (1976) reprirent ce concept mais

proposèrent un continuum de stratégies plutôt que deux stratégies séparées. Ce continuum est parfois décrit sous le terme de continuum de rythme de vie (« pace of life », Stearns 1992), intégrant aussi les variations physiologiques et comportementales.

Afin de positionner les espèces sur ce continuum lent-rapide, deux types de métriques démographiques sont généralement utilisés (Gaillard et al. 2016). On note ainsi les mesures indicatrices simples comme la longévité ou l'âge de première reproduction (voir figure 3), et des mesures indicatrices composées représentant une combinaison entre plusieurs traits d'histoire de vie (par exemple le temps de génération qui reflète le temps nécessaire à la production d'une nouvelle génération : Gaillard et al. 2005).

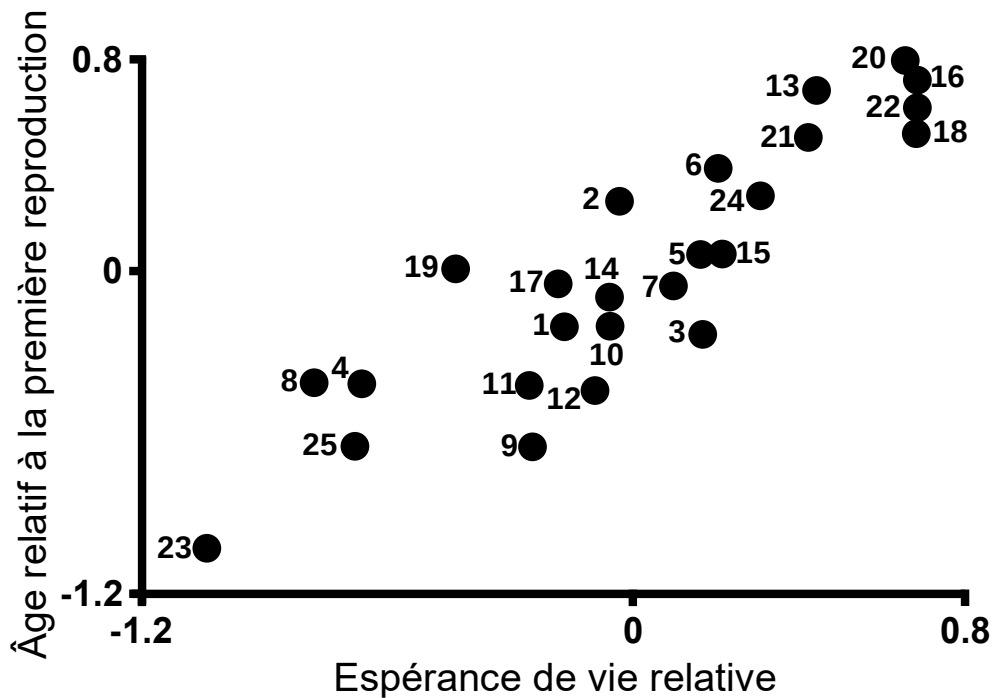


Figure 3. Relation entre l'âge relatif à la première reproduction et l'espérance de vie relative à la naissance pour des populations sauvages de mammifères. Les valeurs relatives représentent les déviations des lignes de régression logarithmiques d'âge des femelles lors de leur première reproduction, ou de leur espérance de vie à la naissance, à leur taille adulte. Les nombres réfèrent à différents genres de mammifères. Artiodactyla: 1, *Syncerus* (buffle); 2, *Hippopotamus*; 3, *Aepyceros* (impala); 4, *Sus* (sanglier); 5, *Cervus* (cerf); 6, *Ovis* (mouton et mouflons); 7, *Hemitragus* (jharal); 8, *Phacochoerus* (phacochère); 9, *Kobus* (cobe); 10, *Connochaetes* (gnou). Carnivora: 11, *Taxidea* (blaireau d'Amérique); 12, *Lynx*; 13, *Lutra* (loutre de rivière); 14, *Mephitis* (moufette). Lagomorpha: 15, *Sylvilagus* (lapin d'Amérique); 16, *Ochotona* (pika). Perissodactyla: 17, *Equus* (zèbre). Proboscidea: 18, *Loxodonta* (éléphant d'Afrique). Rodentia: 19, *Castor* (castor); 20, *Tamias* (tamias); 21, *Spermophilus* (spermophiles); 22, *Sciurus* (écureuil); 23, *Chlethrionomys* (myode); 24, *Tamiasciurus* (écureuil roux); 25, *Peromyscus* (souris de chasse). (figure reprise de Harvey et Zammuto 1985)

Par la suite, des études comparatives entre espèces, notamment chez les mammifères et les oiseaux, ont montré que les traits d'histoire de vie étaient aussi

fortement liés à la taille corporelle et à des contraintes phylogénétiques (Stearns 1983; Gaillard et al. 1989), pouvant conduire à la production d'un tel continuum. La taille corporelle, ou d'autres facteurs fortement corrélés comme la taille du cerveau ou les taux métaboliques seraient donc la cible réelle de la sélection naturelle, et les autres traits d'histoire de vie covarieraient simplement selon une règle allométrique (voir figure 4).

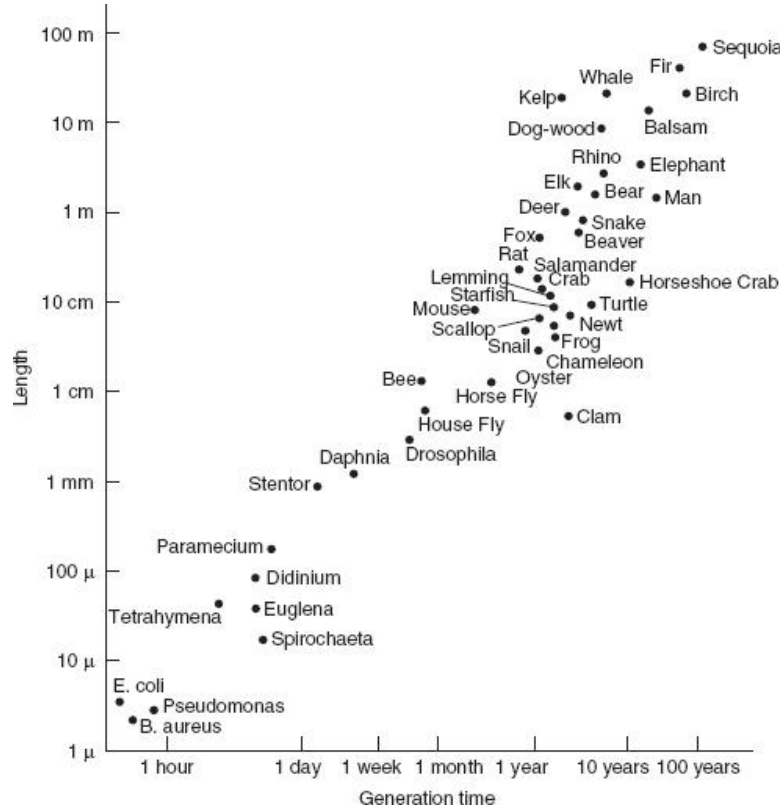


Figure 4. Relation entre la taille d'un organisme à maturité et le temps de génération de l'espèce (sur une échelle logarithmique). (figure reprise de Bonner 1965)

Par exemple, plus un organisme sera imposant, plus la quantité de nourriture nécessaire pour pouvoir assouvir ses besoins énergétiques lié au maintien sera élevée (Calder 1984). Cela empêchera ainsi ces grandes espèces d'avoir un métabolisme élevé créant un continuum liant la taille d'une espèce à son rythme de vie. Les petites espèces possèdent une forte reproduction, une croissance et une maturité rapide et une faible survie, alors que les espèces plus grandes sont caractérisées par des taux de reproduction plus faible, une plus forte longévité et un temps de développement allongé. Chez les oiseaux, la capacité de vol constitue aussi une contrainte biomécanique très marquée ayant pour conséquence une limitation dans la taille et le poids maximal des individus. Cependant, même après la prise en compte des contraintes allométriques (poids et taille) et phylogénétiques, le continuum « lent-rapide » semble persister, justifiant l'emploi du mot stratégie pour expliquer les différences de traits d'histoire de vie entre les espèces.

1.2. Variations entre populations

1.2.1. Continuité espèce-population : de l'importance des pressions

De même que l'évolution opère sur les espèces, on retrouve le même phénomène au niveau des populations. La macroévolution, au niveau de l'espèce, n'est que la résultante de l'accumulation sur de longues périodes de processus microévolutifs. Par exemple, prenons le cas de la séparation d'individus provenant d'une même population (Figure 5a) dans deux environnements différents (figure 5b), l'un ayant plus de ressources (la verte) que l'autre (la rouge).

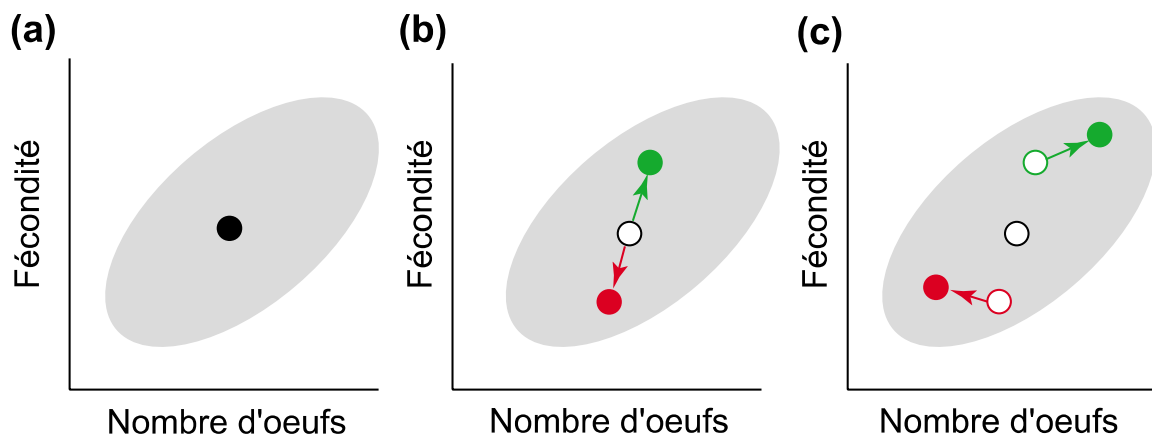


Figure 5. Réaction des traits d'histoire de vie à l'environnement. a) Individus avec un même génotype b) transplantés dans différents environnements, un avec plus de ressources disponibles pour la reproduction (vert), l'autre moins (rouge). c) Au fil du temps, les variantes génétiques qui apparaîtront dans chaque population seront sélectionnées selon leur succès reproducteur relatif. (figure adaptée de Ricklefs et Wikelski 2002).

En réponse aux nouvelles conditions environnementales, les individus transplantés vont montrer de la plasticité phénotypique (plasticité des traits observables) en ajustant leur nombre d'œufs pondus par exemple. Cette aptitude des individus à s'adapter provient de la capacité de leur génotype (l'information génétique d'un individu) à exprimer différents types de phénotypes en réponse à une gamme de changements (norme de réaction). Cette plasticité a cependant ses limites et ne sera pas suffisante si le changement persiste et sort de la gamme d'intensité de changements à laquelle les individus peuvent répondre. Dans ce cas, la sélection naturelle peut aboutir à l'apparition d'un nouveau génotype donnant la meilleure aptitude phénotypique dans ce nouvel environnement (ici l'ajustement du nombre d'œufs pondus, figure 5c). Dans le cas contraire cela peut conduire à l'extinction des individus.

Ainsi, les mécanismes précédemment proposés pour expliquer les variations de stratégies de traits d'histoire de vie entre différentes espèces s'appliquent aussi de manière générale à différentes populations d'une même espèce. Différentes populations peuvent ainsi se répartir sur le continuum rapide-lent suivant les pressions sélectives

qu'elles subissent localement. Reznick et Endler trouvèrent en 1982 des différences entre des populations sauvages de guppy *Poecilia reticulata* soumises à des pressions de prédation plus ou moins élevées. Dans les zones de forte prédation, due à la présence de nombreux prédateurs dont certains prédatant très fréquemment les guppys, les populations ont une stratégie rapide avec une maturité atteinte plus précocement et avec une taille adulte plus faible que dans les zones où un seul prédateur occasionnel est présent. Ces guppys subissant une forte prédation allouent aussi plus d'énergie dans la reproduction avec une progéniture plus nombreuses mais en contrepartie plus petite (voir figure 6).

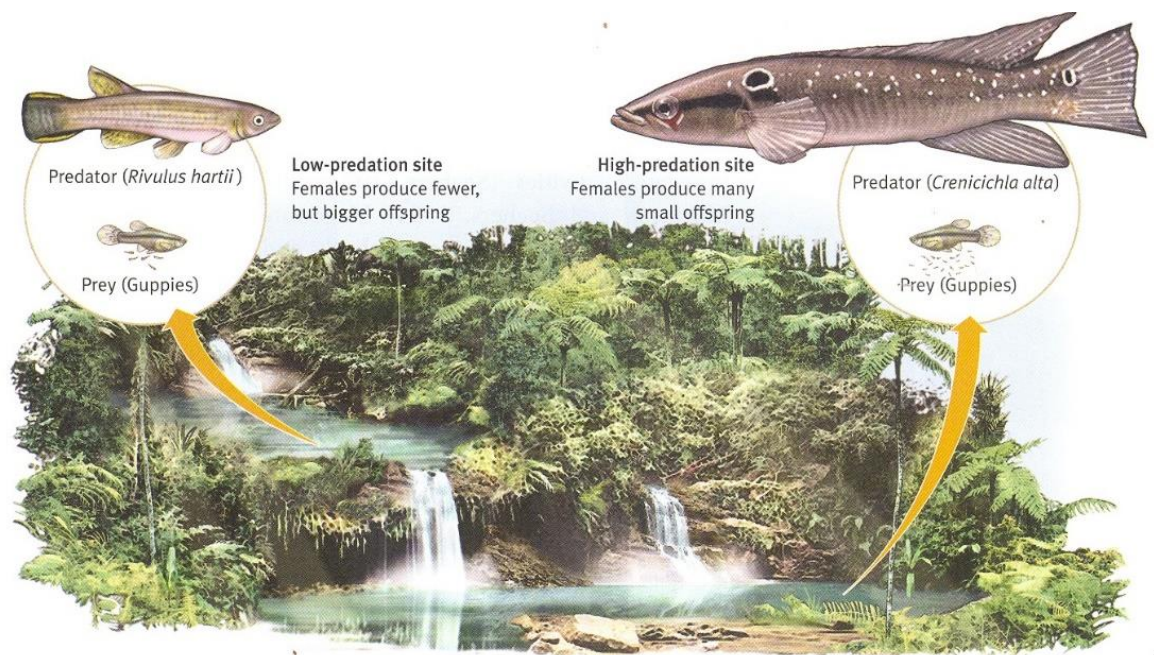


Figure 6. Etude de Reznick et Endler 1982 sur des populations sauvages de guppy (figure reprise de Dugatkin 2013).

La mortalité induite par les prédateurs a été un paradigme majeur pour expliquer les différences de stratégies démographiques pour ce cas d'étude mais, 20 ans plus tard, les auteurs soulignent des différences reflétant plutôt un compromis d'origine multifactorielle (Reznick et al. 2001). Les différences entre sites de niveaux de prédation correspondaient aussi à des différences en ressources alimentaires. Ces différentes stratégies trouveraient aussi leur origine dans cette abondance en ressources et aussi dans plus forte disponibilité de ressources par individu due à la prédation réduisant la taille de la population.

1.2.2. Canalisation des traits d'histoire de vie

Si des changements dans les traits d'histoire de vie sont possibles, tous les traits ne peuvent varier avec la même intensité. Dans une population, l'expression d'un trait est contrainte par la sélection naturelle et par les compromis avec les autres traits. Ce trait a

donc un optimum où l'aptitude phénotypique des individus est maximisée et donc le taux d'accroissement de la population est le plus fort. Tout mécanisme contraignant ce trait à être encore plus proche de son optimum, et donc contribuant à un meilleur taux de croissance de la population, sera favorisé par la sélection naturelle (Stearns et Kawecki 1994). Ainsi, selon la théorie des traits d'histoire de vie, les traits vitaux auxquels le taux de croissance est le plus sensible sont sélectionnés pour être les moins variables. Cette canalisation peut être génétique (appelé « buffering » ou tamponnage démographique : Pfister 1998) ou contre les variations environnementales (canalisation environnementale : Gaillard et Yoccoz 2003). Chez les populations ayant une stratégie de traits d'histoire de vie plutôt lente, le taux de croissance est très sensible à la survie des adultes (Saether et Bakke 2000; Caswell 2001). Si l'environnement devient contraignant, les adultes seront amenés à adapter des stratégies conservatives, prudentes, en favorisant leur propre survie ou leur propre croissance au détriment de leur investissement dans la reproduction ou dans les soins parentaux. A l'inverse, dans les populations ayant une stratégie de traits d'histoire de vie plutôt rapide, la fécondité serait le trait le plus canalisé.

1.3. Niveau individuel : structuration d'une population

Comme le soulignait Darwin lors de son travail sur les balanes *Cirripedia* entre 1846 et 1854, même en collectant une multitude de spécimen de la même espèce il est impossible de trouver deux spécimens complètement identiques. Dans *The Growth of Biological Thought* (1982), Ernst Mayr souligne le rôle clé de la variabilité interindividuelle : « Le caractère unique de chaque individu biologique signifie que nous devons aborder les groupes d'entités biologiques d'une façon très différente de celle où nous abordons des groupes d'entités identiques inorganiques » (« *This uniqueness of biological individuals means that we must approach groups of biological entities in a very different spirit from the way we deal with groups of identical inorganic entities* »). Alors dominé par l'essentialisme, le 19^{ème} siècle marque ainsi un tournant majeur dans la façon de penser une population. La variation individuelle peut-être pratiquement trouvée dans tous les traits d'histoire de vie, car même si différentes stratégies de traits d'histoire de vie existent entre espèces et même entre différentes populations d'une même espèce, la recherche de la meilleure valeur sélective opère en effet au niveau individuel (Coulson et al. 2001; Benton et al. 2006). On retrouve ainsi la présence du continuum lent-rapide, sous le nom de syndrome de rythme de vie, pour expliquer la diversité de stratégies au niveau individuel (Réale et al. 2010; Araya-Ajoy et al. 2018). Les individus d'une même population sont intrinsèquement différents de par leur patrimoine génétique (Berven 1981), leur traits morphologiques (e.g. le poids : Sauer et Slade 1987), leur âge (Caughley 1966; Emlen 1970), leur sexe (Short et Balaban 1994), leur condition ou état physiologique (McNamara et Houston 1996), ou encore leur personnalité (Dingemanse et

Dochtermann 2013). Cette variabilité peut influencer de nombreux processus au niveau de la dynamique et de l'évolution d'une population, plaçant l'étude de la variabilité interindividuelle au cœur de l'écologie des populations (Des Roches et al. 2018).

1.3.1. L'inévitable contrainte de l'âge

Parmi les facteurs de variabilité interindividuelle, l'âge occupe sans aucun doute une place conceptuelle prioritaire (Charlesworth 1980). L'âge est une propriété universelle dans le sens où tous les individus, sans exception, deviendront plus âgés d'une unité avec le passage de chaque unité de temps. Chez la plupart des espèces animales, les taux vitaux augmentent dans les jeunes âges, se stabilisent aux âges intermédiaires, puis parfois décroissent vers la fin de vie de l'individu due à la sénescence, entraînant généralement un patron liant l'âge et les traits d'histoire de vie en forme en cloche (Forslund et Pärt 1995; Martin 1995; Gaillard et Yoccoz 2003; Jones et al. 2008). Ces changements peuvent provenir de différences, non mutuellement exclusives, entre et au sein des individus.

1.3.1.1. Différence intra-individuelle

L'hypothèse des contraintes (Curio 1983; Rebke et al. 2010) spécifie que les jeunes individus possèdent des compétences inférieures à celles des individus plus âgés. Suivant les espèces, les capacités de base inférieures des jeunes stades peuvent être liées directement à une limitation morphologique (une plus petite taille) combinée avec une immaturité physiologique (métabolisme moins performant, nécessité d'allouer de l'énergie à la croissance). Les juvéniles seraient aussi pénalisés par rapport aux adultes du fait de leur inexpérience. Chez de nombreux taxons et en particulier chez les vertébrés, de nombreux comportements concernant la détection de proies (et plus généralement la recherche alimentaire), la fuite face à un prédateur, la compétition envers d'autres espèces ou de conspécifiques, ou encore l'aptitude à faire face aux aléas de l'environnement est acquis, majoritairement, par un gain d'expérience. Cette hypothèse a ainsi été proposée comme une des explications majeures à la surmortalité des jeunes individus (Ashmole 1963) ainsi qu'à l'amélioration des compétences de reproduction avec l'âge et donc l'expérience (Curio 1983; Rebke et al. 2010).

Au-delà des contraintes évoquées précédemment, les théories de restreinte (Pianka et Parker 1975; Curio 1983) et d'investissement terminal (Clutton-Brock 1984) ont été proposées comme tactiques actives d'allocation de ressources pour la reproduction. Ces théories impliquent une modulation de l'effort de reproduction d'un individu suivant sa valeur reproductive résiduelle, c'est-à-dire son potentiel reproducteur futur. Un individu jeune aura une forte valeur reproductive résiduelle et aura donc tendance à négliger sa reproduction actuelle, au risque d'être en échec, pour favoriser sa survie future et pouvoir se reproduire de nombreuses fois. En revanche, un individu en fin de vie verra ses chances

d'engendrer une progéniture (et donc d'augmenter son aptitude phénotypique) réduite et il aura donc tendance à investir beaucoup d'énergie pour assurer sa reproduction, au détriment de sa propre survie. Il en résulte un succès reproducteur plus faible pour les jeunes classes d'âges comparées aux individus plus âgés.

Nous venons de voir que selon la théorie de l'investissement terminal, l'effort reproducteur peut augmenter avec l'âge. Cependant, grâce à l'accumulation de jeux de données de suivis d'individus d'âge connu, de nombreuses études soulignent une stabilisation suivie d'un déclin des traits vitaux chez les classes d'âges intermédiaires ou directement après les premières reproductions (Jones et al. 2008). Pour expliquer cette sénescence, trois théories évolutives majeures et non-exclusives ont été développées. Elles mènent toutes trois à des prédictions similaires en termes de compromis entre effort de reproduction en début de vie et intensité de vieillissement en fin de vie. Les travaux pionniers de Fisher (1930) et Haldane (1941) proposaient une accumulation de mutations entraînant des maladies dégénératives vers la fin de vie des individus du fait d'une force de sélection insuffisante avec l'âge. Le seul fait de la disparition progressive des individus pourrait suffire à rendre la sélection moins efficace pour éliminer des mutations délétères car opérant sur peu d'individus âgés, comparé au nombre élevé d'individus plus jeunes subissant la sélection naturelle, rendant la sénescence inévitable. L'hypothèse de la pléiotropie antagoniste (Medawar 1952; Williams 1957; Hamilton 1966) supposa ensuite une intervention de la sélection naturelle pouvant favoriser des allèles (partie variable d'un même gène) ayant un impact délétère en fin de vie si celui-ci est cependant bénéfique pour la reproduction de l'individu en début de vie. Ainsi, l'amélioration des performances en début de vie serait acquise au détriment de coûts supplémentaires sur l'aptitude phénotypique en fin de vie (Stearns 1989). Enfin, le vieillissement peut être la conséquence de l'accumulation de dégâts physiologiques et génétiques (cellules, tissus et ADN) résultant de l'augmentation du métabolisme lors d'un investissement précoce dans la reproduction et la croissance par rapport aux traits liés à la maintenance somatique (survie par exemple). Cette théorie du « soma jetable » (Kirkwood 1977) est généralement considérée comme une déclinaison de la théorie de la pléiotropie antagoniste.

1.3.1.2. Différence inter-individuelle

L'observation de patrons liant l'âge et les traits vitaux à l'échelle populationnelle peut aussi provenir de changements progressifs dans la composition phénotypique des classes d'âges. L'hypothèse de sélection (Curio 1983; Vaupel et Yashin 1985) avance une disparition progressive des individus ayant les plus faibles performances phénotypiques (figure 7 panneau de gauche). Cette disparition pourrait être liée à une surmortalité par rapport aux individus plus performants ou à une dispersion plus forte des individus moins performants. L'apparition progressive de reproducteurs de bonne qualité, ou

hypothèse de reproduction différée (Hamann et Cooke 1987) pourrait aussi conduire à l'augmentation générale des performances reproductrices d'une population (figure 7 panneau de droite).

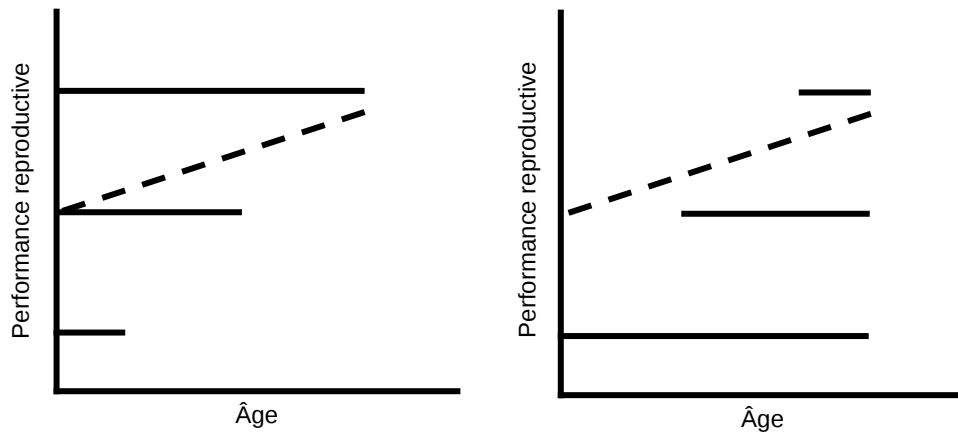


Figure 7. Relation entre l'âge et les performances de reproduction dans une population hypothétique de trois individus (lignes pleines) de différentes qualités phénotypiques, comparée avec une droite de régression (tirets) passant par tous les points des individus. (figure adaptée de van de Pol et Verhulst 2006)

Par exemple, chez le manakin fastueux *Chiroxiphia linearis* où l'on observe un système de parades précédant la reproduction, l'accès à la reproduction pour les mâles est réservé presque uniquement aux mâles alphas (plus expérimentés, généralement plus vieux et présentant des marques de maturation du plumage).



Figure 8. Association de deux mâles de manakin fastueux sur leur perchoir pour attirer les femelles. © birdforum.net

Cependant, il existe un système de coopération où les jeunes mâles, ayant un statut social bas, s'associent à long terme avec des mâles alphas pour parader. Les mâles betas s'installent dans la « queue » pour l'accès à la reproduction afin de remplacer le mâle alpha à sa disparition. La femelle ayant tendance à retourner à l'endroit où elle se reproduisait précédemment, plus les reproductions du mâle alpha sont nombreuses plus, à sa disparition, le mâle beta devenu alpha aura de fortes chances de se reproduire. Le mâle beta retarde donc ses propres tentatives de reproduction en favorisant celle du mâle alpha au profit d'événements de reproduction plus tardifs mais assurés (McDonald 1989a, b). De plus, le mâle beta peut profiter d'épisodes occasionnels de reproduction immédiate lorsque le mâle alpha s'absente. Le mâle alpha bénéficie de cette coopération à long-terme

car, en augmentant sa synchronisation avec le male beta lors de la parade et des vocalisations, ses chances de reproduction seront plus grandes.

1.3.1.3. Sensibilité âge dépendante

L'importance de l'effet de l'environnement expérimenté par les individus peut varier suivant leur âge. Il a été montré une plus forte sensibilité des individus jeunes et sénescents aux variations environnementales comme par exemple chez le mouton de Soay *Ovis aries* (Coulson et al. 2001), chez lequel les agneaux et les individus âgés (surtout les femelles) étaient particulièrement impactés par les mauvaises conditions climatiques, comparé aux individus d'âges intermédiaires. Les conditions rencontrées pendant le début de vie des individus peuvent entraîner des différences durables dans les traits d'histoire de vie, entre individus ou même entre cohortes, entraînant des répercussions sur la dynamique des populations (Albon et al. 1987; Lindström 1999; Lindström et Kokko 2002; Monaghan 2008; Reid et al. 2010) engendrer des différences interindividuelles chez les jeunes, ou entre différentes pontes/portées, ces différences pouvant être accrues en cas de mauvaises conditions environnementales (Gaillard et al. 2000; Reid et al. 2003).

1.3.1.4. Âge vs état

Certaines espèces expérimentent lors de leur cycle de vie différents états physiologiques ou phénotypiques très marqués, comme par exemple le cycle œuf-larve-pupe-adulte chez de nombreux insectes. Les différences dans les traits d'histoire de vie peuvent donc être parfois mieux expliquées par des différences d'états que par une différence d'âge. Cependant, même dans le cas d'une caractérisation du cycle de vie majoritairement par des différences d'états, l'âge reste implicitement présent.

1.3.2. Différence entre sexe

De nombreux traits d'histoire de vie peuvent différer entre les deux sexes comme les patrons de croissance, l'âge de première reproduction ou la longévité. Cette différence est généralement liée à l'anisogamie et se traduit par des stratégies sexe spécifiques pour maximiser leur valeur sélective (voir figure 9). Les mâles, produisant des gamètes plus petits et peu coûteux, vont essayer d'accumuler un grand nombre de reproductions tandis que les femelles, produisant des gamètes plus gros et plus coûteux, vont avoir tendance à essayer de sélectionner les mâles de meilleure qualité. Il est observé chez de nombreux taxons une accélération des stratégies d'histoire de vie chez les mâles (« live fast, die young », Finch; Promislow 1992; Bonduriansky et al. 2008; Tarka et al. 2018). Chez les espèces présentant une différence de rôle entre les sexes, les mâles adultes semblent en effet vivre moins longtemps dû à une mortalité plus forte et à des coûts énergétiques plus

importants pour le développement « d'armes », de caractères sexuels (hormones, parures) ou engendrés par des comportements compétitifs. Il a été trouvé une corrélation entre la longévité des mâles et l'importance du dimorphisme sexuel présent, reflétant généralement bien l'intensité de compétition sexuelle (Clutton-Brock et Isvaran 2007). Chez les espèces monogames, où les deux sexes partagent le même rôle (pour la compétition, les soins parentaux, etc...) ou présentant un système de reproduction coopératif, les mâles et les femelles ont tendance à adopter une même stratégie biodémographique. Il est à noter qu'une sélection naturelle sexe spécifique peut aussi agir en plus de cette sélection sexuelle, pouvant parfois jouer un rôle prépondérant (Arnqvist et Rowe 2005).

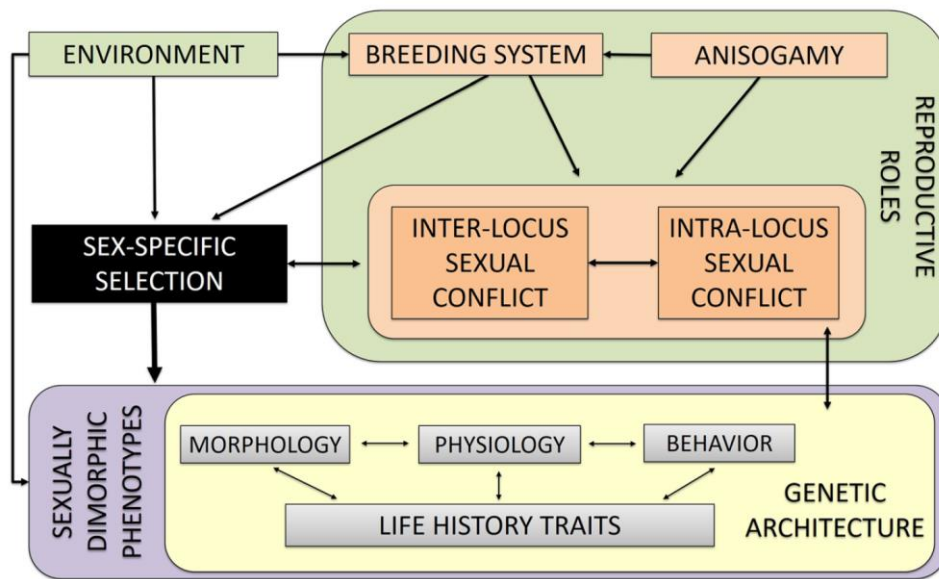


Figure 9. Evolution du continuum de rythme de vie sexe-spécifique. (figure reprise de Hämäläinen et al. 2018)

Ce dimorphisme sexuel peut-être inversé chez certaines espèces bien qu'il n'existe pour le moment aucun consensus sur son explication (Newton 1979; Andersson 1994). Chez les rapaces, ce dimorphisme inversé semble entre autres lié au régime alimentaire. Les mâles des espèces prédatant d'autres oiseaux sont ainsi plus petits et possèdent une plus grande mobilité et efficacité de chasse ainsi que des coûts réduits liés au vol (Andersson et Norberg 1981; Slagsvold et Sonerud 2007).

1.3.3. Stratégies individuelles

On retrouve chez beaucoup d'espèces animales une forte variabilité dans les comportements d'individus, ces différences de comportement ayant tendance à être consistantes dans le temps et les contextes (Gosling 2001; Réale et al. 2007). Ces différences de comportements sont généralement nommées tempéraments (Boissy 1995; Clarke et Boinski 1995), syndromes comportementaux (Sih et al. 2004a, b), ou

personnalité (Gosling 2001), en analogie au même terme utilisé chez les humains. Les mécanismes conduisant à cette variabilité de comportements sont encore mal connus. Cependant, les hypothèses dominantes concernent l'intervention de la sélection naturelle et des compromis de traits d'histoire de vie comme processus permettant la coexistence stable de plusieurs stratégies comportementales (Wolf et al. 2007). Il est généralement observé que les individus en général agressifs, par exemple lorsqu'ils entrent en compétition avec des conspécifiques pour l'accès à la reproduction, auront aussi tendance à être plus audacieux face à un prédateur ou dans un nouvel environnement. Ces individus auront donc tendance à essayer de favoriser leur reproduction actuelle en prenant un risque supplémentaire (compétition accrue, comportement exploratoire intense) au dépend des risques potentiels pour leur survie future (Biro et al. 2006; Smith and Blumstein 2008; Dammhahn and Almeling 2012). En lien avec la théorie des compromis évolutifs, on retrouve donc soit une stratégie de traits d'histoire de vie de type rapide associée avec un comportement agressif, audacieux et une reproduction rapide, soit une stratégie plus lente avec un comportement plus prudent et une reproduction différée (Réale et al. 2010).

Dans certains cas, les variations de traits d'histoire de vie entre individus peuvent refléter l'existence de différentes stratégies au sein d'une même population menant à une même aptitude phénotypique (Gross 1996). Par exemple, chez l'ontophage taureau *Onthophagus taurus*, les mâles présentent deux tactiques morphologiques alternatives pour accéder à la reproduction (Figure 10).

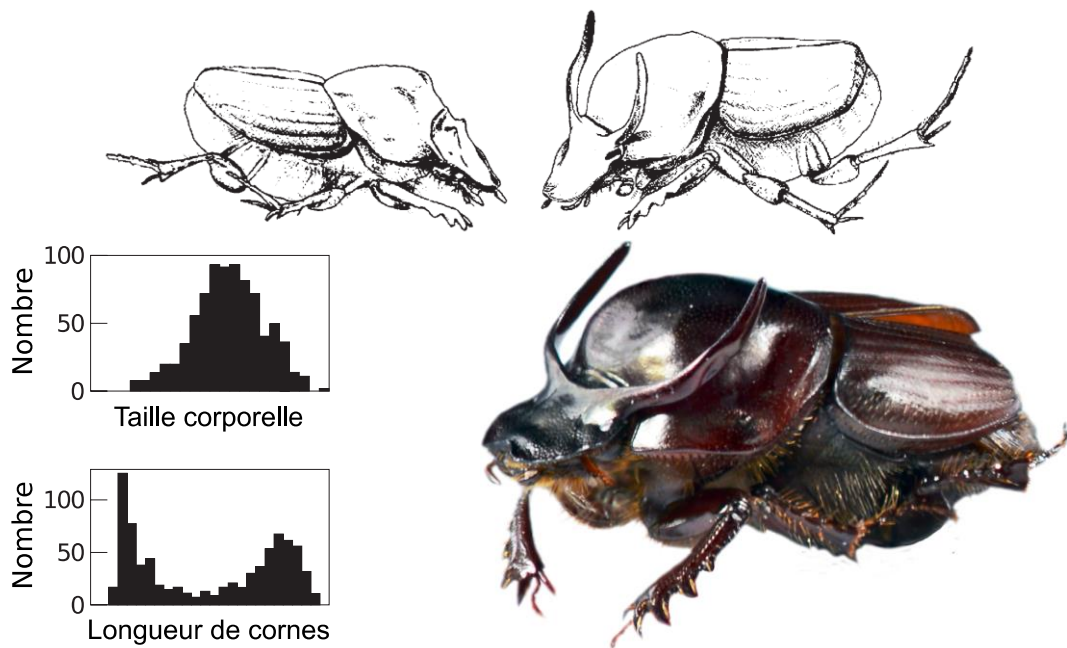


Figure 10. En haut: Morphologie typique de mâle de *O. taurus* sans et avec cornes (dessinés par S Richards). A gauche: Distribution des fréquences d'individus selon leur taille corporelle et leur longueur de cornes. (figure adaptée de Moczek et Emlen 2000). A droite: photo de mâle cornu © USDA

Les mâles ayant de longues cornes sont avantagés lors des combats avec les autres mâles pour accéder à une femelle. Cependant, les mâles n'ayant pas de cornes présentent une dispersion plus grande, une mobilité plus forte leur permettant d'adopter des tactiques furtives pour éviter le combat et accéder quand même aux femelles (Moczek et Emlen 2000). L'énergie nécessaire au développement de cornes pourrait aussi limiter l'allocation des ressources à d'autres traits morphologiques (Nijhout et Emlen 1998). La tactique intermédiaire, où les mâles présentent des cornes de taille moyenne, est quasiment absente de la population car ces mâles ne seraient alors pas suffisamment mobiles pour éviter les combats avec les mâles « cornus » et pas suffisamment combattifs non plus pour être suffisamment compétitif avec ceux-ci. Cette morphologie intermédiaire présente donc une aptitude phénotypique moins élevée que les deux autres formes plus extrêmes et est donc très peu présente dans la population.

1.3.4. Hétérogénéité individuelle

Empiriquement, la détection des compromis entre traits d'histoire de vie est rendue très difficile due à l'existence d'une variabilité entre individus persistante même après la prise en compte de la variabilité due à des facteurs mesurables (âge, sexe, expérience...). En poussant à l'extrême la pensée de McNamara et Houston (1996), selon lesquels les décisions d'allocation des ressources dépendent de l'état de l'individu, chaque individu aurait sa propre stratégie due à son état unique. Cette variabilité résiduelle est généralement appelée hétérogénéité individuelle ou hétérogénéité cachée. Bien qu'étudiée activement depuis les années 1980 chez les humains (Vaupel et al. 1979; Manton et al. 1981; Hougaard 1984) et chez les autres animaux (Lomnicki 1978; Johnson et al. 1986), l'intérêt porté à ce domaine n'a fait que croître depuis (Bjørnstad et Hansen 1994; Conner et White 1999; Fox et al. 2006; Caswell 2009; Tuljapurkar et al. 2009; Bolnick et al. 2011; Kendall et al. 2011; Cam et al. 2016; Gimenez et al. 2017). L'étude de l'hétérogénéité cachée présente une importance toute particulière en conservation avec la nécessité par exemple d'éviter de potentiels biais dans l'estimation des risques d'extinctions d'une population.

1.3.4.1. Hétérogénéité dynamique et stochasticité

La réalisation de la survie et de la reproduction d'un individu sont des processus stochastiques. Ainsi, la progression des individus dans leur cycle de vie, suivant les conditions rencontrées et leur état présent (et passé), peut à elle seule être responsable d'une grande différence de trajectoire de vie entre des individus même s'ils suivent un même processus stochastique (May 1973). Ce type de stochasticité est appelée stochasticité démographique (Caswell 2009) ou hétérogénéité dynamique (Tuljapurkar et al. 2009).

1.3.4.2. Hétérogénéité fixe et qualité

L'hétérogénéité résiduelle peut empêcher les compromis attendus entre les traits d'histoire de vie d'être détectés et même parfois entraîner des relations positives entre certains traits. Le modèle de van Noordwijk et de Jong (1986) a été proposé pour démontrer la possibilité d'association positive entre la reproduction et la survie lorsque la variabilité dans l'acquisition de la nourriture entre individus est plus grande que la variabilité dans l'allocation de l'énergie à ces traits vitaux. Ce modèle est décrit par la figure 11 représentant la survie future en fonction de la reproduction actuelle selon les capacités d'acquisition des ressources des individus qui sont de plus en plus importantes (droites $a=1, 2$ et 3) et de leurs patrons d'allocation d'énergie (e.g. droite $b=0.25$ pour 25% d'énergie allouer à la survie future et 75% associé à la reproduction actuelle, figure 11a). Lorsque la variabilité de la capacité entre les individus à acquérir de la ressource est plus forte que la variabilité dans les stratégies d'allocation d'énergie (figure 11b), alors il est possible de trouver une relation positive (zone grisée) entre les traits vitaux (survie future vs reproduction actuelle), et inversement (figure 11c).

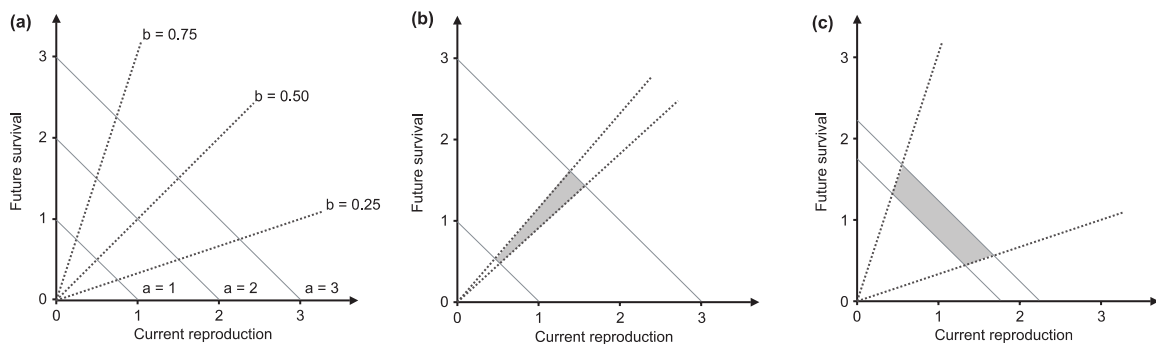


Figure 11. Modèle de van Noordwijk et de Jong (1986) expliquant les relations positives et négatives observées entre traits d'histoire de vie, suivant la variabilité individuelle d'acquisition (isoclines a) et d'allocation (isoclines b) de ressources. (figure adaptée de Hamel et al. 2010)

De manière empirique, il a été trouvé chez de nombreuses espèces, et notamment chez des vertébrés supérieurs, cette corrélation positive entre traits vitaux. Par exemple, Nussey et al. (2006) ont trouvé que les cerfs élaphe *Cervus elaphus* femelles se reproduisant pour la première fois à un jeune âge produisaient aussi en fin de vie les petits les plus lourds. Le fait de se reproduire tôt pour les femelles de cerfs élaphe serait donc un indicateur d'une valeur reproductive plus élevée par la suite que celles se reproduisant plus tardivement, masquant ainsi le compromis attendu entre les traits vitaux. Certains individus présenteraient donc des performances constamment supérieures tout au long de leur vie, comparées à d'autres individus (Descamps et al. 2008; McCleery et al. 2008; Bergeron et al. 2011). Cet exemple me permet ici d'introduire le concept d'hétérogénéité fixe (Wilson et Nussey 2010), ou « qualité individuelle » comme évoqué dans la partie sur les différences interindividuelles. Ce concept est au

centre d'un champ très actif de discussions en partie due à un emploi ambigu et très contexte-dépendant (Wilson et Nussey 2010; Bergeron et al. 2011). Cependant, les différents utilisateurs s'accordent tous sur le fait qu'il existe une variabilité dans la qualité des individus au sein d'une population et qu'une bonne qualité est corrélée, de façon plus ou moins parfaite, avec une forte aptitude phénotypique et inversement pour les individus de moins bonne qualité, aussi appelé individus « frêles » (Cam et al. 1998).

Le caractère évolutif de cette hétérogénéité fixe ne sera pas abordé ici mais son origine peut être génétique, associée ou non aux conditions rencontrées durant le développement (Hunt et al. 2004; Monaghan 2008; Cam et Aubry 2011; Johnston et al. 2013; Salvanes et al. 2013). De nombreux mécanismes de sélection équilibrante comme la sélection sexuelle antagoniste, l'avantage à l'hétérozygotie, la sélection fréquence-dépendante, permettent la préservation de cette hétérogénéité fixe et l'existence d'individus avec des aptitudes phénotypiques réduites (provenant d'un génotype de moins bonne qualité).

1.3.4.3. Hétérogénéité fixe vs dynamique

La part relative de ces deux sources d'hétérogénéité, fixe et dynamique, dans la variation observée des histoires de vie des individus fait toujours l'objet de nombreux débats et reste encore non résolue (Cam et al. 2016). Plusieurs études montrent ainsi une contribution très variable de ces deux sources d'hétérogénéité selon les traits d'histoire de vie étudiés et aussi selon les approches (Steiner et al. 2010; Plard et al. 2012; Hartemink et Caswell 2018; Jenouvrier et al. 2018).

2. L'environnement comme source de variation

Afin de comprendre les facteurs qui limitent les populations en milieu naturel, il est nécessaire de distinguer l'influence des facteurs extrinsèques (environnementaux) des facteurs intrinsèques (démographiques) et d'intégrer cette variabilité environnementale en plus des facteurs décrits précédemment (âge, sexe, état, hétérogénéité). Les conditions environnementales peuvent être fluctuantes dans le temps et dans l'espace et peuvent être caractérisées par leur intensité, leur fréquence et leur prédictibilité. Cette variabilité environnementale peut impacter les individus et les populations directement (à travers le métabolisme, les processus de reproduction...) ou indirectement (abondance de la ressource, prédateurs, parasites...), avec des effets immédiats et/ou à long-terme sur les individus et leur descendance. N'importe lequel de ces facteurs peut être considéré comme limitant s'il réduit la croissance d'une population ou la fait décliner. Ces facteurs peuvent agir seuls, en addition et même agir en interaction (de façon synergique ou

antagoniste) sur la dynamique d'une population. La variabilité environnementale peut aussi affecter la qualité individuelle et les compromis d'allocation entre les différents traits d'histoire de vie (Toïgo et al. 2002; Török et al. 2004) et les rendre moins détectables lorsque les conditions sont favorables (Tavecchia et al. 2005; Nevoux et al. 2007). Par exemple, chez une population canadienne d'écureuil d'Eurasie, ou écureuil roux *Tamiasciurus hudsonicus*, il a été montré que la faible disponibilité en ressource (les années où les cônes d'épinette blanche *Picea glauca* sont plus petits) entraînait un taux d'échec prénatal plus élevé (Studd et al. 2015) (voir figure 12). La faible disponibilité en ressources force les parents à passer plus de temps à se nourrir pour accumuler les ressources suffisantes et entraîne donc des coûts supérieurs pour se reproduire. Les auteurs notent aussi un effet négatif des faibles températures ambiantes lors de ces années pauvres en nourriture, ainsi qu'un effet de l'abondance des prédateurs (ici des mustélidés).

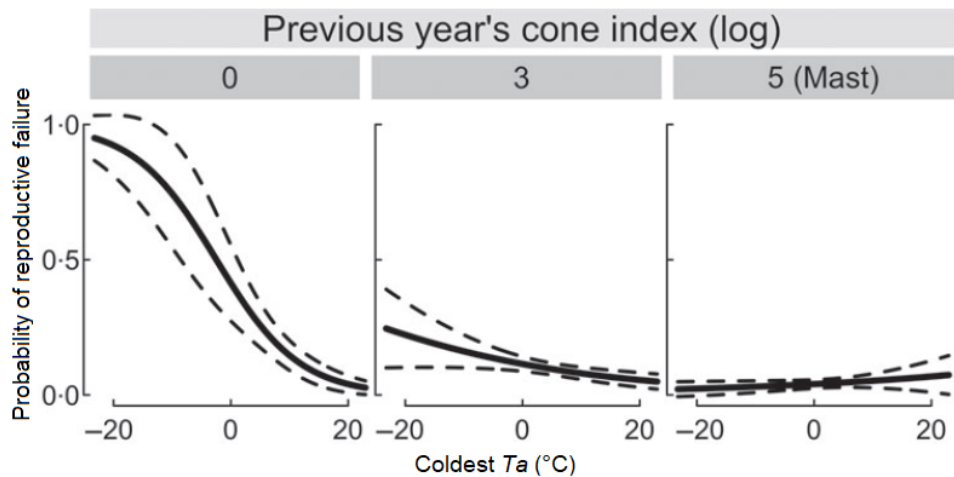


Figure 12. Effets prédits des températures les plus froides (T_a) pendant 4 jours consécutifs expérimentées dans les 14 premiers jours de la progéniture sur le taux d'échec de reproduction, en fonction de différentes conditions de ressource (indice d'abondance de cônes d'épinette blanche de l'année précédente : croissant de gauche à droite). (figure adaptée de Studd et al. 2015)



Juveniles d'écureuils roux (gauche © H. Kutson) et adulte sur un arbre d'épinette blanche (droite © Northern Woodlands).

2.1. Types de variabilités environnementales

Opposé à un environnement déterministe et apériodique, c'est-à-dire constant, on retrouve :

- les environnements périodiques : environnements présentant des variations à la journée, entre saisons, interannuelles (de type feus, crues, tempêtes...) ou entre années mais prédictibles.
- les environnements stochastiques : environnements présentant des variations mais non prédictibles.
- les environnements de type Markovien : environnements intermédiaires dépendant de l'état de l'environnement précédent. On y retrouve l'intégration du phénomène d'autocorrélation.

2.1.1. Environnement périodique

Que l'intensité de la variation environnementale soit forte ou non, la périodicité reste constante. Ainsi, la prédictibilité de l'environnement en fait un élément clé pour son utilisation par les organismes. Généralement, on retrouve une période où les individus vont se reproduire car plus propice en terme d'abondance de ressources (nourriture, disponibilité d'habitat...) ou lorsque les conditions climatiques sont moins sévères (Fretwell 1972). La tolérance des individus (plasticité phénotypique) leur permettra de survivre ou non face au stress rencontré lors des périodes moins favorables. Il existe cependant des mécanismes pour éviter cette phase plus ou moins défavorable prédictible comme la migration, la diapause, ou l'hibernation (Heldmaier 1989; Alerstam et al. 2003; Dingle 2014).

Un mécanisme particulièrement important dans les systèmes prédateurs-proies (au sens large du terme – cela inclue aussi les herbivores comme prédateurs et les végétaux comme proies) concerne l'ajustement temporel entre la période des besoins en nourriture des individus et la période d'abondance, de disponibilité de la nourriture. Ce principe est connu sous le nom de la théorie concordance/non-concordance (« match/mismatch ») qui a été initialement développée en milieu marin pour décrire la dépendance de la croissance et de la survie de poissons en début de vie à la synchronicité de leur nourriture principale, c'est-à-dire les stades précoces de zooplancton (Cushing 1990). Ce concept a ensuite été étendu au milieu terrestre (exemple de la mésange charbonnière *Parus major* de Durant et al. 2007, figure 13) et pour expliquer de nombreux phénomènes liés à la phénologie (déroulement dans le temps des étapes du cycle de vie) des espèces et populations.

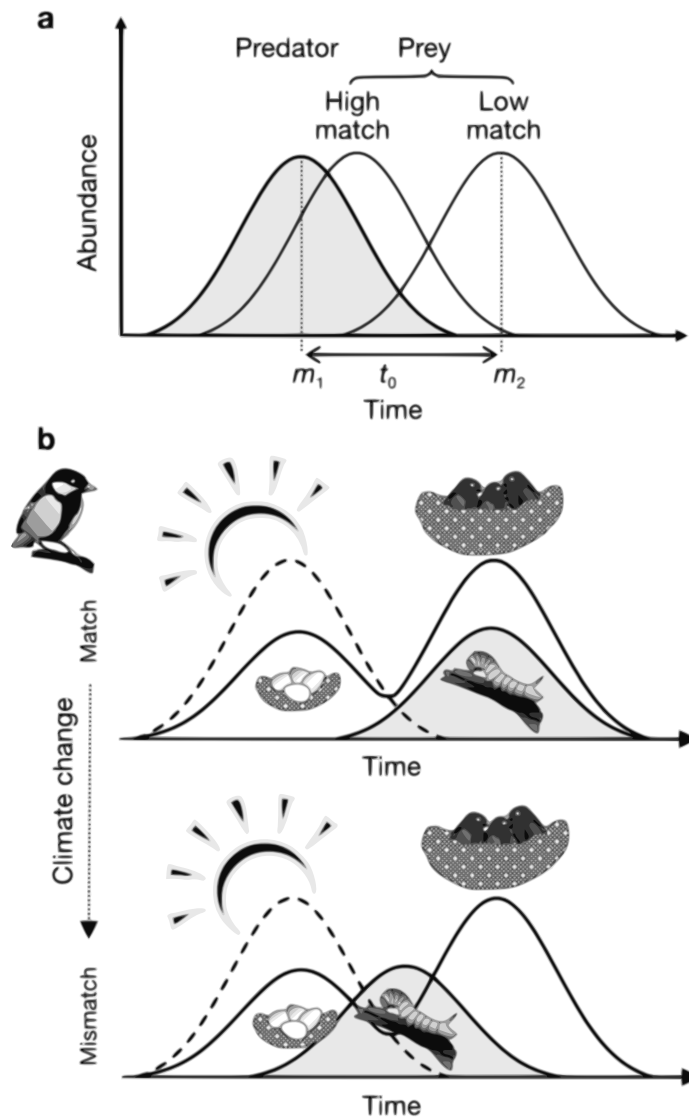


Figure 13. Théorie de la concordance/non-concordance. a) Interaction entre deux niveaux trophiques expliquée par cette théorie. Une forte concordance (*High match*) est représentée par un chevauchement temporel du prédateur et de sa proie. Un délai temporel (t_0) plus élevé entre ces deux populations (m_1 , m_2 ; moyennes respectives du pic temporel des populations 1 et 2). (figure adaptée de Cushing 1990, dans Durant et al. 2007). b) Exemple de non-concordance induit par le changement climatique chez la mésange charbonnière (Visser et al. 1998). Le signal environnemental (tirets), déclenchant la période de ponte, change de façon asynchrone avec les conditions environnementales prédominante au moment de l'élevage du poussin, c.a.d. quand la demande énergétique des oiseaux est la plus grande. (figure reprise de Durant et al. 2007).

2.1.2. Environnement stochastique

Un environnement stochastique, non prévisible par les organismes, est particulièrement contraignant pour les populations et devient un mécanisme de sélection particulièrement important (Levins 1968; Schaffer 1974). Une population, même avec un taux de croissance positif, peut éventuellement s'éteindre uniquement dû à la réalisation stochastique des conditions environnementales (Morris et Doak 2002; Lande et al. 2003), rendant plus difficile l'estimation de la persistance d'une population.

De nombreux mécanismes d'adaptation des traits d'histoire de vie ont été développés par les organismes pour gérer cette stochasticité, tels que la variabilité dans l'âge de première reproduction, la production d'une banque de graines dans le sol, la dispersion des individus, et la reproduction itéropare, c'est-à-dire de multiples événements de reproduction dans la vie d'un individu. Une stratégie semelpare, un unique événement de reproduction suivi de la mort de l'individu, engendre en effet une valeur reproductive plus élevée en milieu constant et favorable (Cole 1954; Lack 1968; Roff 1992; Stearns 1992; Wilbur et Rudolf 2006). En revanche, l'inconstance et l'imprévisibilité de l'environnement favorise des stratégies d'histoires de vie lentes et une répartition des occasions de reproduction afin d'éviter une aptitude phénotypique nulle dans le cas de conditions défavorables (stratégies « d'étalement du risque » Den Boer 1968 ; de « bet-hedging » Slatkin 1974; Stearns 1976).

2.2. Changement climatique

2.2.1. Constat et effets

En plus de cette variabilité environnementale, les organismes doivent faire face à des changements climatiques. Le changement climatique, qu'il soit dû à la variabilité naturelle ou à l'activité humaine, se rapporte à tout changement d'un facteur climatique, c'est-à-dire des modifications de la moyenne et/ou variabilité, persistant sur de longues périodes. Dans l'ensemble, les changements climatiques entraînent une asynchronie des organismes/populations avec leur habitat, avec les ressources disponibles. L'adaptation évolutive, comme vue précédemment, est donc une solution à long terme des organismes pour répondre à ces changements d'environnements. Cependant, la persistance d'une population ou d'une espèce va être déterminée par son potentiel et sa vitesse de réaction face à ces changements (Hoffmann et Sgrò 2011). En plus de la variabilité naturelle, les organismes doivent désormais faire face à des changements climatiques plus rapides et intenses que les changements dans lesquels ils ont évolué. A l'issue de l'accumulation d'études empiriques et de projections futures, le GIEC (Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat) (IPCC 2014) attribue la majorité des changements climatiques observés depuis les années 1950 (réchauffement global de la température de l'air et des océans, augmentation du niveau de la mer, modification de la cryosphère -surfaces englacées-, etc...) aux activités anthropiques. Seuls les modèles climatiques tenant compte des forçages anthropiques parviennent à décrire les changements observés (figure 14). En plus des changements climatiques, les organismes doivent aussi faire face à de nouveaux types de menaces avec la surexploitation des espèces, la fragmentation des habitats, les polluants, les espèces envahissantes (e.g. Soulé et al. 1991).

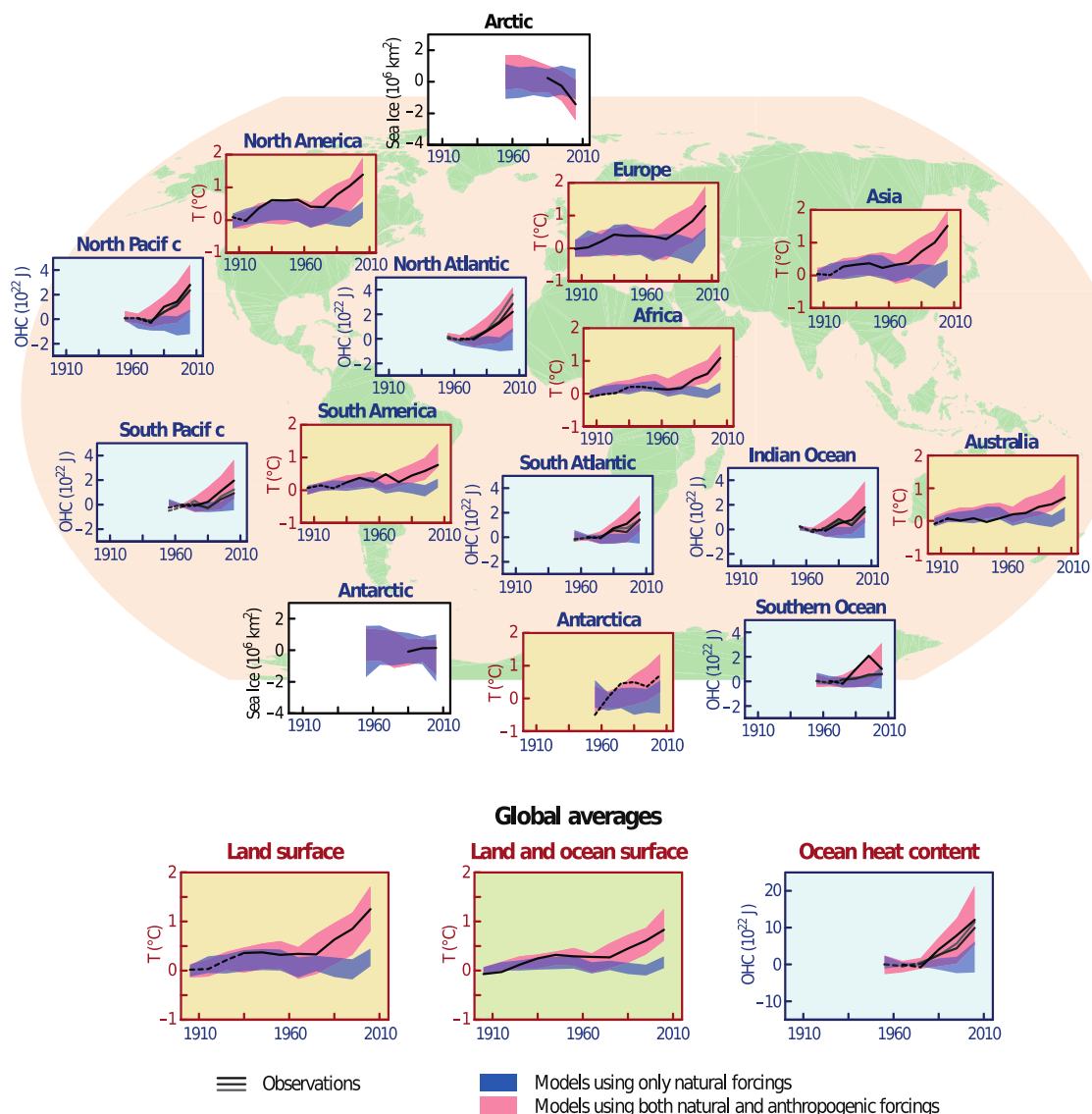


Figure 14. Comparaison des changements observés et simulés des températures de surfaces des continents (panneaux jaunes), d'extension de glace en septembre en Arctique et en Antarctique (panneaux blancs), et du contenu thermique de la couche supérieure des bassins océaniques majeurs (panneaux bleus). Les anomalies sont données relativement à la période 1880-1919 pour les températures de surface, 1960-1980 pour les contenus thermiques, et 1979-1999 pour la glace de mer. Les séries temporelles sont des moyennes décennales, tracées au milieu de chaque décennie. Pour les panneaux de températures, les observations sont en tirets si la couverture spatiale des données est inférieure à 50%. Pour les autres panneaux, les lignes représentent les données de bonne qualité et dont la couverture spatiale est bonne, les tirets représentent une couverture spatiale insuffisante, et donc l'incertitude associée plus élevée. Les résultats des modèles représentés viennent du Coupled Model Intercomparison Project Phase 5 (CMIP5), avec les contours représentant l'intervalle de confiance entre 5 et 95%. (figure reprise de IPCC 2014)

Les moyennes décennales des observations effectuées de 1906 à 2005 (ligne en noir) sont reportées au milieu de chaque décennie en comparaison de la moyenne correspondante pour la période 1901-1950. Les lignes en pointillé signalent une couverture spatiale inférieure à 50 %. Les bandes ombrées en bleu indiquent l'intervalle de confiance à 95 % de 19 simulations issues de 5 modèles climatiques qui ne considèrent que les forçages naturels produits par l'activité solaire et volcanique. Les bandes ombrées en rouge représentent l'intervalle de confiance à 95 % de 58 simulations obtenues avec 14 modèles climatiques tenant compte des forçages naturels et anthropiques. (Source : GIEC, 2007).

Les effets de ces changements climatiques ont été observés empiriquement dans une grande diversité de taxons et d'habitats. On retrouve des impacts sur la distribution des espèces et la composition des communautés. L'augmentation de la température de la mer du Nord au cours du dernier quart de siècle ($+1.05^{\circ}\text{C}$) a ainsi entraîné un déplacement vers les pôles, de plusieurs degrés de latitude, de la distribution de nombreux poissons exploités et non exploités en mer du Nord, 15 espèces sur 36 étudiées (Perry et al. 2005; Figure. 15). Les auteurs soulignent la vulnérabilité accrue à la surexploitation de ces espèces, les espèces présentant des stratégies d'histoire de vie plus lentes étant plus sensibles à des changements rapides, ainsi que leur rôle de proies clés pour certains prédateurs supérieurs qui eux n'ont pas changé leur distribution (découplage proies-prédateurs).

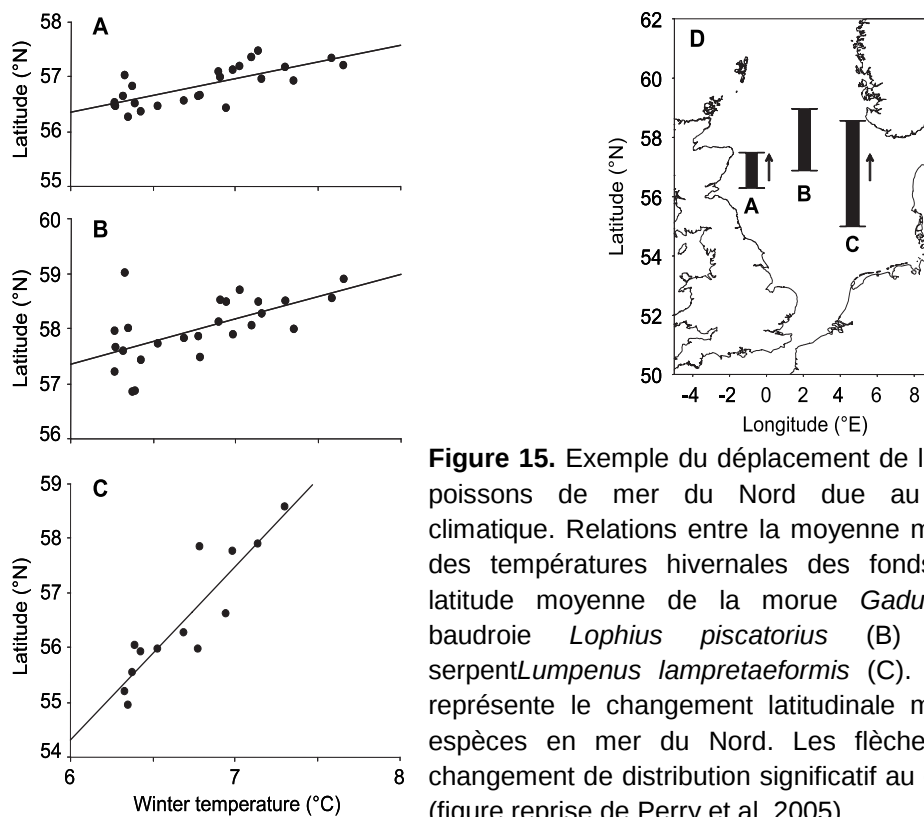


Figure 15. Exemple du déplacement de la distribution de poissons de mer du Nord due au réchauffement climatique. Relations entre la moyenne mobile sur 5 ans des températures hivernales des fonds marins et la latitude moyenne de la morue *Gadus morhua* (A), baudroie *Lophius piscatorius* (B) et lompénie-serpent *Lumpenus lampretaeformis* (C). Le panneau D représente le changement latitudinale moyen pour ces espèces en mer du Nord. Les flèches indiquent un changement de distribution significatif au cours du temps. (figure reprise de Perry et al. 2005)

Pour un même changement d'un facteur climatique, la direction dans la réponse des espèces peut être très différente. Par exemple, on enregistre une fonte des neiges de plus en plus précoce aux latitudes élevées dans l'hémisphère Nord. Chez le renne *Rangifer tarandus*, ou caribou au Canada, on observe un effet positif d'un printemps précoce, et donc une disparition avancée de la couverture neigeuse rendant accessible plus rapidement la végétation, sur la masse des petits produits (Pettorelli et al. 2005; Aikio et Kojola 2014 ; figure 16a). En revanche, la fonte de la neige et une débâcle de la banquise plus précoces réduisent la durée d'hibernation des ours polaires *Ursus maritimus* et rendent plus difficiles et incertains les déplacements lors de la saison de reproduction (Regehr et al. 2007; Rode et al. 2010 ; figure 16b et c).

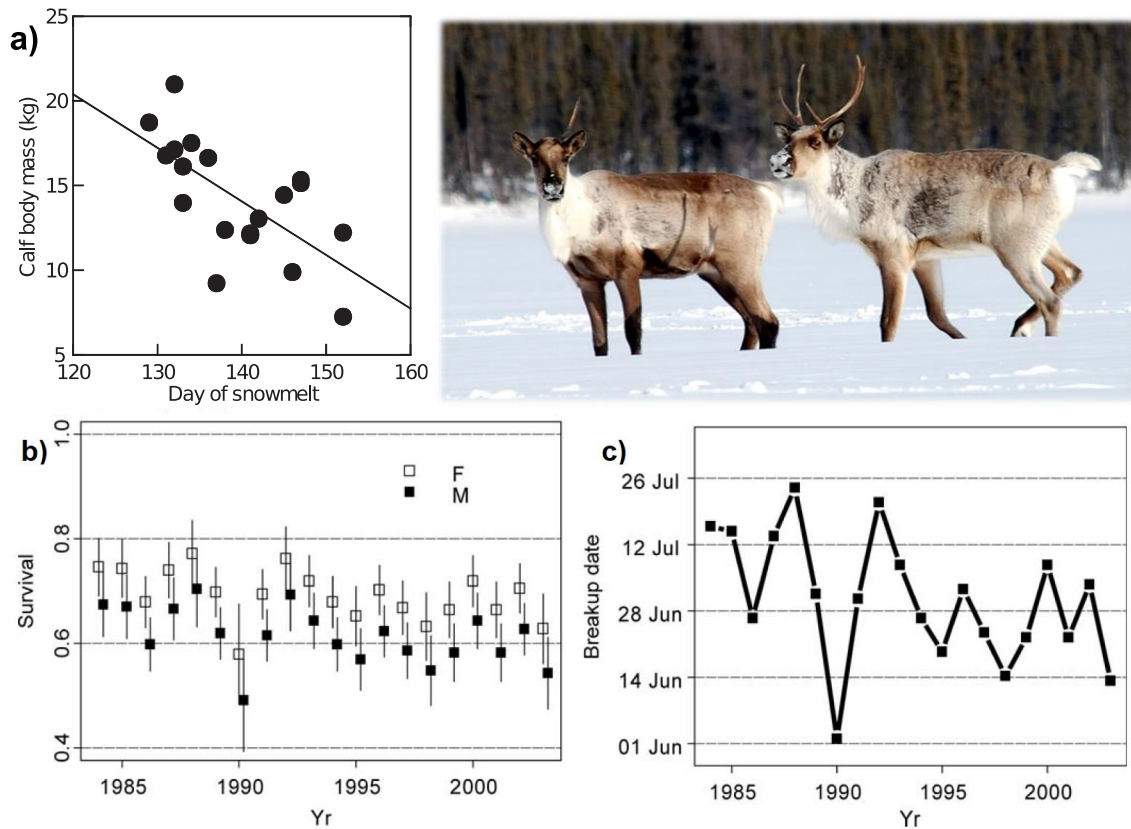


Figure 16. a) Relation entre le premier jour à (à partir du 1^{er} janvier) sans neige au sol et le poids moyen des faons de rennes à Vuotso, nord-est de la Finlande. (figure reprise de Aikio et Kojola 2014) Photo © J. Nagy

b) Survie apparente (et intervalle de confiance à 95%) des juvéniles d'ours blancs de l'ouest de la baie d'Hudson, Canada, entre 1984 et 2004. c) Date de la débâcle dans la zone de gestion des ours blancs de l'ouest de la baie d'Hudson. (figure reprise de Regehr et al. 2007) Photo © J. Anon - Caters NEWS - SIPA



Il existe également de grandes oscillations climatiques qui ont des impacts météorologiques pouvant être relativement similaires à celles induites par les changements climatiques. Par exemple, le phénomène d'El Niño (ENSO : El Niño Southern Oscillation) est probablement le phénomène météorologique le plus important sur Terre. Son influence se retrouve à travers le globe par des changements dans les températures de l'air, des océans, des précipitations, de pressions ou des courants atmosphériques (Sarachik et Cane 2010). L'ENSO représente la cyclicité des conditions environnementales intervenant dans le Pacifique tropical avec des cycles dont les conditions extrêmes (El Niño pour les épisodes chauds et La Niña pour les épisodes froids) apparaissent tous les 3 à 5 ans. L'influence de ces oscillations climatiques se fait ressentir sur l'ensemble des écosystèmes (Stenseth et al. 2004; Poveda et al. 2011), et

affectent la santé humaine en provoquant et/ou favorisant les épidémies (e.g. malaria sur le continent Indien : Bouma et van der Kaay 1996, dengue en Thaïlande : Cazelles et al. 2005, choléra au Bangladesh : Pascual et al. 2000).

Une des conséquences du changement climatique récent, en plus du changement de la moyenne des conditions climatiques, est d'accroître la variabilité de l'environnement avec une augmentation des amplitudes de ces grandes oscillations climatiques (e.g. pour l'ENSO : Guilyardi 2006; Lee et McPhaden 2010; Cai et al. 2014), ainsi que de l'intensité et de la fréquence des événements climatiques extrêmes (Easterling et al. 2000; Orłowsky et Seneviratne 2012; Sillmann et al. 2013a, b; Ummenhofer et Meehl 2017). Les événements extrêmes peuvent avoir de lourdes conséquences sur la croissance des populations comme observé avec un déclin généralisé chez 21 populations de papillons *Parnassius smintheus* dans les Rocheuses en réponse aux hivers extrêmement froids ou extrêmement chauds (Roland and Matter 2013).

L'ensemble de ces changements et l'accumulation de preuves empiriques concernant la disparition de populations, d'espèces et l'accumulation d'une « dette écologique » (l'accumulation d'un retard dans l'adaptation d'une espèce aux modifications de son environnement) chez de nombreux taxons (Brook et al. 2008; Kuussaari et al. 2009; Devictor et al. 2012) poussent la communauté scientifique non plus uniquement à s'interroger mais à affirmer l'entrée de la biosphère dans une 6^{ème} extinction de masse (Perrings et al. 1997; Wake et Vredenburg 2008; Barnosky et al. 2011; Ceballos et al. 2015 ; voir figure 17).

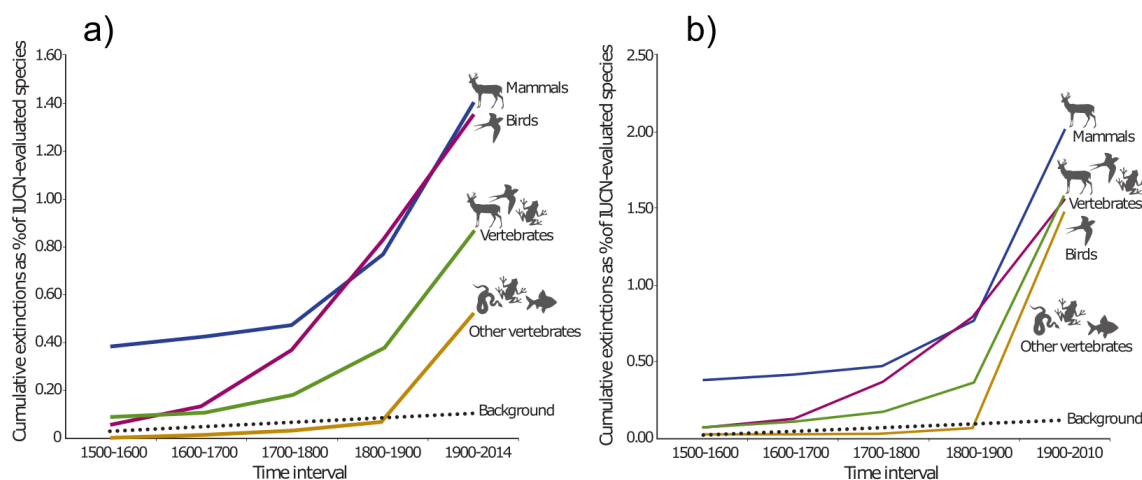


Figure 17. Nombre d'espèces cumulées de vertébrés enregistrées comme éteintes (a) ou éteintes, éteintes à l'état sauvage ou probablement éteintes (b) en pourcentage du nombre d'espèces évaluées par l'IUCN (2012). La ligne en pointillés représente le nombre d'extinctions attendu selon un taux standard et constant d'extinction (2 extinctions de mammifères pour 10 000 espèces par siècle). (figure reprise de Ceballos et al. 2015)

La compréhension de l'interaction entre l'environnement et les espèces est donc un

enjeu majeur de ce siècle afin de prédire au mieux les effets des changements à venir dans le fonctionnement des écosystèmes et des services écosystémiques ainsi qu'essayer de diminuer la perte de la biodiversité (Hoffmann et Sgrò 2011; Cardinale et al. 2012).

2.2.2. L'hétérogénéité des milieux face aux changements climatiques

Cependant, même si l'on se réfère souvent à la valeur moyenne des changements globaux, l'hétérogénéité dans la réponse des différents types d'écosystèmes ou régions entrainerait des répercussions sur la biodiversité bien plus élevées qu'à l'échelle globale (figure 18 : Millennium Ecosystem Assessment 2005).

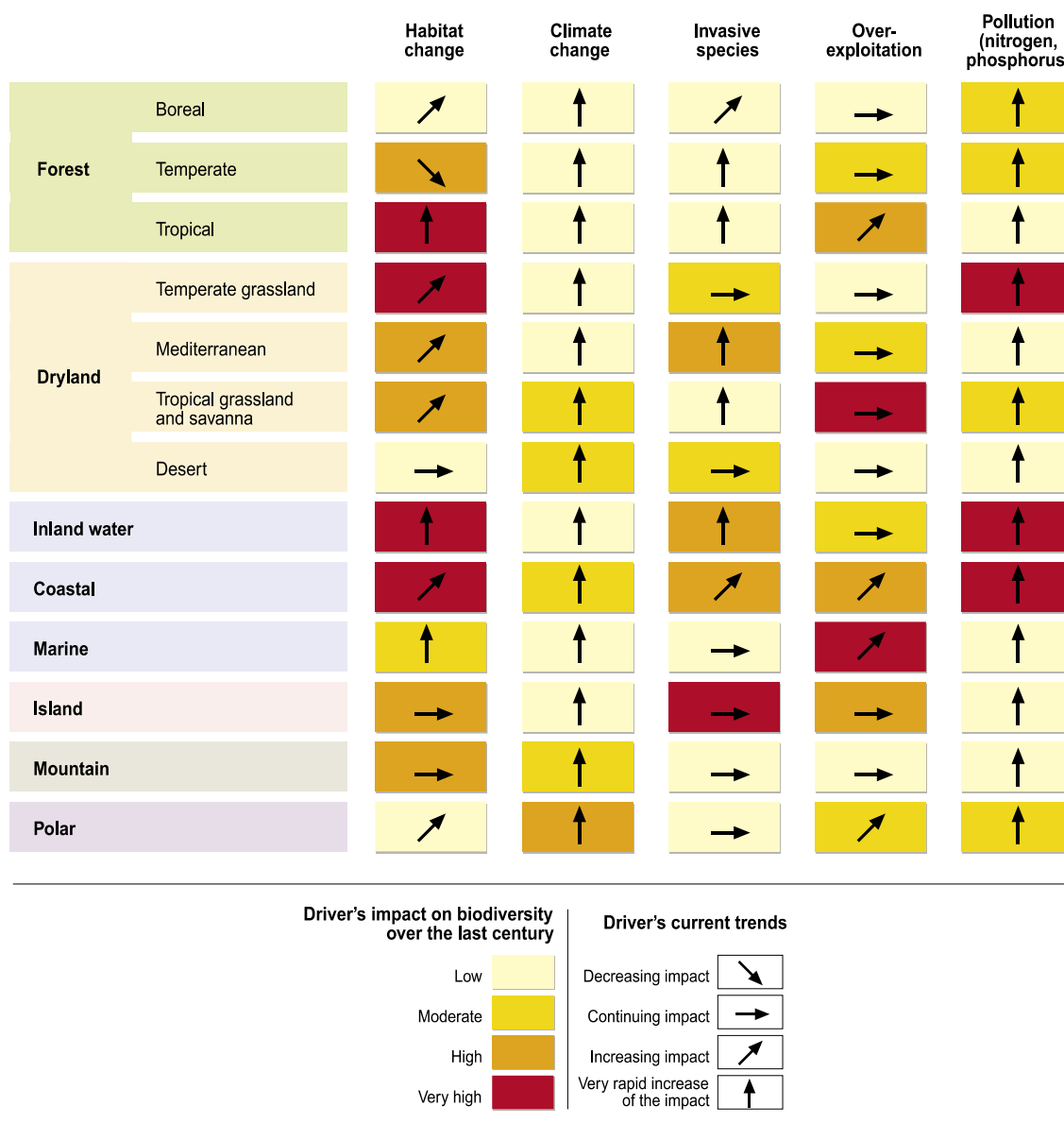


Figure 18. Principaux facteurs directs responsables de changements dans la biodiversité et les écosystèmes. La couleur dans chaque cellule représente l'impact de chaque facteur sur chaque type d'écosystème sur les 50-100 dernières années. Les flèches indiquent la tendance d'influence du facteur. (figure reprise du Millennium Ecosystem Assessment 2005)

Cette sensibilité accrue de certains types d'écosystèmes est particulièrement avérée pour les écosystèmes côtiers (Harley et al. 2006; Halpern et al. 2007) et polaires. En effet, les espèces vivant aux pôles subissent déjà des conditions de vie extrêmes et ces écosystèmes sont ceux les plus exposés, notamment avec la fonte accélérée de la glace de mer en Arctique (Comiso et al. 2008) et des forts changements régionaux dans l'étendue et la durée de présence de la glace de mer en Antarctique (figure 19 issue de Stammerjohn et al. 2012). La glace de mer est un élément clé modulant le climat mondial (Curry et al.

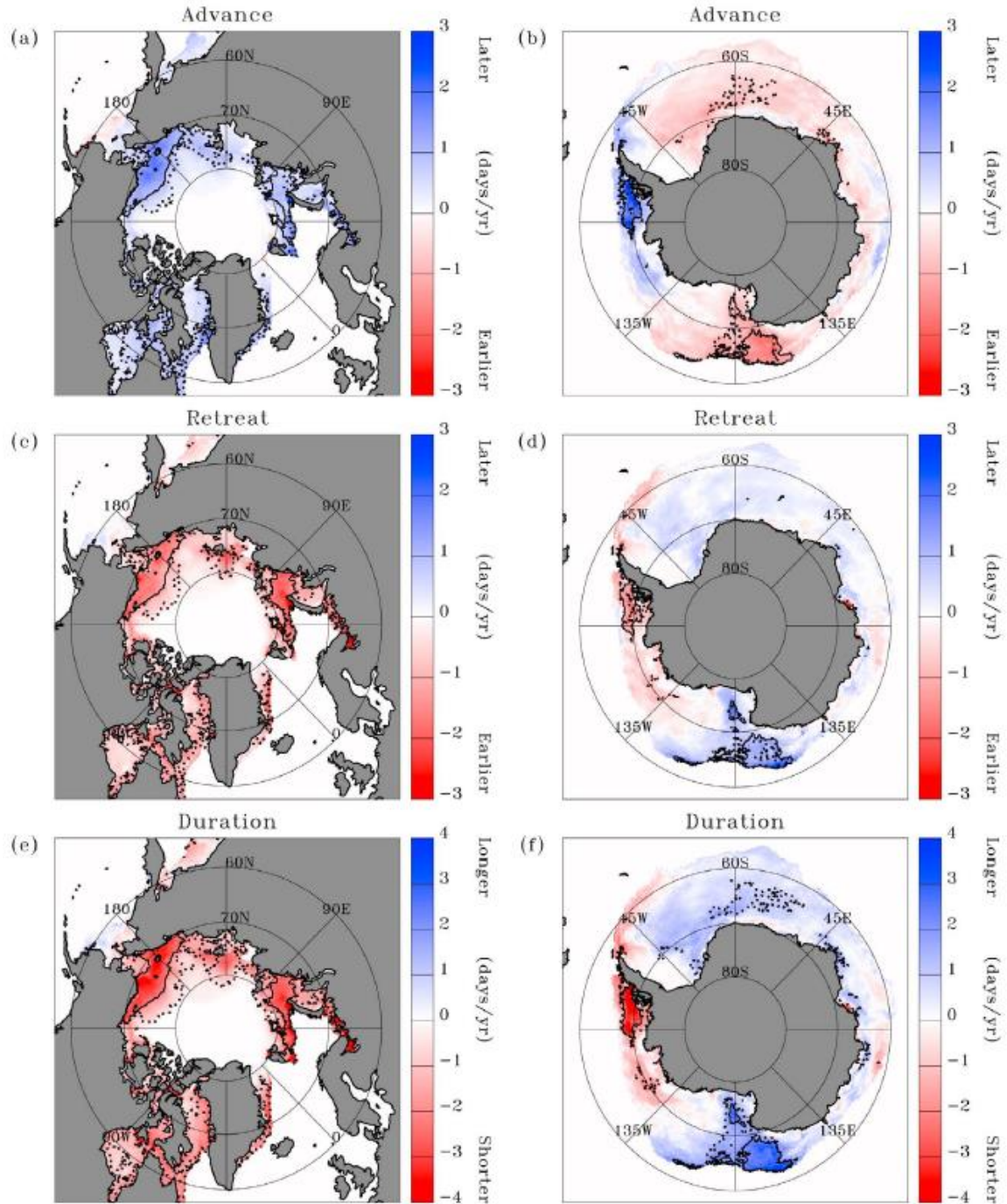


Figure 19. Tendance temporelle (jours/année) de 1979/1980 à 2010/2011 d'avancée de la glace de mer (a, b), de retrait de la glace de mer (c, d), de la durée de la saison de glace de mer (e, f) pour l'Arctique (panneaux de gauche) et l'Antarctique (panneaux de droite). La ligne noire délimite des sous-régions définies dans l'article, et la ligne en pointillée délimite les zones où la tendance est significative à un niveau $p < 0.01$. (figure reprise de Stammerjohn et al. 2012)

1995; Vihma 2014) et une zone de productivité et d'activité biologique considérable (Eicken 1992; Flores et al. 2012b, a; Thomas 2017). La glace de mer sert de support aux communautés algales, leur permettant ainsi rester dans la zone où la lumière est suffisante pour leur croissance. Les zones d'interfaces entre la glace et l'eau-libre (zone de glace en formation, fracture dans la banquise, banquise fragmentée ou « pack-ice ») représentent les zones d'abondance maximale de ces algues et donc de la meio et macrofaune s'y nourrissant (euphausiacés : krill, amphipodes, poissons) (Gradinger et Bluhm 2004; Flores et al. 2012). Ces zones de forte productivité concentrent ensuite de nombreuses espèces de mammifères marins et oiseaux mésoprédateurs et prédateurs supérieurs (Kovacs et al. 2011; Thomas 2017).

3. Densité-dépendance

L'influence de facteurs environnementaux sur la dynamique des populations n'est généralement pertinente que dans le contexte d'un effet de la densité de la population. Si l'on prend l'exemple de la disponibilité en ressources (que ce soit de la nourriture ou un habitat pour se reproduire, s'abriter), l'effet de la densité dépend de la disponibilité *per capita*, c'est-à-dire accessible par chaque individu d'une population. Ashmole proposa en 1963, chez les oiseaux marins coloniaux, une déplétion de la ressource avoisinante au fur et à mesure que les populations croissent et exploitent ces ressources. Les traits d'histoire de vie liés à la reproduction seraient ainsi négativement impactés et la taille de la colonie serait donc rétroactivement limitée. Le « halo d'Ashmole » est lié au concept de densité-dépendance qui est fondamental en biologie des populations (Fowler 1981; Murdoch 1994; Courchamp et al. 1999; Berryman 1999) avec de nombreuses applications en conservation et en gestion de la biodiversité (Stephens et Sutherland 1999; Henle et al. 2004; Winemiller 2005; Eberhardt et al. 2008).

La densité-dépendance est en effet nécessaire pour réguler une population, c'est-à-dire maintenir sa persistance (en environnement favorable) mais en contraignant sa limite supérieure bien en dessous de l'infini et en entraînant son retour au voisinage de la capacité de charge (K : la population maximale d'une espèce qu'un environnement peut soutenir : Verhulst 1838) après avoir été perturbée. Cependant, l'idée que les populations soient naturellement régulées (Nicholson 1933; Lack 1966) a fait l'objet, jusqu'à très récemment, d'un vaste et très actif débat, causé en partie par l'ambiguïté et les différents usages du terme de densité-dépendance (voir : Andrewartha and Birch 1954; Turchin 1995, 1999; Wolda 1995; White 2001; Berryman et al. 2002; Berryman 2004; Lebreton 2009; Hixon and Johnson 2009). Herrando-Pérez et al. (2012) recense plus de 60 termes différents pour la densité-dépendance, dont 12 persistent à travers la littérature contemporaine (figure 20).

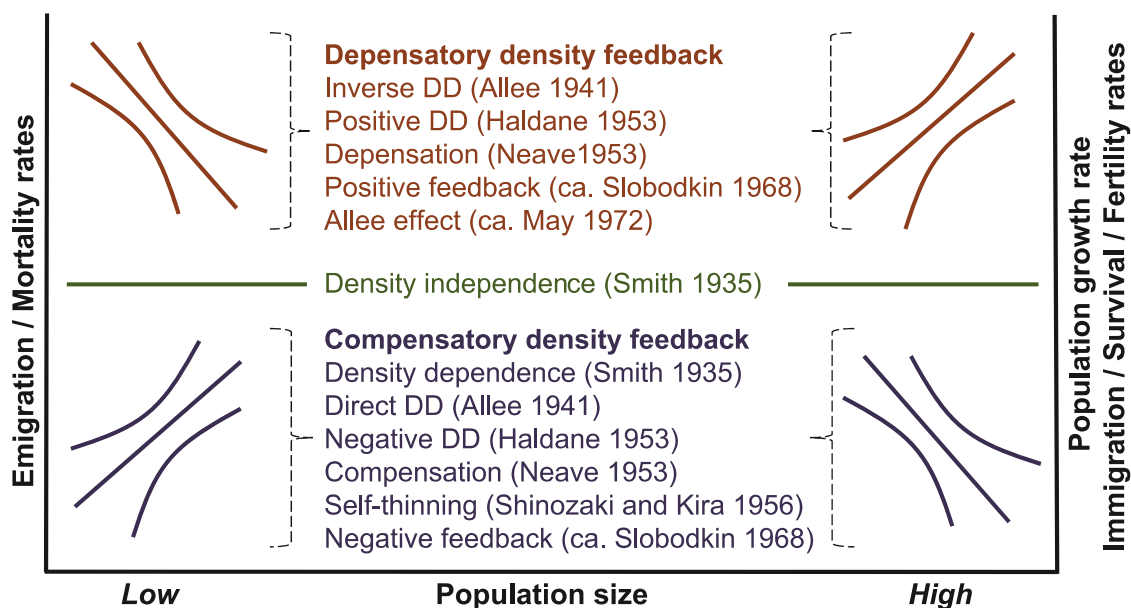


Figure 20. Terminologie majoritairement utilisée pour les phénomènes de densité-dépendance inverse (marron), densité-indépendance (vert) et densité-dépendance directe (bleu). Les lignes représentent les rétroactions linéaires. (figure reprise de Herrando-Pérez et al. 2012)

Il est maintenant clairement admis que la densité-dépendance est un processus nécessaire pour éviter la dérive d'une population vers l'infini ou l'extinction systématique et les questions actuelles portent ainsi plus sur sa détection et la quantification relative des processus densité-dépendants et indépendants. L'interprétation communément admise de la densité-dépendance est dérivée de la définition de Murdoch et Walde (1989) qui stipule qu'il existe des relations entre les traits vitaux des individus, et donc d'une population, et la taille de la population. Ces relations sont dans l'ensemble non linéaires et la réponse d'un paramètre peut être négative ou positive et de force variable suivant la densité et le contexte écologique. La densité-dépendance directe qualifie le plus souvent un effet rétroactif négatif sur la densité d'une population (Sinclair et Pech 1996; Turchin 1999; Hixon et al. 2002) alors que la densité-dépendance inverse, appelée aussi effet Allee ou densité-dépendance positive, représente toute réponse positivement liée à la densité d'une population (Allee 1931; Courchamp et al. 1999; Stephens et al. 1999; Kramer et al. 2009). Quand la densité est en dessous de la capacité de charge maximale du milieu, le taux de croissance de la population est positif et la population augmente vers K ; inversement quand la densité dépasse K , le taux de croissance de la population devient négatif et la population décline (voir figure 21).

Les fluctuations autour de K peuvent être plus ou moins grandes et plus ou moins irrégulières, résultant non pas en un équilibre stable (attracteur unique) mais en cycles stables : la dynamique de la population passe successivement par plusieurs attracteurs toujours dans le même ordre (Smith et al. 2006). Dans certains cas extrêmes, très peu mis

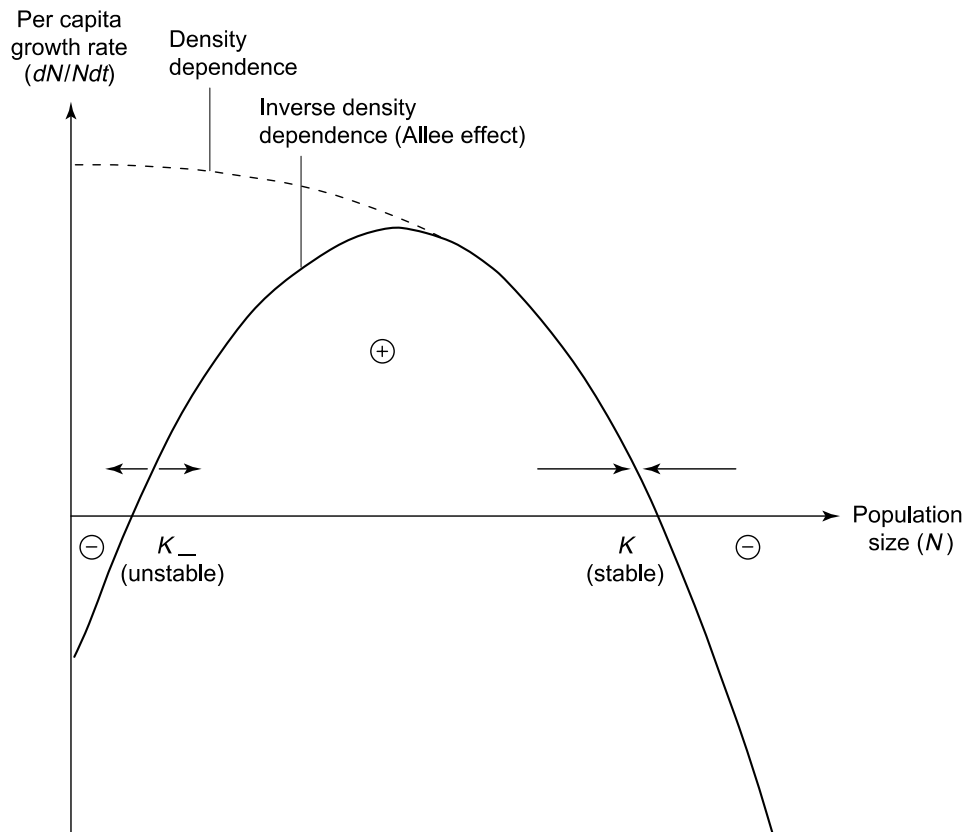


Figure 21. Illustration de l'effet Allee, à partir d'un modèle mathématique simple :

$$\frac{dN}{dt} = rn\left(1 - \frac{N}{K}\right)\left(\frac{N}{K_-} - 1\right)$$

Le taux de croissance per capita ($\frac{dN}{dt}$) est négatif au-dessus de la capacité de charge maximale (K) et positif en dessous. Cependant, en présence de l'effet Allee, ce taux décroît aussi en dessous d'une certaine taille de population, voir devient négatif en dessous d'un seuil critique de population (K_-) (et pouvant donc mener à une extinction). (figure reprise de Courchamp et al. 1999)

en évidence empiriquement (Benincà et al. 2008), la dynamique d'une population peut être attirée en même par temps par de multiples attracteurs et sa trajectoire dépendra des conditions initiales de cette population (déterminant le point d'attraction qui sera favorisé) (attracteurs chaotiques, Eckmann et Ruelle 1985; Neubert et Caswell 2000; Turchin 2003).

3.1.Densité dépendance négative

Les causes possibles de densité-dépendance négative peuvent être regroupées en deux catégories : la compétition (interférence entre les individus ou exploitation d'une même ressource) et la prédation (incluant les maladies, le parasitisme, les parasitoïdes, la prédation directe, incluant aussi l'herbivorie). La territorialité est un mécanisme de régulation social trouvé chez de nombreuses espèces animales entraînant souvent l'utilisation exclusive d'une zone sans, ou avec peu, de chevauchement avec ceux des

conspecifics (Maher et Lott 1995; Ferreras et al. 1997). Pour maximiser leur valeur sélective, les individus doivent s'établir sur des territoires optimaux, de bonne qualité, et les défendre contre leur conspecifics ou contre d'autres espèces (Rodenhuse et al. 1997). Dans le cas d'une population de Lynx pardelle *Lynx pardinus*, ou Lynx ibérique, ayant atteint une saturation en termes d'habitats favorables par rapport au nombre d'individus, le phénomène de territorialité reste bien marqué avec les individus possédants chacun leur territoire (Ferreras et al. 1997). Dans cette population, la compétition, parfois directe (combats), pour les territoires présentant la meilleure quantité de proies et les meilleurs abris entraîne systématiquement l'exclusion d'un des deux individus vers une zone moins optimale, avec pour conséquence une diminution de son aptitude phénotypique.

La prédation peut aussi impacter fortement la dynamique d'une population en influençant la taille de la population ou sa structuration (en âge, selon les sexes...). Une étude expérimentale manipulant l'abondance de nourriture et la densité d'individus de salamandre à longs doigts *Ambystoma macrodactylum* a montré une influence combinée de ces facteurs sur le taux de prédation intraspécifique (cannibalisme) (Wildy et al. 2001 ; figure 22). Plus les individus étaient nombreux au même endroit, plus ils se reportaient sur des agressions intraspécifiques et sur la prédation des larves (favorisée par des rencontres plus fréquentes à forte densité), bénéficiant à la fois d'énergie pour leur croissance et aussi d'une compétition future amoindrie par l'élimination de potentiels compétiteurs pour la ressource. Lorsque la quantité de nourriture disponible devenait plus faible, le taux de cannibalisme augmentait pour pallier le manque de ressources du milieu.

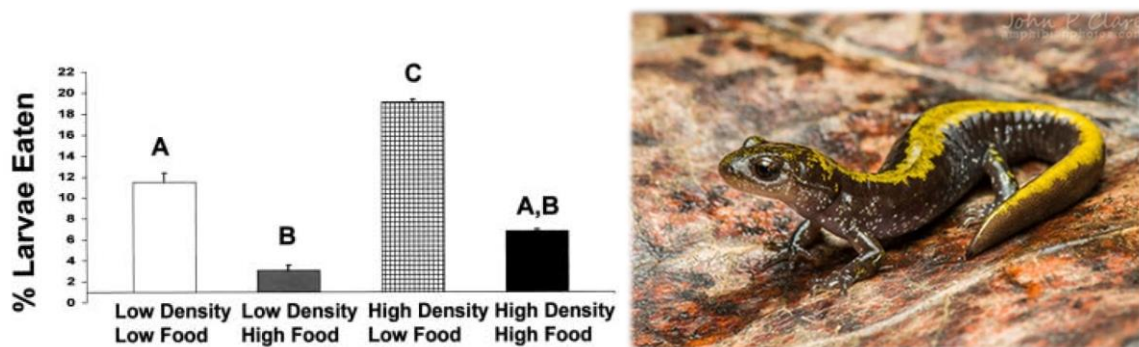


Figure 22. Pourcentage moyen de larves de salamandre à longs doigts mangées (cannibalisme) dans un milieu avec une faible et/ou forte densité d'individus et d'abondance de nourriture. Les larves proviennent d'une mare naturelle éphémère et étaient âgées d'environ un mois après leur éclosion. Les données représentent des mesures moyennes aux semaines 3, 5, 7 et 9 après le début de l'expérimentation. Les intervalles représentent l'erreur standard. (figure reprise de Wildy et al. 2001) Photo © J. P. Clare

3.2. Densité dépendance positive ou « effet Allee »

En 1931, Warder Clyde Allee propose l'existence d'interactions intraspécifiques bénéfiques pouvant conduire à une densité-dépendance inverse. Pour la densité-dépendance inverse, selon Kramer et al. (2009), six processus peuvent entraîner un effet Allee : une limitation de la population efficace (*i.e* reproductrice) (Sarnelle et Knapp 2004), une dilution de la prédation (Berger et Conner 2008), une coopération pour la défense contre les prédateurs (Jungwirth et al. 2015), pour s'alimenter (Pitman et Durban 2012) ou pour la dispersion (Serrano et al. 2005), ou l'amélioration des conditions biotiques et abiotiques (Kent et al. 2003).

La distinction, établie par Stephens et al. (1999), entre les effets Allee élémentaires (*component Allee effects*) et les effets Allee démographiques (*demographic Allee effects*) est reprise dans la littérature existante (e.g. Courchamp et al. 2008). Tout mécanisme donnant lieu à un effet Allee, comme par exemple la difficulté à trouver un partenaire de reproduction ou encore une coopération pour la recherche ou la capture de nourriture, est un effet Allee élémentaire. Un effet Allee élémentaire induit une relation positive entre une ou plusieurs composantes de l'aptitude phénotypique d'un individu (par exemple sur la survie, le taux de reproduction, etc...) et la taille ou la densité d'une population. Si le gain d'aptitude phénotypique des individus n'est pas compensé par de la densité-dépendance négative, que ce soit sur les mêmes ou d'autres composantes de l'aptitude phénotypique, ces éléments peuvent donner lieu à un effet Allee démographique, c'est à dire une relation de densité-dépendance inverse à l'échelle de la population. L'effet Allee démographique peut-être catégorisé selon son intensité, c'est à dire s'il induit l'existence d'un seuil critique de densité (voir Lidicker 2010 pour des exemples de termes synonymes et leurs origines : seuil minimum de densité, seuil Allee, seuil critique, population critique, etc...) en dessous duquel le taux de croissance *per capita* de la population devient négatif (effet Allee fort) ou non (effet Allee faible) (voir figure 23). Si le taux de croissance de la population devient négatif en dessous d'un certain seuil, alors celle-ci ne pourra se maintenir et diminuera inexorablement jusqu'à l'extinction (sans arrivée de migrants). Dennis (2002) propose ainsi que cet effet Allee démographique fort soit considéré comme la 5^{ème} composante de la notion de « vortex d'extinction » proposée par Gilpin et Soulé (1986) – les autres étant la stochasticité démographique, la fragmentation des populations et la perte de valeur sélective et de réponse évolutive adaptative due à une réduction du taux d'hétérozygotie. Ce concept symbolise l'amplification de la probabilité d'extinction d'une petite population au fur et à mesure que sa taille faiblit, créant de ce fait un cycle vicieux d'où la population peut difficilement s'extraire.

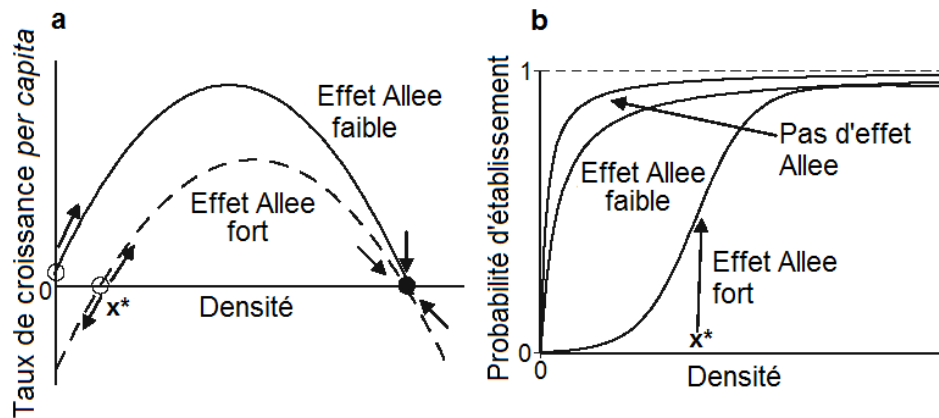


Figure 23. (A) Modélisation de la croissance ($\frac{dN}{dt}$) en fonction de la taille de la population (N) et (B) relation de la taille de la population (N) en fonction du temps (t) pour 3 populations. Ces 3 populations ont la même capacité biotique maximale (K) et le même taux de croissance maximal. Les valeurs de Theta (paramètre décrivant la forme de la courbe du modèle Theta-logistique) sont arbitraires mais représentent respectivement aux deux extrêmes $\Theta=0,25$ et $\Theta=4$, une population d'invertébrés (qui atteint son taux de croissance maximal rapidement puis décélère lentement jusqu'à K) et une population de vertébrés (avec une croissance exponentielle presque jusqu'à K , puis ralentissement rapidement). Au point d'inflexion (rond noir), toutes les courbes de croissance ont la même inclinaison de pente. (figure adaptée de Kramer et al. 2009).

Si plusieurs mécanismes existent, ils peuvent donc probablement s'accumuler et interagir entre eux au sein d'une même population - l'effet Allee multiple. En dépit de l'existence de publications sur le sujet (voir : Table 2 de Berec et al. 2007; Lidicker 2010), cette théorie demeure peu connue et peu reconnue. Son problème actuel est qu'elle nécessite, pour pouvoir affirmer son existence et la quantifier, d'estimer simultanément les interactions de ces effets entre eux et la prévalence de chacun de ces effets séparément. L'axe de recherche principal sur les effets Allee multiples porte sur la modification du seuil critique de densité. Berec et al. (2007) suggèrent qu'il est difficile d'imaginer que la combinaison d'effets Allee abaisse ce seuil critique en dessous de ceux des effets Allee pris séparément. Ils proposent donc que le seuil critique de densité résultant de l'effet Allee multiple soit au moins égal ou plus grand que celui du plus élevé des effets Allee individuels.

4. Contexte et enjeu de la thèse

La compréhension des mécanismes entraînant des variations dans la taille d'une population dans un contexte de changement global et d'accélération des taux d'extinctions des espèces (Van de Pol et al. 2010) est devenue nécessaire pour les écologues, afin de produire des stratégies de conservation et de gestion appropriées. Des études rétrospectives et prospectives (projections) ont permis d'identifier des liens entre le climat et de multiples traits vitaux (e.g. Jenouvrier et al. 2009; Barbraud et al. 2011; Pardo et al. 2017). Cependant, la plupart des études visant à caractériser les effets des variations

climatiques sur les populations ont soit directement relié ces variations aux changements de taille d'une population (e.g. (McLaughlin et al. 2002; Drake 2005; Tyler et al. 2008) ou ont lié le climat à un ou à un petit nombre de traits vitaux (e.g., Barbraud et Weimerskirch 2001; Jenouvrier et al. 2003, 2005; McMahon et Burton 2005; Sandvik et al. 2005; Votier et al. 2008; Ballerini et al. 2009; Oro et al. 2010), en combinaison ou non avec des changements dans l'abondance ou la distribution des proies (Frederiksen et al. 2006; Furness 2007; Bustnes et al. 2013; Erikstad et al. 2013). De plus, comme mentionné dans les paragraphes précédents, il existe de nombreux facteurs intrinsèques en plus de la variabilité environnementale influençant les variations d'une population et sa structure. Pour comprendre la dynamique d'une population, il est donc **nécessaire d'avoir une approche multi-trait** (survie, recrutement, paramètres de reproduction...) et de **quantifier simultanément l'influence relative, et les interactions** potentielles, **des différents processus densité-dépendants et indépendants** ainsi que des **sources d'hétérogénéité inter et intra-individuelles**.

Toutefois, parvenir à une compréhension holistique du fonctionnement d'une population est un défi de taille lorsqu'il faut rassembler l'ensemble des données nécessaires. Premièrement, il est nécessaire d'identifier les étapes du cycle de vie d'une espèce qui sont les plus sensibles à l'influence des facteurs intrinsèques et extrinsèques ainsi que des traits vitaux les plus impactés. Un suivi individuel détaillé des individus tout au long de leur vie est donc nécessaire. L'étude à l'échelle populationnelle, sans détails sur les individus, peut néanmoins fournir des prédictions plutôt précises et permettre de déterminer les sources des changements dans la taille d'une population (Royama 1992; Berryman 1999; Turchin 2003). Deuxièmement, il est très extrêmement difficile de contrôler et manipuler expérimentalement à la fois les facteurs densité-indépendants et densité-dépendants dans des populations naturelles. Les facteurs intrinsèques et extrinsèques n'étant pas sous contrôle, les études sont alors basées sur des données observationnelles. Le choix des variables à inclure pour représenter le climat, la population focale, les espèces en compétition ou des niveaux trophiques inférieurs (proies) ou supérieur (prédateurs) devient ainsi crucial. Ces variables doivent alors être recueillies sur une gamme suffisamment large de conditions afin de pouvoir inférer sur leur influence. Ces jeux de données à long-terme sont très rares et précieux car difficiles à maintenir dans le temps (Clutton-Brock et Sheldon 2010), et potentiellement difficile à collecter, par manque de connaissances sur les variables pertinentes ou due à des contraintes logistiques comme en milieux extrêmes ou marins notamment.

L'utilisation des indices climatiques globaux semble parfois permettre une meilleure prédiction des processus écologiques en relation avec le climat que celle issue des conditions météorologiques locales (Hallett et al. 2004). Cependant, la compréhension en

elle-même du lien avec les conditions locales peut-être rendue très difficile par l'interprétation des indices globaux résumant la complexité de plusieurs facteurs climatiques, dans le temps et dans l'espace, à généralement une seule valeur. La mesure directe des conditions environnementales (climat, taux de prédation, disponibilité de la ressource...) à une échelle temporelle et spatiale appropriée (à la population et au système en question) permet donc une interprétation plus directe et explicite de la réponse des organismes aux changements environnementaux.

L'ensemble des phases du cycle de vie des individus doit être pris en compte. Les espèces migratrices peuvent être exposées à des conditions environnementales parfois très différentes suivant leur site de reproduction, leur site d'hivernage et celles rencontrées lors de la migration. Les individus peuvent aussi subir un effet de report (« carry-over effect ») des conditions expérimentées pendant l'hivernage sur leurs traits vitaux de la saison de reproduction suivante (Norris 2005; Harrison et al. 2011; Duriez et al. 2012). L'énergie supplémentaire investie par l'individu pour se maintenir lors de mauvaises conditions hivernales pourra se faire ressentir sur sa condition à la saison de reproduction, et inversement pour des conditions favorables.

Le type d'habitat de la population peut aussi engendrer de nombreuses contraintes logistiques pour leur étude. En milieu terrestre par exemple, l'influence de l'abondance en proies est relativement bien documentée tout au long du continuum lent-rapide, mais beaucoup moins d'études empiriques sont disponibles en milieu marin où la variation locale des proies est souvent difficilement mesurable (Frederiksen et al. 2006; Furness 2007; Cury et al. 2011; Erikstad et al. 2013; Barbraud et al. 2017). Ainsi les écologistes ont souvent recours à des proxies, c'est-à-dire des estimations d'une variable non mesurée par l'intermédiaire d'autres variables. Dans le cas du milieu marin, l'abondance des proies est souvent approximée au travers de variables océanographiques physiques comme la température de surface de mer (Frederiksen et al. 2007), ou par le biais des pêcheries avec des estimations de stock à larges échelles (Cury et al. 2011) ou de l'effort de pêche et des captures (Rolland et al. 2009).

Les écosystèmes marins sont particulièrement sensibles aux changements globaux comme vue sur la figure 18 mais la composante biologique de ces écosystèmes est très difficile à étudier. **Les oiseaux marins et les pinnipèdes sont des modèles d'études de choix pour comprendre l'impact des changements globaux sur les écosystèmes marins** étant donné leur nature à se reproduire à terre et à former des colonies plus ou moins denses, facilitant leur suivi à long-terme. Ils représentent une partie facilement visible et accessible des écosystèmes marins, intègrent les processus écologiques à large échelle spatiale et temporelle, et reflètent les impacts des changements climatiques subis par les maillons trophiques inférieurs (e.g. Bustnes et al. 2013). Leur

place de prédateur supérieur (*sensu* Sergio et al. 2014) dans les réseaux trophiques et leur diversité de régimes alimentaires (du plancton aux prédateurs de poissons et calmars) et de zones de chasse (milieu néritique, milieu pélagique, milieu benthique) en font de très bons bioindicateurs de leur écosystème (Brooke 2004; Boyd et al. 2006; Sergio et al. 2008; Estes et al. 2010). Les oiseaux marins sont au centre de nombreuses mesures de conservation mais aussi des priorités de recherche car la portée des mesures de protection, et donc celle de leurs milieux, reste encore limitée par de nombreux manques de connaissances (Lewison et al. 2012; Oro 2014). Dans les écosystèmes polaires et subpolaires, **les labbes sont des prédateurs supérieurs et charognards présentant une importance majeure dans le fonctionnement de ces écosystèmes**. Cependant, les réponses démographiques des prédateurs face aux fluctuations du climat et des proies restent encore mal connues, surtout dans les écosystèmes marins antarctiques (Pezzo et al. 2001).

Dans ce contexte, **l'objectif principal de cette thèse** est de déterminer **quelles sont les réponses démographiques et populationnelles de prédateurs marins supérieurs face aux fluctuations d'abondance de leurs proies, aux variations climatiques, à la densité-dépendance tout tenant compte de l'hétérogénéité inter et intra-individuelle** (âge, expérience, sexe, qualité ou stratégie). Pour ce faire, nous nous baserons sur l'analyse de suivis à long-terme individuels et populationnels d'oiseaux marins longévifs et prédateurs apicaux phylogénétiquement très proches dans deux biomes contrastés : le **labbe de McCormick** *Catharacta maccormicki* sur l'archipel de Pointe Géologie en Antarctique et le **labbe subantarctique** *Catharacta lonnbergi* sur l'archipel des Kerguelen en milieu subantarctique (Genre assigné selon Carlos 2016). Nous tirerons parti d'estimations d'abondances de leurs proies respectives : le manchot Adélie *Pygoscelis adeliae* et le manchot empereur *Aptenodytes forsteri* en Antarctique, et le pétrel bleu *Halobaena caerulea* et le prion de Belcher *Pachyptila belcheri* à Kerguelen. Ces jeux de données offrent une opportunité unique de pouvoir déterminer et quantifier simultanément les différentes sources de variabilité dans les changements de taille de populations naturelles occupant l'un des niveaux trophiques les plus élevés des réseaux alimentaires antarctiques et subantarctiques.

Les enjeux de cette thèse sont donc ici multiples. D'un point de vue fondamental, pour améliorer notre compréhension des mécanismes de régulation des populations de prédateurs d'un point de vue démographique et notre compréhension du rôle de la variabilité inter et intra individuelle dans la dynamique des populations et de l'évolution des stratégies d'histoire de vie. D'un point de vue plus appliqué, en identifiant les impacts potentiels du changement climatique dans les milieux polaires sur les oiseaux marins.

La thèse sera structurée en cinq chapitres suivis par une discussion générale. Les chapitres deux à cinq seront présentés sous forme d'article déjà publié ou en cours de publication et auront donc leur propre numérotation de figures et tables. Les suppléments d'informations de chaque chapitre seront situés à la fin du manuscrit, en appendix.

Dans un **Premier Chapitre**, les **modèles d'études** seront présentés, en détail pour les prédateurs et plus succinctement pour les proies, ainsi qu'un rapide état de l'art des méthodes utilisées afin de faciliter la compréhension de la suite du manuscrit où les méthodes statistiques appliquées seront détaillées dans chaque chapitre.

Le **Second Chapitre** abordera une **approche populationnelle du labbe de McCormick à Pointe Géologie**. La dynamique de la partie reproductrice de la population sera modélisée avec une approche bayésienne et différents facteurs densité-dépendants et indépendants (proies et climat local) seront intégrés, et leurs potentielles interactions testées. De plus, nous avons aussi considéré la possibilité d'effets retardés (lags) des conditions environnementales (proies et climat) sur la dynamique de la population.

Le **Troisième Chapitre** sera consacré à l'approfondissement de la compréhension des mécanismes influençant cette population en utilisant cette fois-ci un jeu de données d'un demi-siècle de suivis individuels. Ce chapitre présente une **approche multi-trait (survie, reproduction, paramètres de succès reproducteur) et l'étude simultanée des effets de l'âge et de covariables densité-dépendantes et indépendantes**. La première sous-partie sera consacrée à l'établissement des classes d'âges décrivant au mieux les traits vitaux de cette population. La deuxième sous partie sera consacrée au test de l'hypothèse de la canalisation environnementale (décrit dans la partie 1.2.2 de l'introduction) avec l'estimation de la variation temporelle des paramètres démographiques et la quantification âge-spécifique sur chaque trait vital de l'influence des covariables. Afin de lier les paramètres démographiques à la dynamique de la population, les résultats des sous-parties précédentes et des liens avec les variables environnementales seront utilisés pour construire un modèle structuré âge-dépendant permettant la projection de la dynamique de la population (de type Leslie, Caswell 2001) dans la dernière sous-partie.

Le **Quatrième Chapitre** s'intéressera à un **changement dans le régime alimentaire des labbes subantarctiques** de Kerguelen pouvant potentiellement refléter un changement dans l'abondance de leurs proies. Ce chapitre sera basé sur l'analyse de restes de proies collectées dans les nids de labbes subantarctiques sur 2 périodes avec 20 ans d'écart.

Le **Cinquième Chapitre** sera consacré à l'**étude de l'hétérogénéité latente** (i.e. non expliquée par l'âge, taille, etc...) et à l'**impact de l'expérience de reproduction sur les stratégies biodémographiques des deux populations** de labbes étudiées. Nous tirerons partie de l'analyse de deux populations d'espèces de labbes très proches phylogénétiquement mais présentes dans deux biomes avec une variabilité environnementale contrastée. Nous modéliserons différents traits vitaux (survie, reproduction, paramètres reproducteurs) de la portion reproductrice de la population. Nous testerons l'absence ou la présence de groupes d'hétérogénéités non observées, pouvant refléter des différences de stratégies ou de qualité au sein des populations, et le rôle de l'état reproducteur présent sur les traits vitaux. Grâce à des modèles structurés âge-dépendants basés sur les résultats de l'étude pour les classes juvéniles et de cette étude pour la partie adulte, nous estimerons différents traits d'histoire de vie depuis le recrutement des individus (valeur reproductive, longévité, temps passé dans un état) afin de comparer les stratégies démographiques au niveau intra et aussi inter-populationnel.

Chapitre 1: Sites, espèces d'études et méthodes générales



Île Mayes, Kerguelen © E. Gaget



Iceberg Pointe Géologie © N. Pacoureau

1. Les labbes (Ordre Charadriiformes | Famille *Stercorariidae* | Sous-famille *Stercorariinae*)

Les labbes sont des oiseaux marins longévifs, ressemblant aux goélands (faisant aussi partie des Charadriiformes, mais de la famille des *Laridae*), occupant des habitats tempérés à polaires dans les deux hémisphères. Toutes les espèces de labbes présentent un dimorphisme sexuel inversé (en faveur de la femelle). Ils présentent aussi une gamme très large de techniques pour se nourrir et de régimes alimentaires suivant l'espèce et la localité de la population ou encore la saison (reproduction ou hivernage). On retrouve de la prédation active sur des pétrels (Adams 1982; Fraser 1984; Zipan et Norman 1993; Mougeot et al. 1998), sur les poussins et les œufs de manchots (Jouventin et Guillotin 1979; Micol et Jouventin 2001), la pêche active en surface (Stahl et Mougin 1986; Young 1994), la pratique du charognage ou du cleptoparasitisme (la capacité à voler la nourriture de conspécifiques et surtout d'autres espèces leur a valu le titre de « pirate des hautes mers ») (Furness 1987; Spear et al. 1999; Reinhardt et al. 2000) – mais l'importance de l'utilisation du cleptoparasitisme varie énormément suivant l'espèce considérée. Les membres d'un couple peuvent aussi coopérer entre eux pour se nourrir, notamment pour prédater les poussins et œufs des manchots (Young 1963a), ou nourrir leurs poussins en mettant en pièces la nourriture (Young 1994). Bien que peu courant, il arrive que certains individus non reproducteurs pratiquent le cannibalisme sur les œufs et poussins.

La systématique des espèces de labbes est encore débattue et, suivant les auteurs, la famille des *Stercorariidae* est souvent divisée en deux genres avec huit à dix espèces (Ritz et al. 2008; Carlos 2016b):

- *Catharacta* (labbes, skuas en anglais): oiseaux prédateurs et charognards de taille moyenne à grande et se reproduisant dans l'hémisphère sud, excepté pour le Grand labbe *Catharacta skua*.
- *Stercorarius* (labbes, jaegers en anglais) : oiseaux plus petits pratiquant majoritairement le cleptoparasitisme et se reproduisant dans l'hémisphère nord. Le labbe pomarin *Stercorarius pomarinus* est parfois assimilé au genre *Catharacta*.

Les labbes de l'hémisphère sud sont aussi souvent considérés comme une superespèce. Ce complexe (*sensu* Carlos 2016) comporte : le labbe de McCormick (*C. maccormicki*, ang : south polar skua), le labbe du Chili (*C. chilensis*, ang : Chilean skua), le labbe antarctique (*C. antarctica*, ang : Falkland skua), *C. hamiltoni* (ang : Tristan skua) et le labbe subantarctique (*C. lonnbergi*, ang : brown skua). L'aire de répartition pour la période de reproduction de ces 5 taxons est représentée sur la figure 24 (tiré de Ritz et al. 2008 où *C. chilensis*, *C. antarctica* et *C. lonnbergi* sont considérées comme des sous-espèces de *C. antarctica* ; le labbe subantarctique devient alors : *C. antarctica lonnbergi*).

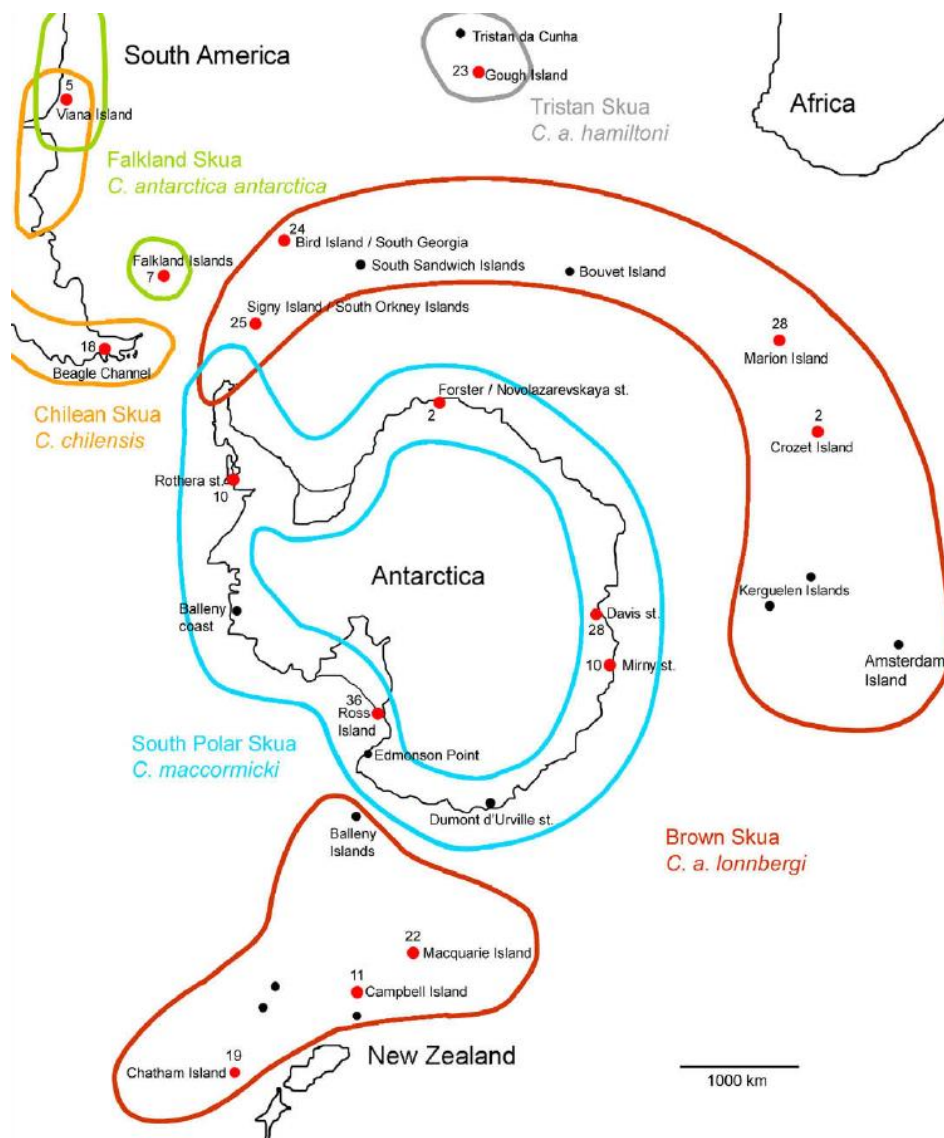


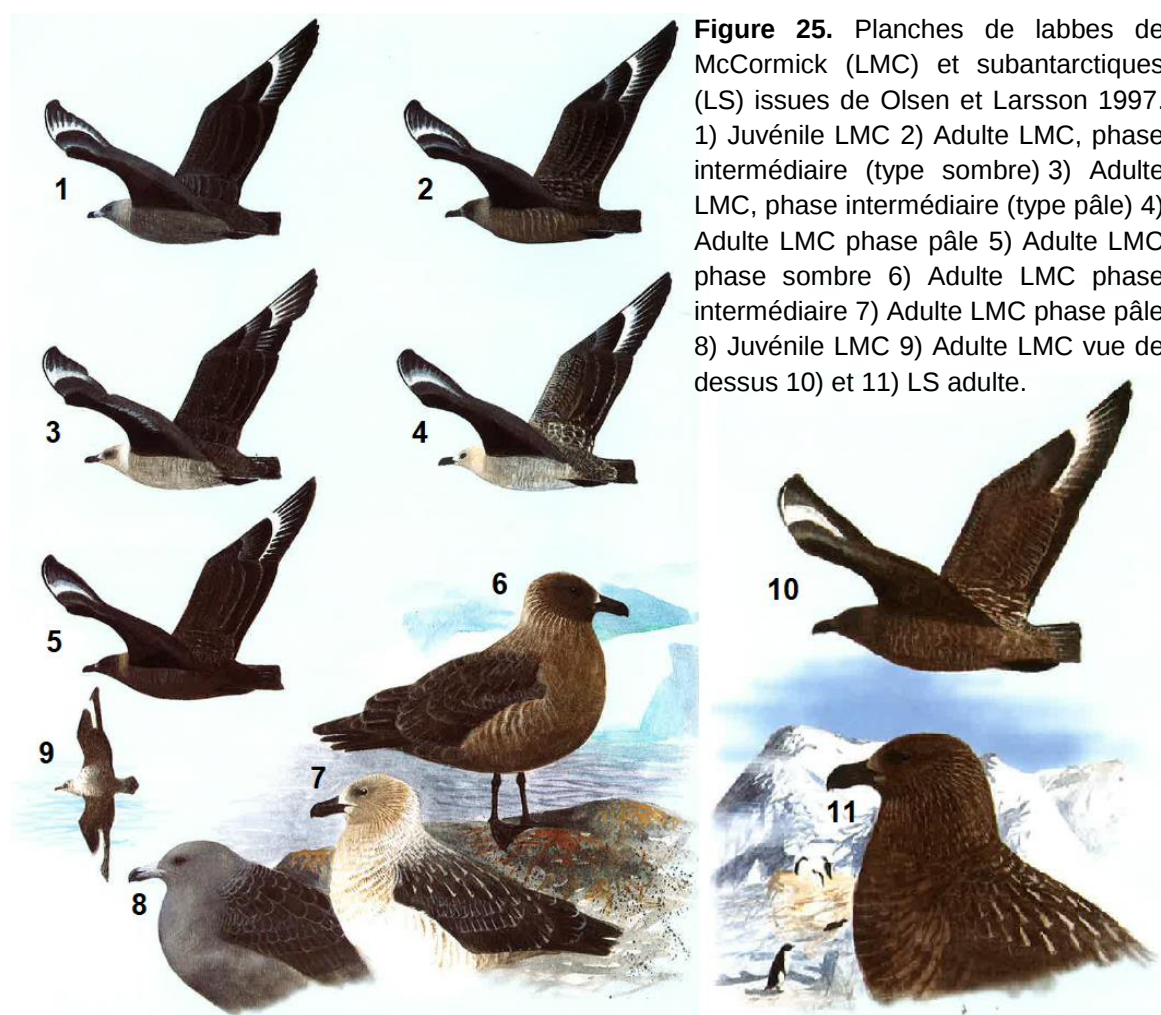
Figure 24. Distribution des espèces de labbes de l'hémisphère sud. Les populations sont représentées par des points rouges et noirs. (figure reprise de Ritz et al. 2008)

2. Espèces étudiées : labbe de McCormick et labbe subantarctique

Nous avons choisi d'étudier le labbe de McCormick et le labbe subantarctique dans un but comparatif car ces deux espèces sont très proches phylogénétiquement, morphologiquement, au niveau de leurs comportements et cycle de vie, et sont présentes en milieu polaire et subpolaire. Le labbe de McCormick se reproduit en effet partout le long de la côte antarctique et le labbe subantarctique se reproduit majoritairement en milieu subantarctique, bien que présent sur la côte antarctique aussi (surtout en Péninsule Antarctique). Ces espèces nichent en colonie ou parfois isolément directement sur les zones libres de glaces. L'hybridation entre les individus de ces deux espèces est

relativement courante lorsqu'elles sont en sympatrie (Ritz et al. 2008). Ces couples hybrides produisent une descendance viable et fertile (Parmelee et Pietz 1987; Parmelee 1988).

Les labbes de McCormick ont une envergure, d'environ 130 cm, et un poids d'environ 1-1.5kg, généralement plus faible que les labbes subantarctiques avec environ 150 cm d'envergure pour 1.5-2kg (Carter 1995; Olsen et Larsson 1997) (les femelles McCormick étant de taille équivalente aux mâles subantarctiques). Les labbes de McCormick présentent trois phases de plumage : pâle, intermédiaire et sombre, les plus courants étant les phases pâles et sombres (figure 25). Les labbes subantarctiques sont plutôt marron sombre.



Ces deux espèces présentent une combinaison unique de traits morphologiques adaptés au milieu marin et à la prédation. Ils possèdent des pattes palmées recouvertes d'écailles dures et terminées par de puissantes serres acérées. Le bec est différent de celui des *Laridae* et est largement crochu et tranchant, utilisé pour déchiqueter les proies. (figure 26)

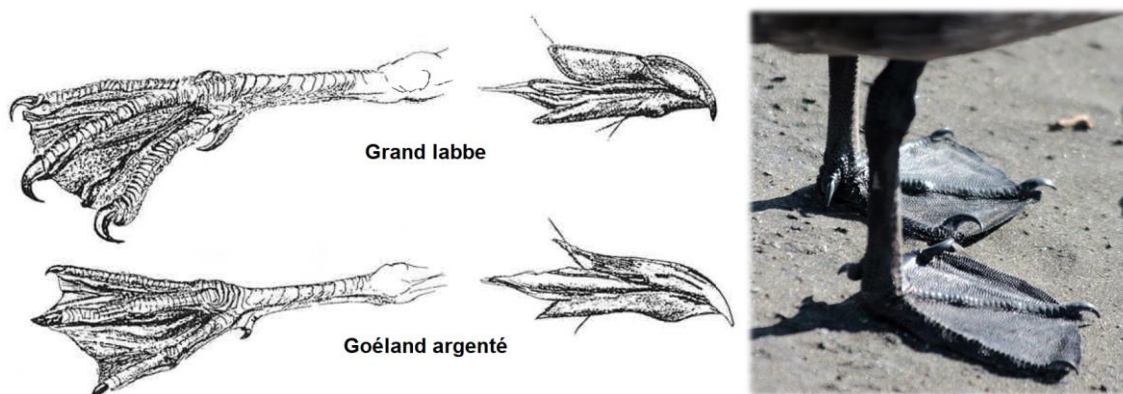


Figure 26. A gauche : comparaison des pattes et des becs de grand labbe et de goéland argenté. (figure reprise de Furness 1987) A droite : photo de pattes de labbe subantarctique © A. Corbeau

Dans les écosystèmes polaires et subpolaires, les labbes sont considérés comme des prédateurs supérieurs, la plupart du temps au sommet de réseau trophique, et comme des charognards ayant un rôle important dans le fonctionnement de ces écosystèmes. Cependant, leurs réponses démographiques et populationnelles aux fluctuations du climat et des proies restent encore mal connues, la plupart des études concernant plutôt les espèces arctiques ou subarctiques (Votier et al. 2007; Dawson et al. 2011; Schmidt et al. 2012; Barraquand et al. 2014). Carneiro et al. (2016) a souligné l'importance d'établir la dynamique actuelle de ces populations pour évaluer le statut de conservation de ces espèces. Suivant l'IUCN, les populations reproductrices de labbes apparaissent stables et le statut de conservation de ces espèces est celui de « préoccupation mineure ». Etant à la fois des prédateurs supérieurs et des oiseaux marins, ces espèces peuvent être cependant menacées à terre et en mer, bien que très peu d'études portent sur les labbes de McCormick et subantarctique. On recense quelques captures accidentelles de labbes dans des pêcheries palangrières (Melvin et Parrish 2001; Anderson et al. 2009; Brothers et al. 2010), mais cela ne semble pas représenter une source majeure de mortalité pour les labbes. Les populations de labbes ont été dans certaines zones, et peuvent toujours l'être, très fortement perturbées et réduites par des abattages d'origine humaine, souvent en raison du caractère territorial très agressif des labbes – poursuivant et attaquant les humains ou par exemple les troupeaux de moutons et restreignant leur zone de pâturage – ainsi que de leur tendance à se nourrir de déchets humains et sur les carcasses.

Du fait de leur position très haute dans le réseau trophique, les labbes sont sensibles à la biomagnification (accumulation de substances toxiques au fur et à mesure des maillons trophiques). Goutte et al. (2014, 2018) ont ainsi trouvé un impact des concentrations de mercure (métal lourd) et de Mirex (un insecticide organochloré) dans le sang sur le succès reproducteur de l'année suivante (voir aussi Bustnes et al. 2007 pour une étude sur les contaminants organochlorés). Les niveaux de mercure dans le sang des adultes de labbe de McCormick et subantarctique sont dans la gamme de niveaux

observés chez les adultes de grand labbe dans les colonies situées en Atlantique Nord-Est (Bearhop et al. 2000). L'influence des maladies et des parasites est très peu connue chez les labbes mais ces derniers pourraient être de potentiels vecteurs inter-espèces pour le choléra aviaire (Jaeger et al. 2018). Bien que les impacts des variations environnementales sur différents traits vitaux soient bien documentés chez les oiseaux marins (variations de températures de l'air, de surface de la mer ou de l'étendue de la glace : Barbraud et Weimerskirch 2001; Jenouvrier et al. 2003, 2005; Sandvik et al. 2005; Ballerini et al. 2009; Oro et al. 2010; changements dans l'abondance ou la distribution des proies : Frederiksen et al. 2006; Furness 2007; Bustnes et al. 2013; Erikstad et al. 2013), ils n'ont été que très rarement étudiés chez les labbes.

2.1. Cycle de vie

Les deux espèces de labbes étudiées présentent des traits d'histoire de vie caractéristiques des stratégies lentes avec une survie adulte élevée et plutôt constante et une fécondité plutôt faible et variable. La survie adulte annuelle ne semble pas différente entre sexe et se situe autour de 0.95 pour les individus reproducteurs (Burton 1968; Wood 1971; Ainley et al. 1990; Pietz et Parmelee 1994; Goutte et al. 2014) et 0.80 pour les individus non reproducteurs (Goutte et al. 2014). Les paramètres démographiques des jeunes oiseaux marins restent relativement mal connus du fait de leur retour sur le site de reproduction seulement plusieurs années après leur envol. Dans le cas de la survie, elle est souvent estimée à partir du taux de retour des cohortes après un certain nombre d'années. L'unique survie juvénile annuelle pour ces deux espèces de labbes a été estimée à partir d'une table de survie chez le labbe de McCormick et est de 0.36 pour les deux premières années de vie après l'envol (Ainley et al. 1990). Les premières reproductions chez ces espèces et celles relativement proches sont observées à l'âge de quatre ans, mais en moyenne entre 6 et 7 ans pour les femelles et un tout petit peu plus tard pour les mâles (Young 1963b, 1994; Spellerberg 1971a; Wood 1971; Ainley et al. 1990). Le succès de reproduction observé est relativement faible mais très variable suivant les études et est souvent estimé par observation d'une ou quelques saisons de reproduction (voir Carter 1995).

Les individus forment des couples très stables et sont très fidèles entre eux et au même territoire à chaque saison de reproduction (Young 1963; Parmelee et Pietz 1987; Pietz and Parmelee 1994). Certains couples de labbes de McCormick ont été observés plus de 16 ans ensemble (Ainley et al. 1990) et forment parfois des trios (souvent une femelle et deux mâles, Hemmings 1989). L'organisation sociale et les comportements de reproduction sont bien connus pendant la saison de reproduction mais les techniques de parade nuptiale ne seront pas abordées ici (voir Young 1963, 1994; Spellerberg 1971; Furness 1987; Olsen and Larsson 1997).

La densité de nids dans les colonies de labbes peut être très élevée et varie suivant le régime alimentaire de la population. Les labbes sont très fortement territoriaux du début de la saison de reproduction jusqu'à leur départ, comportement d'autant plus marqué lorsque leurs proies sont présentes sur le territoire (e.g. colonie de manchots, terriers de pétrels). Les labbes ramènent généralement les proies qu'ils ne peuvent avaler directement sur leur territoire pour les manger (voir régurgitent certaines proies avalées pour les mettre en morceaux). Le cycle de vie générale des labbes de McCormick et subantarctiques est présenté sur la figure 27, bien que la phénologie puisse légèrement varier suivant la localité.

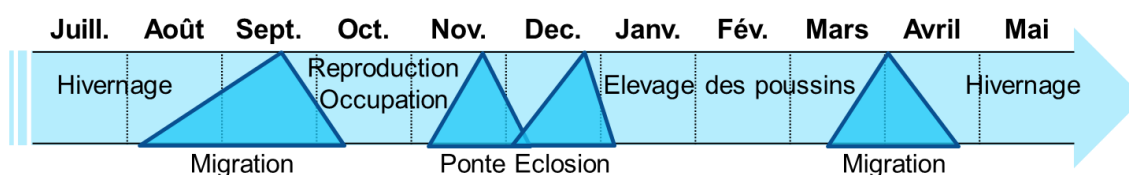


Figure 27. Cycle de vie générale des labbes de McCormick et subantarctiques.

La ponte des deux œufs (un seul chez les couples se reproduisant tardivement) est espacée d'un intervalle de deux à quatre jours et l'incubation, qui débute dès le premier œuf, dure en moyenne une trentaine de jours. Le premier poussin sera donc plus vieux que le second, et il arrive fréquemment qu'il tue le second plus petit. Les hypothèses avancées pour expliquer ce fratricide sont nombreuses mais la pénurie de nourriture semble être la plus vraisemblable (Procter 1975; Young et Millar 2003). L'élevage des poussins se fait jusqu'à leur envol et dure en moyenne 50 jours. Les parents défendent le territoire et nourrissent les poussins généralement jusqu'à leur envol. Les soins parentaux sont relativement équivalents entre les sexes et les causes évolutives ayant mené à un dimorphisme sexuel inversé chez ces deux espèces restent encore floues (Catry et al. 1999; Phillips et al. 2002).

Lorsque ces deux espèces sont en sympatrie, les labbes de McCormick consomment généralement plus de poissons et les labbes subantarctiques sont plus spécialisés sur la prédation d'autres oiseaux, même si l'on note un chevauchement dans leur régime alimentaire (Trivelpiece et Volkman 1982; Hemmings 1984; Pietz 1987; Peter et al. 1990; Smith et al. 1995; Malzof et Quintana 2008). Certains auteurs ont relié cette ségrégation trophique partielle à la corpulence plus forte des labbes subantarctiques comparés aux labbes de McCormick, même si la différence morphologique sexuelle intraspécifique est plus grande que la différence interspécifique (Kass et al. 2018).

La dispersion des individus après leur envol ou en saison d'hivernage est peu connue, mais il semble que les labbes de McCormick migrent dans l'hémisphère nord et les labbes subantarctiques soient migrateurs sur une plus courte distance (Weimerskirch

et al. 2015). Les individus sont néanmoins fortement philopatriques et reviendront dans la majorité des cas sur le site où ils sont nés.



Figure 28. Nid avec oeufs et poussin de labbe de McCormick (à gauche © N. Pacoureaux). Poussin de labbe subantarctique avec son parent (à droite © A. Corbeau).

Une caractéristique commune des *Stercorariidae* est l'existence d'une grande fraction non-reproductrice dans la population totale. On retrouve ainsi des sites où les individus immatures et non reproducteurs se rassemblent et forment un groupe, appelé « club », pour se reposer ensemble et manifester des comportements sociaux (Furness 1987). Le rôle de cette fraction non reproductrice de la population comme tampon démographique lorsque les conditions environnementales sont défavorables a été mis en évidence, notamment chez le labbe à longue queue *Stercorarius longicaudus* (Barraquand et al. 2014).



Figure 29. Interaction agressive dans un « club » de labbes subantarctiques. © A. Corbeau

2.2. Le labbe de McCormick à Pointe Géologie, Antarctique

La population d'étude de labbes de McCormick se situe sur l'archipel de Pointe Géologie (66°40' S, 140°01' E), en bordure de côte de la Terre Adélie, territoire Antarctique revendiqué par la France (figure 30). La population se reproduit sur une vingtaine d'îles mais les îles principales (Ile des Pétrels, Ile Bernard, Ile Lamarck, Ile Rostand, Ile Le Mauguén and Nunatak du Bon Docteur: figure 31) regroupent environ 80% de la population reproductrice.

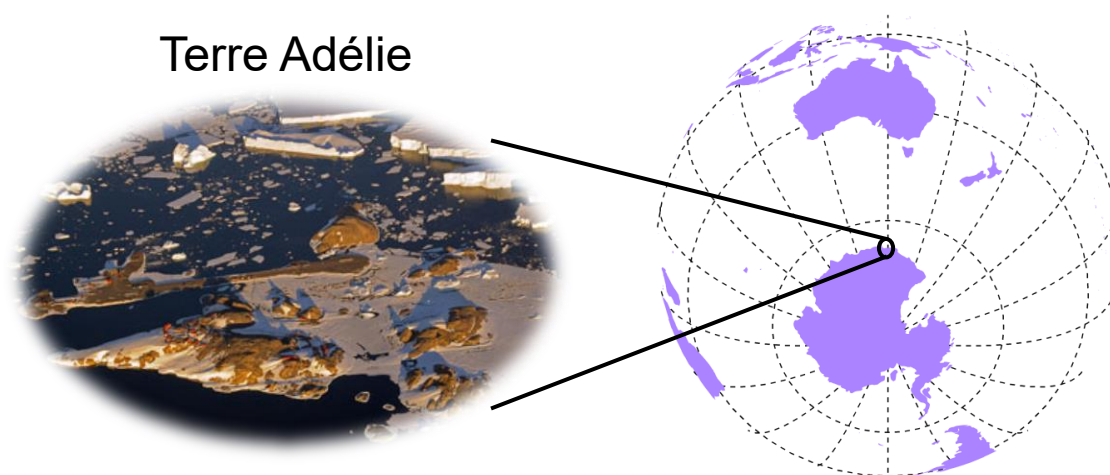


Figure 30. Localisation de la Terre Adélie en Antarctique. Photo aérienne des principales îles de l'archipel de Pointe Géologie © J. Barth

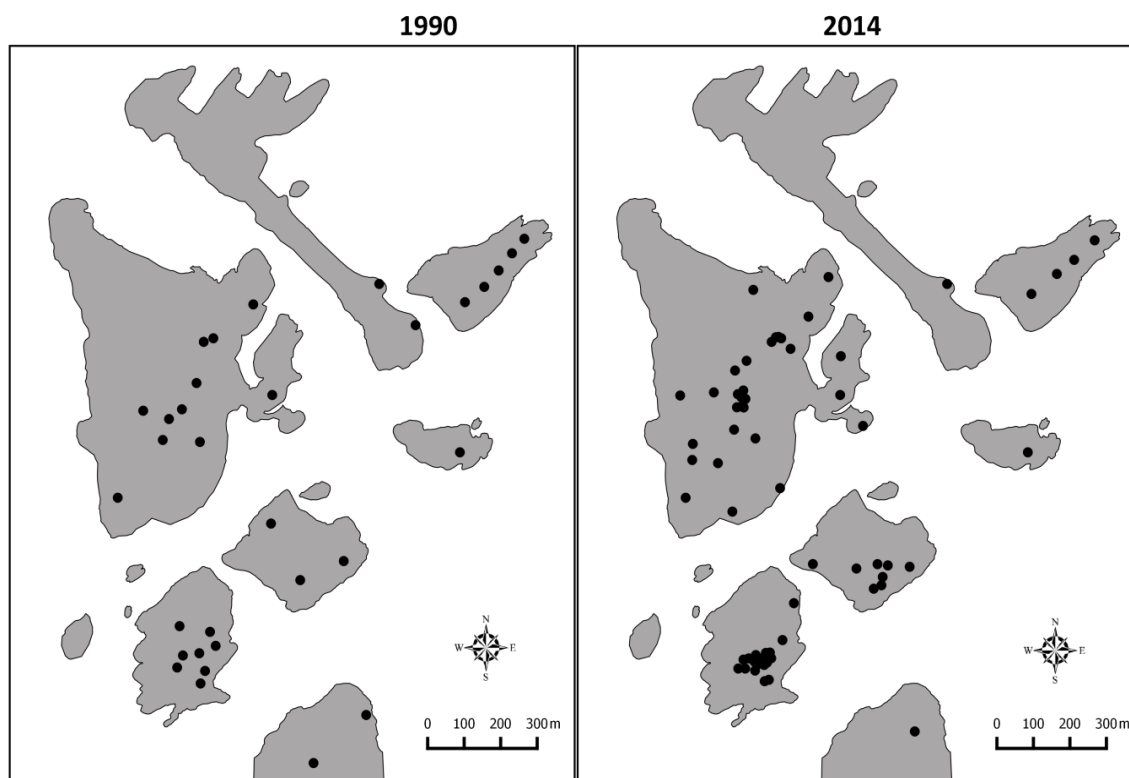


Figure 31. Cartographie des nids (points noirs) de labbes de McCormick sur les îles principales de l'archipel de Pointe Géologie, Antarctique, pour les saisons de reproduction 1990/1991 et 2014/2015.

La population de labbes de McCormick a été grandement réduite par des tirs les premières années suivant l'installation de la base de recherche Dumont D'Urville en 1956 mais augmente fortement depuis, les individus se nourrissant intensivement sur les déchets de nourriture de la base disposées sur une décharge jusqu'à sa fermeture de cette dernière en 1988. Cependant, la population reproductrice initiale de 20 couples, sur la même période de temps, n'a augmenté que d'environ 10 couples, reflétant probablement le fait que la décharge profitait principalement aux individus non reproducteurs (Prévost 1963; Le Morvan et al. 1967; Micol et Jouventin 2001). La population reproductrice a ensuite augmenté progressivement et atteint désormais plus de 80 couples sur les îles principales. Le nombre total de couples reproducteurs de labbes de McCormick en Antarctique est estimé à plus de 8500 (même si ce chiffre est à prendre avec précaution car l'effort de recherche autour de l'Antarctique est encore très insuffisant), avec environ 480 couples en Antarctique de l'est. Les tendances des populations de labbes de McCormick sont cependant très peu documentées (Carneiro et al. 2016) et cette population fait partie des rares ayant été suivies sans interruption pendant plusieurs décennies.

Le climat de l'archipel est polaire avec des températures estivales en moyenne de -10°C, les extrêmes saisonniers variant de quelques degrés dans le positif à environ -30°C. Les vents sont en moyenne de 30 à 70 km/h avec des rafales records jusqu'à 200km/h en été. Les précipitations sont généralement composées de neige et en quantité variable suivant les années. Les épisodes de pluie surviennent très rarement mais, combinés au vent, peuvent avoir des conséquences catastrophiques pour l'avifaune (Ropert-Coudert et al. 2015; Barbraud et al. 2015). La glace de mer forme la banquise pendant l'hiver autour de l'archipel et débâcle, normalement, en été. Cette glace de mer, et plus particulièrement ses bordures près des zones de mer libre, forme l'habitat du krill Antarctique (composé principalement d'*Euphausia superba* en zone pélagique et de *E. crystallorophias* en zone néritique). Le krill et les myctophidés (ou poissons-lanterne) représentent les espèces majeures soutenant l'ensemble des réseaux trophiques de l'Océan Austral. On retrouve d'autres espèces oiseaux qui se reproduisent tous les ans sur cet archipel : le manchot Adélie *Pygoscelis adeliae*, le manchot empereur *Aptenodytes forsteri*, le pétrel des neiges *Pagodroma nivea*, le damier du Cap *Daption capense*, le pétrel de Wilson *Oceanites oceanicus*, le pétrel géant antarctique *Macronectes giganteus* et une espèce de mammifère marin, le phoque de Weddell *Leptonychotes weddellii*. On retrouve aussi quelques labbes subantarctiques, dont un ou deux individus s'hybrident avec des labbes de McCormick.

Sur l'archipel de Pointe Géologie, les labbes se nourrissent presque exclusivement de manchots. Après leur arrivé en octobre, les labbes se nourrissent de poussins de

manchots empereurs morts ou mourant sur la zone de glace de mer occupée par la colonie de manchots empereurs pendant leur saison de reproduction (Pryor 1968). Le cycle de reproduction des labbes est synchronisé avec celui des manchots Adélie, ce qui leur permet de se nourrir de leurs œufs et poussins à la période la plus contraignante en énergie (élevage des poussins) (tableau 1, figure 32) (Jouventin and Guillotin 1979; Micol et Jouventin 2001).

Tableau 1. Phénologie de reproduction des labbes de McCormick et de ses deux proies principales, les manchots Adélie et les manchots empereurs pendant la période estivale sur l'archipel de Pointe Géologie. Les couleurs pour les labbes de McCormick représentent la demande en énergie de la période (vert : faible, jaune : moyenne, rouge forte)

	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Jan.	Fev.	Mars	Avril	Mai
Labbe de McCormick		REPRODUCTION	ECLOSION	ELEVAGE DES POUSSINS					
Manchot Adélie		REPRODUCTION	ECLOSION	ELEVAGE DES POUSSINS					
Manchot empereur		ELEVAGE DES POUSSINS						REPRODUCTION	ECLOSION



Figure 32. Couple se nourrissant d'œufs de manchots Adélie ramenés au nid (en haut à gauche). Adulte se nourrissant sur un poussin de manchot Adélie prédaté (en haut à droite). Couple défendant son territoire contenant des manchots Adélie (en bas à gauche). Adulte se nourrissant sur une charogne de poussin de manchot empereur (en bas à droite).
© N. Pacoureaux

Ces observations sont renforcées par des analyses isotopiques de $\delta^{15}\text{N}$ mesurées chez les labbes de McCormick et les manchots Adélie (Cherel 2008; Weimerskirch et al. 2015; Carravieri et al. 2017) ainsi que par d'autres marqueurs trophiques (Goutte et al.

2014b). Les pétrels géants ne constituent pas une source de compétition très importante avec les labbes du fait de leur nombre très réduit (10-15 couples reproducteurs sur une seule île) et leur absence dans les colonies de manchots Adélie.

Après la saison de reproduction, la grande majorité des adultes migrent directement au large des côtes à l'Est du Japon, en Pacifique Nord, à des latitudes entre 35 et 45°N (figure 33: population en vert).

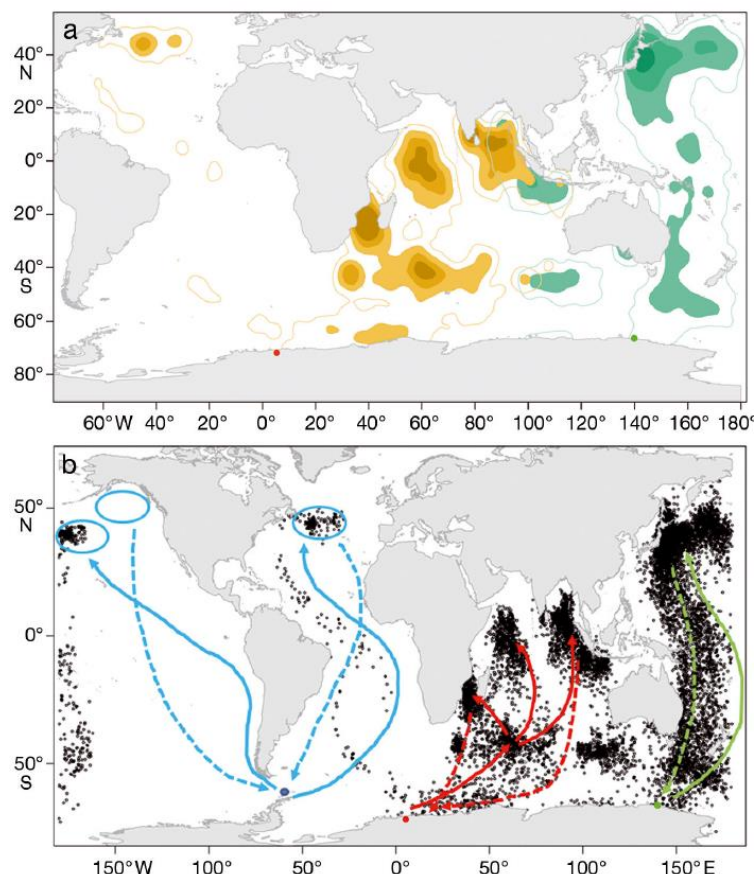


Figure 33. a) Estimateur de densité de noyau (Kernel ; densité d'utilisation : 25, 50, 75 et 95%) des labbes de McCormick non reproducteurs de Terre Adélie (en vert) et de Svarthamaren (en marron). b) Localisations des labbes de McCormick suivis et les routes utilisées pour les labbes de Terre Adélie (vert) hivernant à la hauteur du Japon, par les labbes de Svarthamaren (rouge) hivernant dans l'Océan Indien, et par les labbes de Péninsule Antarctique (selon Kopp et al. 2011). (figure reprise de Weimerskirch et al. 2015)

2.3. Le labbe subantarctique à Kerguelen

La population d'étude de labbes subantarctiques se situe sur l'île Mayes (49°28'S, 69°57'E), une île subantarctique de presque 3 km² située dans le Golfe du Morbihan de l'archipel de Kerguelen (figure 34 et 35). La population étudiée est stable depuis les années 1990 et est composée d'environ une centaine de couples reproducteurs sur l'île Mayes et environ le même nombre d'individus non reproducteurs (Weimerskirch et al. 1989; Mougeot et al. 1998). La zone de suivi démographique (protocole dans la partie 3.1) se trouve dans le val des Garrodias (sur l'est de l'île) et réunit la moitié des couples

reproducteurs de l'île. Avec une estimation entre 2000 et 4000 couples sur l'ensemble de l'archipel de Kerguelen et entre 400 et 1000 couples sur l'archipel de Crozet, les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) pourraient représenter entre 30 et 50% de la population mondiale (Delord et al. 2014).

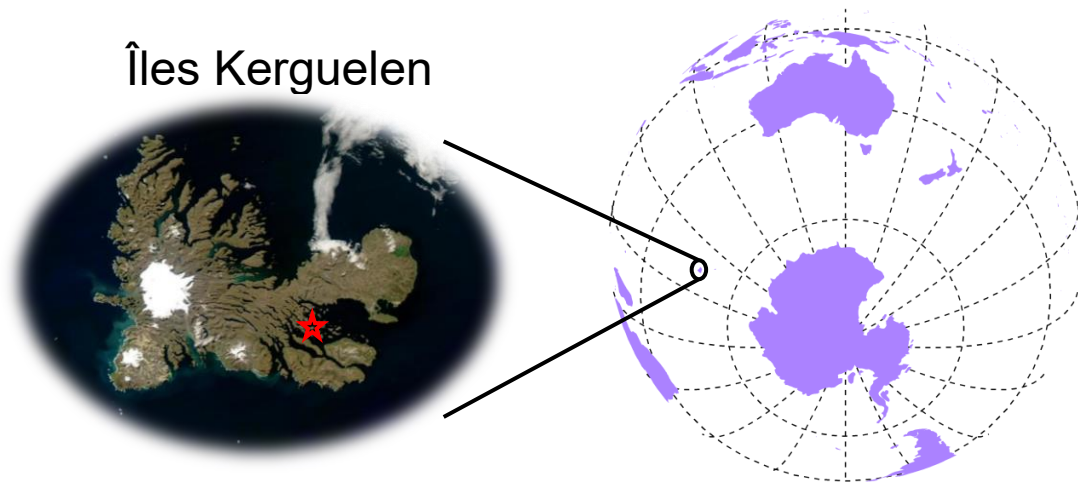


Figure 34. Localisation des îles Kerguelen dans l'Océan Indien et de l'île Mayes (étoile rouge). Image satellite de l'archipel.

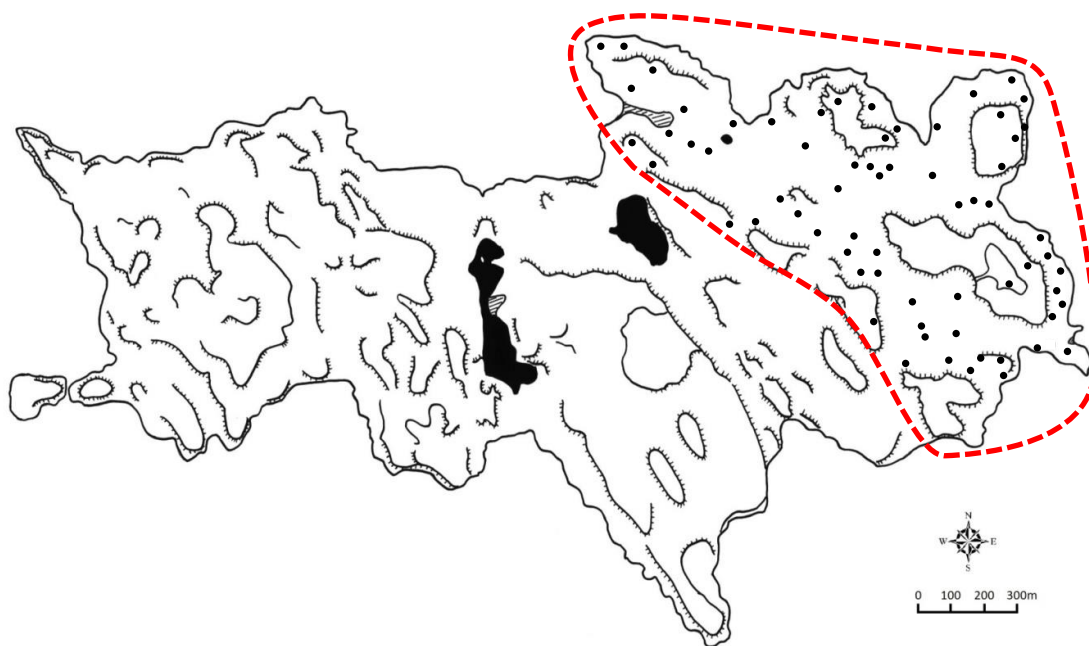


Figure 35. Cartographie des nids (points noirs) de labbes subantarctiques dans la zone de suivi démographique (tirets rouges) sur l'île Mayes, Kerguelen, pour la saison de reproduction 2016/2017.

Mayes est une île volcanique, culminant à 60 m, et dont la topographie est partagée entre des plateaux rocheux et des anciennes vallées glaciaires. Les pentes et le fonds des vallées sont recouverts par une végétation basse mais dense, principalement composée de choux de Kerguelen *Pringlea antiscorbutica* (même si l'on note une augmentation des surfaces colonisées par les espèces invasives comme le pâturin des prés *Poa pratensis* et

divers pissenlits *Taraxacum sp.*), poussant sur un sol tourbeux (>50% de la surface, Robin et al. 2011). Le climat y est subantarctique, aux alentours de 10°C en été. On recense 13 espèces de pétrels fouisseurs nicheuses, dont trois espèces particulièrement abondantes sur cette île : le pétrel bleu *Halobaena caerulea* (ang: blue petrel), le prion de Belcher *Pachyptila belcheri* (ang: thin-billed prion) et le puffinure plongeur *Pelecanoides urinatrix* (ang : common diving petrel, Weimerskirch et al. 1989; Mougeot et al. 1998; Barbraud et Delord 2006). D'autres espèces sont présentes mais plus localisées sur l'île comme le gorfou sauteur *Eudyptes chrysocome*, le pétrel de Hall *Macronectes halli*, le cormoran des Kerguelen *Phalacrocorax verrucosus*... La souris grise, ou souris domestique *Mus musculus*, est le seul mammifère non natif de l'île Mayes mais aucune prédation sur des œufs n'a été recensée jusqu'à maintenant.

Sur l'île Mayes, les labbes subantarctiques sont connus pour s'être très fortement spécialisés sur la prédation du pétrel bleu et du prion de Belcher (plus de 90% des restes retrouvés dans les territoires : Moncorps et al. 1998; Mougeot et al. 1998) (tableau 2). La prédation se fait majoritairement la nuit tombée sur les non reproducteurs cherchant des terriers et vocalisant pour trouver un partenaire (Mougeot and Bretagnolle 2000a, b). Ces deux proies utilisent les mêmes tailles de terriers mais ont généralement des préférences d'habitats différentes, le pétrel bleu préférant des sols plus tourbeux sous un couvert végétal dense (Genevois et Buffard 1994).

Tableau 2. Phénologie de reproduction des labbes subantarctiques et de ses deux proies principales, les pétrels bleus et les prions de Belcher pendant la période estivale sur l'île Mayes. Les couleurs pour les labbes subantarctiques représentent la demande en énergie de la période (vert : faible, jaune : moyenne, rouge forte)

	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Jan.	Fev.	Mars
Labbe subantarctique	REPRODUCTION		ECLOSION	ELEVAGE DES POUSSINS			
Pétrel bleu	REPRODUCTION	ECLOSION	ELEVAGE DES POUSSINS				
Prion de Belcher	REPRODUCTION		ECLOSION	ELEVAGE DES POUSSINS			

Les labbes subantarctiques de l'archipel de Kerguelen se dispersent largement dans le sud de l'Océan Indien pendant l'hiver (jusqu'à 6000 km : Delord et al. 2014).

3. Protocole de suivi à long-terme et gestion des données

Le protocole de suivi des individus est le même pour les deux populations étudiées. Les poussins sont bagués juste avant leur envol avec une bague métal et une bague plastique avec des combinaisons alphanumériques uniques (figure 36). Ils garderont la bague métal à vie et la bague plastique, plus grosse et dont le code est plus court et plus

visible, facilitera l'identification à distance des individus grâce à des jumelles. Pendant chaque saison de reproduction, de mi-octobre à mi-avril, les territoires sont visités toutes les deux semaines (de 4 à 12 visites par territoire) sur l'archipel de Pointe Géologie et entre 4 et 8 fois pour l'île Mayes. A l'occasion de chaque visite, les individus présents sont identifiés, si possible, et le statut reproducteur du nid est



Figure 36. Bague métal et bague plastique posé sur l'individu.

déterminé en contrôlant la présence d'œufs ou de poussins sur le nid et aux alentours. En fin de saison de reproduction, le statut d'un individu pourra donc être soit : non-reproducteur, reproducteur en échec (la donnée échec au stade œuf ou poussin est disponible uniquement pour les dernières années), ou en succès avec un ou deux poussins. Des séances de captures, régulières à Pointe Géologie et occasionnelles sur l'île Mayes, dans les « clubs » sont aussi organisées pour marquer les individus non bagués.

Ce protocole a débuté en 1963 à Pointe Géologie, et en 1991 à Mayes, où l'on compte désormais presque 3000, et plus de 1600 à Mayes, individus ayant été bagués. Une mesure du poids du poussin juste avant l'envol est effectuée (ainsi qu'à la première capture d'individus adultes) et selon les années la taille de l'aile, du tarse et du bec (culmen). De manière plus anecdotique, d'autres données ont été collectées sur ces espèces comme le sexe (évalué visuellement ou parfois génétiquement). La collecte des données est réalisée chaque année par des Volontaires au Service Civique (VSC) pour le programme 109 « Oiseaux et mammifères marins sentinelles des changements globaux de l'Océan Austral ». Ce programme est soutenu logistiquement et financièrement par l'Institut polaire français Paul-Emile Victor (IPEV). La saisie des données est faite par les VSC à leur retour de mission et la gestion des données est réalisée par Dominique Besson et Karine Delord au Centre d'Etude Biologique de Chizé - CNRS.

En parcourant les données démographiques archivés au CEBC, il est apparu que certaines données étaient erronées (erreurs dans le statut saisi, d'identité d'individus dû à un changement de bague mal saisi, dédoublement d'informations...) ou pouvaient être affinées (notamment pour des statuts reproducteurs peu précis ou sur-interprétés par les VSC), représentant tout de même un taux d'erreur d'environ 10% sur les statuts reproducteurs de chaque saison de reproduction. J'ai donc revérifié manuellement l'ensemble des données utilisées dans les archives personnelles, carnets de terrain, rapports de mission de chaque hivernant disponibles depuis le début des suivis sur les deux sites. Cela a aussi permis la saisie de nombreuses données encore absentes des bases de données existantes.

4. Méthodes d'analyses des séries temporelles

Le but de l'écologie des populations est de comprendre et prédire leurs dynamiques. La plupart des phénomènes naturels sont cependant trop complexes pour pouvoir être compris simplement par de l'observation directe. Afin de comprendre un processus ou de prédire sa dynamique, il est d'abord nécessaire de le simplifier. Les modèles permettent de formaliser un système complexe pour le décomposer, généralement de façon mathématique, en processus plus simples. Ainsi, un modèle statistique est généralement composé d'une variable réponse expliquée par un signal et un bruit (partie non expliquée par le modèle). Un modèle n'a donc pas pour but de refléter la réalité mais plutôt de l'approximer, comme le souligna le statisticien George Box : « Tous les modèles sont faux, mais certains sont utiles » (*All models are wrong, but some are useful*).

Les approches exposées ici ne sont pas exhaustives et représentent seulement un rapide état de l'art de celles utilisées pendant la thèse pour étudier la dynamique d'une population et ses paramètres démographiques. Ni la différence entre l'approche statistique bayésienne et fréquentiste, ni le très vaste domaine de la sélection de modèles ne seront abordés ici.

4.1. Modélisation de la dynamique des populations

4.1.1. Utilisation de séries temporelles de comptage

La dynamique des populations est un des domaines les plus anciens en modélisation mathématique. Leonard Fibonacci avait déjà introduit en 1202 une séquence spéciale de nombres servant à décrire la croissance d'une population de lapins (suite de Fibonacci). Avec « An essay on the principle of population » de Thomas Malthus en 1798, le principe fondamental de croissance exponentielle fut formalisé, bien que le phénomène fût déjà connu à cette époque (Graunt 1662, les Egyptiens envisageaient déjà vers 1800 avant JC l'existence d'une progression géométrique infinie). Malthus postulait qu'une population, lorsque non contrôlée, croît suivant un ratio géométrique. Le changement dans la taille de la population entre deux pas de temps (de N_t à N_{t+1}) est donc représenté par : $N_{t+1} = \lambda_0 * N_t$, avec λ_0 étant égal à $\exp(r_0)$ et correspondant au taux intrinsèque de croissance de la population (autres dénominations : taux de croissance, taux de croissance multiplicatif, taux net de reproduction, taux d'accroissement), r_0 correspondant au taux d'accroissement instantané de la population (autres dénominations : taux d'accroissement instantané de la population, taux de croissance exponentiel, et même parfois valeur sélective).

Plus tard, la notion d'autolimitation d'une population, et donc la formalisation d'une limite supérieure à laquelle peut prétendre une population, pouvant représenter la

finalité des ressources, apparaît avec le développement de l'équation logistique. Originellement établi par Pierre-François Verhulst (Verhulst 1838) et popularisé par Pearl et Reed (1920), ce modèle fait intervenir une composante densité-dépendante (entre parenthèse dans l'équation qui suit) qui reflète l'impact de la compétition intraspécifique sur la survie et la reproduction :

$$N_{t+1} = \lambda_0 * N_t * (1 - \frac{N_t}{K})$$

La croissance de la population va s'atténuer jusqu'à atteindre K , la capacité de charge du milieu, à laquelle la population se stabilisera. Différents modèles et dérivations ont ensuite été développés notamment pour prendre en compte la non linéarité de la densité-dépendance, le bruit dans les variations, ou encore inclure des décalages temporels. Etablir une liste exhaustive de tous les modèles existants serait plus que laborieux, voir irréalisable, du fait du nombre de modèles développés et du nombre de modèles dérivés de ceux-ci – les plus utilisés étant, pour les modèles densité-indépendants : le modèle exponentiel et le modèle de marche aléatoire, et pour la densité-dépendance les modèles : theta-logistique, Ricker-logistique, de Gompertz, Beverton-Holt, Dennis-Taper ; cette liste n'étant bien sûr pas exhaustive. De nombreux modèles ont aussi été développés pour prendre en compte les interactions interspécifiques (compétition, prédateur-proie : Lotka 1926; Volterra 1926; Gause 1934).

Plus récemment, avec l'augmentation des performances des outils de calcul et la mise en place d'énormes bases de données compilant des séries temporelles de données d'abondance ou de densité de population (e.g. the Global Population Dynamics Database : NERC Centre for Population Biology, Imperial College 2010), la modélisation a franchi un nouveau cap de possibilités (Royama 1992; Dennis et Taper 1994; Berryman 1999; Turchin 2003; Sibly et al. 2005). Par exemple, pour la détection et l'étude de la densité-dépendance, le nombre important de publications proposant des tests et modèles statistiques (e.g. Bulmer 1975; Vickery et Nudds 1984; Pollard et al. 1987; Dennis et Taper 1994) est à la hauteur du nombre d'études comparatives traitant de l'efficacité de ces modèles, du choix de la méthode et de leurs contraintes et erreurs (Eberhardt 1970; St. Amant 1970; Royama 1977, 1981; Bellows 1981; Gaston et Lawton 1987; Den Boer et Reddingius 1989; Den Boer 1990; Vickery et Nudds 1991; Wolda et Dennis 1993; Dennis et Taper 1994; Fox et Ridsdill-Smith 1995; Turchin 1995; Shenk et al. 1998; Henle et al. 2004; Lebreton et Gimenez 2013).

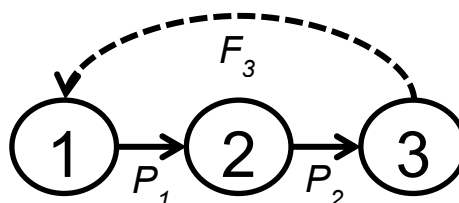
Même si la réalisation de modèles prenant en compte la stochasticité ou l'erreur d'observation est relativement simple, l'intégration des deux types de bruit reste très difficile en pratique (Shenk et al. 1998; de Valpine et Hastings 2002; Dennis et al. 2006). Une approche simpliste est d'assumer soit une observation parfaite, soit des processus purement déterministes. Cette approche peut toutefois mener à de nombreux biais dans

l'estimation des paramètres et des erreurs dans le test des hypothèses, notamment sur les erreurs de Type I – détection erronée d'une relation densité-dépendante – (Bulmer 1975; Dennis et Taper 1994; Fox et Ridsdill-Smith 1995; Turchin 1995; Shenk et al. 1998; de Valpine et Hastings 2002; Calder et al. 2003; Freckleton et al. 2006; Knape 2008; Lebreton 2009; Abadi et al. 2012). Pour pallier cette difficulté, plusieurs auteurs recommandent (mais voir Auger-Méthé et al. 2016) l'utilisation de modèles espace-état qui peuvent fournir une structure permettant d'inclure et l'erreur d'observation et le bruit de fond stochastique inhérent au modèle (de Valpine et Hastings 2002; Calder et al. 2003; Buckland et al. 2004; Clark et Bjørnstad 2004; Besbeas et al. 2005; Dennis et al. 2006; Knape 2008; Lebreton 2009; Schaub et Abadi 2011; Knape et de Valpine 2012). Les modèles espace-état sont composés (i) d'un modèle décrivant la dynamique théorique de la population par des variables d'états, (ii) d'un modèle pour les processus, intégrant les erreurs qui y sont associées et (iii) d'un modèle pour la relation entre les données observées et les variables états, prenant en compte les erreurs d'observation (Calder et al. 2003).

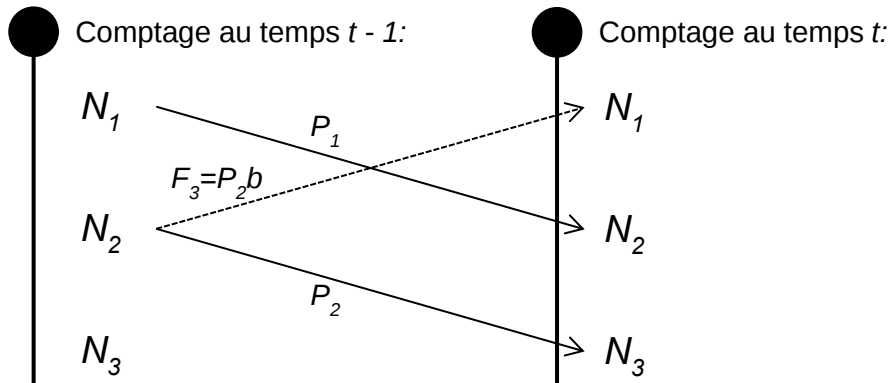
4.1.2. Modèles matriciels (de type Leslie)

Comme indiqué dans l'introduction, les individus ne sont pas identiques et on retrouve une structuration dans les paramètres démographiques suivant les classes d'âge ou états par exemple. Les modèles matriciels populationnels (de type Leslie, Caswell 2001), développés dans les années 40 (Lewis 1942; Leslie 1945), sont une des façons relativement simples d'intégrer clairement cette structuration dans la dynamique d'une population. Ils permettent de comprendre les changements passés d'une population, analyse rétrospective, ou future, analyse prospective, en se basant sur le cycle de vie des individus d'une population. Sous l'hypothèse que tous les individus rencontrent les mêmes conditions environnementales, les individus sont alors regroupés en catégories (« *i*-state » Metz et Diekmann 1986) et la dynamique de la population résulte de la somme des contributions individuelles.

Considérons un comptage d'individus dans chaque état effectué tous les ans juste après la période de reproduction et les naissances (comptage post-reproduction). Prenons le cycle de vie ci-dessous pour exemple avec 3 états (1, 2 et 3) correspondant à des individus entre 0 et 1 an, entre 1 et 2 ans et entre 2 et 3 ans (l'absence de classe d'individus entre 3 et 4 ans vient du fait qu'ils meurent avant le comptage de l'année suivante et donc ne participeront pas à la taille de la population au comptage suivant) :



A chaque pas de temps, chaque individu vieillit d'un an et transite vers un autre état. Un individu dans l'état 1 a une probabilité P_1 (par exemple ici une probabilité de survie) de passer dans l'état 2 et un individu dans l'état 2 une probabilité P_2 de passer dans l'état 3. Les individus de l'état 3 meurent ensuite et n'ont donc aucune probabilité de transition vers un autre état. Les individus dans l'état 1 sont issus de la fécondité des individus de l'état 3 à la saison de reproduction, c'est-à-dire des individus de l'état 2 ayant transité (survécu) dans l'état 3 avec la probabilité P_2 et ayant produit un descendant avec la probabilité b :



Le nombre d'individus à une année t dans chaque état dépend du nombre d'individus présents dans chaque état à l'année $t - 1$ et de la réalisation de ces probabilités, ou transitions. Ainsi : $N_t = A \cdot N_{t-1}$ avec A la matrice de transition:

$$\begin{bmatrix} N_1^t \\ N_2^t \\ N_3^t \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & F_3 \\ S_1 & 0 & 0 \\ 0 & S_2 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} N_1^{t-1} \\ N_2^{t-1} \\ N_3^{t-1} \end{bmatrix}$$

La valeur propre de la matrice (*proper value* ou *dominant eigenvalue*) rend compte du taux de croissance de la population.

Rappel sur le calcul matriciel (produit):

Exemple de la multiplication d'une matrice avec un nombre :

$$\begin{bmatrix} 1 \\ 2 \\ 3 \\ 2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2 * 1 \\ 2 * 3 \\ 2 * 2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2 \\ 6 \\ 4 \end{bmatrix}$$

Multiplication de deux matrices :

$$\begin{bmatrix} 2 & 1 \\ 5 & 3 \\ 4 & 2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 4 & 2 & 3 \\ 1 & 6 & 1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2 * 4 + 1 * 1 & 2 * 2 + 1 * 6 & 2 * 3 + 1 * 1 \\ 5 * 4 + 3 * 1 & 5 * 2 + 3 * 6 & 5 * 3 + 3 * 1 \\ 4 * 4 + 2 * 1 & 4 * 2 + 2 * 6 & 4 * 3 + 2 * 1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 9 & 10 & 7 \\ 23 & 28 & 18 \\ 18 & 20 & 14 \end{bmatrix}$$

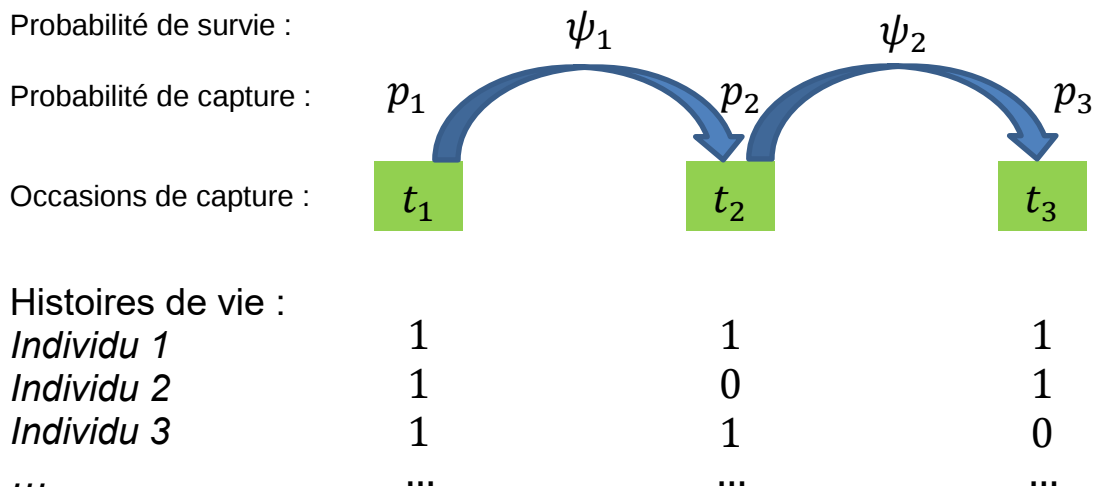
Les probabilités, représentant des taux vitaux (survie, reproduction, succès reproducteur, etc...), sont ici considérées comme constantes mais l'on peut ensuite intégrer de la variabilité sur chacune de ces probabilités. Cela peut s'effectuer avec de la

stochasticité démographique en considérant que chaque trait est défini par une loi mathématique ou en intégrant directement les relations trouvées entre les traits vitaux et les conditions environnementales ou encore la taille de la population.

4.2. Modélisation des histoires de vie des individus : les modèles de capture-marquage-recapture

La première mise en place de la méthode de capture-marquage-recapture est attribuée à Carl Petersen au XIX^{ème} siècle. En remarquant qu'une partie des poissons qu'il marquait étaient recapturés par les pêcheurs, ce biologiste marin formula une méthode dite « à deux sources » afin d'estimer la taille d'une population à partir de ces données individuelles (Petersen 1896). Cette méthode a ensuite été reprise puis développée pour intégrer d'autres événements de captures successives (Lincoln 1930; Schnabel 1938; Fienberg 1972). Si le but premier de ces méthodes de capture-recapture était l'estimation de la taille d'une population, une avancée significative a été effectuée avec les travaux de Cormack (1964), Jolly (1965) et Seber (1965). Le modèle résultant, dit de Cormack-Jolly-Seber, s'intéresse directement à l'estimation des paramètres démographiques sous-jacents tout en tenant compte de la probabilité des individus (recevant une marque commune ou identifiés de façon formelle) d'être capturés, ou détectés, à chaque occasion. En effet, l'observation des individus dans la nature est très rarement parfaite et les biais engendrés peuvent être très nombreux et très impactant. Il est ainsi possible de sous-estimer la survie si certains individus sont très difficiles à capturer.

L'utilisation de ce modèle de Cormack-Jolly-Seber permet d'estimer la probabilité de survie des individus (ψ), ainsi que leur probabilité de capture (p) en fonction du temps (approche décrite dans Lebreton et al. 1992). Les données utilisées correspondent aux histoires de vie des individus constituées de 0 (non capturé) et de 1 (capturé et donc vivant) :



Dans l'exemple ci-dessus, les individus ont la même probabilité d'être capturé (p_i) à une occasion donnée i , mais cette probabilité de capture peut être différente à chaque occasion de capture. De même pour la probabilité de survivre entre deux occasions de capture. C'est l'information contenu dans les histoires de vie des individus qui permet d'estimer ces probabilités. L'histoire de l'individu 1 correspond à un individu ayant survécu entre chaque occasion et qui a été systématiquement capturé. L'individu 2 est un individu ayant survécu jusqu'au bout des sessions de capture mais qui n'a pas été capturé à la deuxième occasion. L'information de l'occasion suivante permet donc d'inférer sur une probabilité d'être vivant mais non capturé. L'individu 3 a été capturé deux fois de suites mais pas à la troisième occasion. L'individu 3 pourrait donc être soit mort, soit vivant et non capturé à la troisième occasion. De nombreux autres types de modèles ont été développés pour prendre en compte par exemple la possibilité des individus à changer de site (Arnason 1972, 1973; Schwarz et al. 1993) ou encore permettre d'intégrer en plus l'information des recaptures d'individus morts (Catchpole et al. 1998). Avec l'augmentation du nombre de modèles disponibles (voir Lebreton 2009 pour une revue des modèles existants et un historique plus complet), possédant chacun des hypothèses fortes, on notera le développement des tests d'ajustement (dits de « Goodness of fit » : GOF) pour vérifier l'adéquation des modèles aux données (Pollock et al. 1985; Burnham 1987).

Une avancée majeure concerne la généralisation du modèle multisite au modèle multi-état (Brownie et al. 1993; Lebreton et Pradel 2002). Il est alors possible d'estimer des traits vitaux concernant la reproduction par exemple, ainsi que d'estimer la probabilité d'un trait vital suivant l'état de l'individu (ex : survie des individus reproducteur vs survie des individus non reproducteurs). Pradel (2005) a ensuite généralisé la formulation des modèles multi-états en prenant explicitement en compte l'incertitude sur l'assignement des états (ou statuts) avec l'introduction du modèle multi-évènement.

Avec l'utilisation de ces modèles, toutes sortes d'informations peuvent être combinées et testées comme l'âge, l'effet de la cohorte de naissance ou des effets d'une ou plusieurs covariables (lié à un ou plusieurs traits vitaux ou à la probabilité de détection par une relation mathématique) environnementales, individuelles (des traits mesurés : poids, taille, expérience des parents, etc...). Cependant, avec l'accroissement de la complexité des modèles (par exemple en termes de traits vitaux estimés ou de nombres de covariables testées simultanément), l'estimation des paramètres du modèle peut très rapidement souffrir d'un manque de qualité et/ou de quantité de données.

Chapitre 2: Population response of an apex Antarctic consumer to its prey and climate fluctuations



Labbes de McCormick © K. Berland

Pacoureaux N., Authier M., Delord K., Barbraud C. (2018) Population response of an apex Antarctic consumer to its prey and climate fluctuations. *Oecologia* 1-13.

Matériels supplémentaires (dans le texte : « ESM Appendix ») dans l'appendix 1.

Résumé

Une question fondamentale en écologie des populations est l'identification des facteurs influençant la dynamique d'une population. Peu d'études empiriques ont inclus les effets de l'abondance des proies lorsque le but était d'évaluer simultanément les effets de la densité-dépendance et du climat sur la dynamique de population de prédateur marin supérieur. Notre objectif était d'élucider les mécanismes contraignant la dynamique de la population d'un oiseau marin consommateur apical, le labbe de McCormick (*Catharacta maccormicki*), en utilisant des séries temporelles à long-terme de facteurs climatiques, de comptage du prédateur et de ses proies en Terre Adélie, Antarctique. Les influences de la densité-dépendance, des facteurs climatiques et de l'abondance des proies, avec ou sans délai dans leur effet, ont été testées sur la dynamique de la population reproductrice à l'aide d'une approche bayésienne d'inférence multi-modèles. Nous avons pu mettre en évidence une tendance négative dans le taux d'accroissement de la population reproductrice quand la densité augmentait. Des effets retardés de la concentration de glace de mer et des températures de l'air au printemps, ainsi qu'un effet contemporain des ressources en proie sont supportés dans notre étude. De façon remarquable, nos résultats soulignent une réponse opposée des labbes de McCormick et sa proie principale (manchot Adélie) à un même facteur environnemental (la glace de mer), suggérant une forte relation entre leur dynamique de population. Les mécanismes en causes peuvent impliquer une compétition pour la nourriture et l'espace au travers de comportements territoriaux, ainsi qu'à travers les conditions climatiques locales et la disponibilité en proies. Ces mécanismes interviennent probablement plus sur les paramètres de reproduction (propension à se reproduire, succès reproducteur ou recrutement) que sur la survie adulte. Nos résultats apportent une nouvelle perspective de l'influence relative des facteurs contraignant la dynamique d'une population de consommateur apical incluant de la densité-dépendance, le climat local et des effets directs et indirects de l'abondance des proies.

Mots clés : Manchot Adélie · Modélisation bayésienne · Densité-dépendance · Manchot empereur · Labbe de McCormick

Abstract

A fundamental endeavor in population ecology is to identify the drivers of population dynamics. Few empirical studies included the effect of prey abundance when investigating simultaneously the effects of density-dependence and climate factors on marine top predator population dynamics. Our aim was to unravel the mechanisms forcing population dynamics of an apex consumer seabird, the south polar skua (*Catharacta maccormicki*), using long term climatic and population time series of the consumer and its prey in Terre Adélie, Antarctica. Influences of density-dependence, climatic factors and prey abundance with lag-effects were tested on the breeding population dynamics with a Bayesian multi-model inference approach. We evidenced a negative trend in breeding population growth rate when density increased. Lagged effects of sea-ice concentration and air temperature in spring and a contemporary effect of prey resources were supported. Remarkably, results outline a reverse response of the south polar skua and one of its main prey to the same environmental factor (sea-ice concentration), suggesting a strong link between skua and penguin dynamics. The causal mechanisms may involve competition for food and space through territorial behavior as well as local climate and prey availability, which probably operate on breeding parameters (breeding propensity, breeding success or recruitment) rather than on adult survival. Our results provide new insights on the relative importance of factors forcing the population dynamics of an apex consumer including density-dependence, local climate conditions and direct and indirect effects of prey abundance.

Keywords: Adélie penguin · Bayesian modeling · Density-dependence · Emperor penguin · South Polar Skua

1. Introduction

Determining the factors driving population abundance is a long-standing research program and one of the most debated topics in ecology (Nicholson 1933; Andrewartha and Birch 1954; May 1999; Berryman 2004; Lebreton 2009). With evidence from experiments in closed populations and complemented with empirical studies on open populations, most ecologists now agree that a range of dynamical components (density-dependence, environmental and demographic stochasticity, climate forcing, prey abundance) and their complex interactions influence population dynamics (Bjørnstad and Grenfell 2001).

A population is regulated through negative density-dependence when its growth

rate is negative above a certain carrying capacity. Regulation can occur through many mechanisms such as competition for space and food or disease (Murdoch 1994; Albon et al. 2002). Density-independence processes encompass demographic stochasticity and exogenous factors such as environmental variability (weather, food...) and predation (Berryman 1999; Grange et al. 2015). Detecting and disentangling the roles and relative importance of density-dependent and density-independent factors is crucial to understand population dynamics in the wild, especially in a world where species face one of the fastest global climate change ever experienced before (IPCC 2014). Such an endeavor relies heavily on the statistical analysis of empirical time series on population abundance or of long-term detailed longitudinal data on marked individuals (Dennis and Taper 1994; Lande et al. 2002; Clutton-Brock and Sheldon 2010; Frederiksen et al. 2014).

Population dynamic models can provide reasonably accurate predictions and unravel the source of population change (Berryman 1999; Royama 2012). While time series analyses aiming at separating density-dependent and density-independent mechanisms involved in population trajectories are continuously documented in a slow-fast life history continuum of terrestrial (Newton 1998; Aars and Ims 2002; Pasinelli et al. 2011; Rodríguez-Caro et al. 2016; Bonardi et al. 2016) and marine vertebrates (Fromentin et al. 2001; Lewis et al. 2001; Barbraud and Weimerskirch 2003; Zabel et al. 2006; Rotella et al. 2009), relatively few studies have explicitly included the effect of prey abundance on their consumer dynamics in marine ecosystems (Frederiksen et al. 2006; Furness 2007; Cury et al. 2011; Erikstad et al. 2013; Barbraud et al. 2017), mainly because prey abundance is often difficult to quantify.

In polar ecosystems, skuas are top predators and scavengers which play an important role in ecosystem functioning (Votier et al. 2007; Dawson et al. 2011; Schmidt et al. 2012; Barraquand et al. 2014). However their demographic and population responses to fluctuations in climate and prey abundance remain poorly understood, especially in Antarctic ecosystems. South polar skuas (*Catharacta maccormicki* (Saunders, 1893)), feed exclusively on marine species such as other seabird species, fish, penguins and seals (Davis and McCaffrey 1986; Norman and Ward 1990; Wang and Norman 1993; Baker and Barbraud 2001; Krietsch et al. 2016). They can be considered apex consumers but, contrary to other meso- or top-predator Antarctic species, little is known about the factors affecting their population dynamics (Pezzo et al. 2001). However, predicting how populations and ecosystems react to changes in environmental variability requires population dynamics models with explicit functional relationships to environmental factors.

Here, we used a high-quality long-term study of the south polar skua to disentangle with a Bayesian multi-model inference approach the respective effects of density-

dependent and density-independent factors, including prey abundance, on population dynamic. We first investigated for the presence of density-dependence in the population time series using an a priori set of two density-independent and one density-dependent population models commonly used to describe abundance time series. We expected to detect density-dependence in this breeding population due to the increasing number of potential breeders (Micol and Jouventin 2001) and the strong territorial behavior showed by this species as territories include both breeding and feeding grounds (Jouventin and Guillotin 1979; Ainley et al. 1990). Second, we tested for the effects of local climatic covariates and prey covariates during the breeding and the non-breeding seasons on the population dynamics. While the importance of environmental factors on breeding sites to the population regulation of long distance migratory species, such as many seabirds, has long been acknowledged, conditions experienced during migration and on non-breeding sites may contribute as well but remain largely undocumented (Newton 2006; Norris and Marra 2007). A recent study identified the non-breeding ground of the studied population of south polar skuas (Weimerskirch et al. 2015), allowing us to integrate multiple spatial scales to our study. On breeding sites, south polar skuas are often associated with breeding colonies of other seabirds, especially penguins, and usually exploit them by predation, scavenging and kleptoparasitism. Our studied population mainly feeds on meso-predators, the Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae* (Hombron and Jacquinot, 1841)) and the emperor penguin (*Aptenodytes forsteri* (Gray, 1844)), whose continuous monitor since 1976 allowed us to investigate direct effects of their abundance on south polar skua population regulation. Finally, we tested for delayed effects of environmental factors on south polar skua population dynamics to shed light on underlying demographic mechanisms. Because delayed effects of climate and other environmental factors through cohort effects are important in both marine and terrestrial ecosystems (Albon et al. 1987; Lindström 1999; Forchhammer et al. 2001; Lindström and Kokko 2002; Jensen et al. 2006; Cam and Aubry 2011), we considered different time lags for the effects of covariates. First, environmental factors may affect the breeding propensity or survival of the adult age-classes, in which case one would expect current year effects or one-year lag carry-over effects of covariates on abundance, respectively. Second, survival and recruitment of individuals born in a specific year may vary depending on the environmental conditions in the year of birth. We thus considered several time lags to take account of environmental factors affecting the quality of individuals resulting in varying delays in age at first reproduction. This record offers a unique opportunity to assess simultaneously the evidence for density-regulation, climate-regulation, and direct prey mediated regulation for a wild species occupying one of the highest trophic level of Antarctic food webs.

2. Material and methods

2.1. Study species

South polar skuas were studied at the Pointe Géologie archipelago, Terre Adélie, Antarctica (66°40' S, 140°01' E). The south polar skua is a long-lived species that breeds in Antarctica and is highly territorial during breeding with strong site tenacity and mate fidelity (Young 1963b, 1972; Jouventin and Guillotin 1979; Ainley et al. 1990; Pietz and Parmelee 1994). Pair formation starts in October; usually 2 eggs (one in late nesting pairs) are laid at intervals of 2-4 days in mid-November, hatching occurs in late-December and chicks fledge 50 days after (Young 1963b). Parents feed their chicks till they leave the nesting territory (Spellerberg 1971a) at the end of the breeding season between late March and mid-April (Le Morvan et al. 1967). Individuals start to breed when 3 years old at the earliest, but most females start breeding between 5 and 7 years, and a little later for males (Ainley et al. 1990). Foraging effort during breeding depends on the distance between south polar skua nests and that of their prey: long distances prevent offspring predation by conspecifics and nest trampling by penguins, but may limit prey accessibility (Hagelin and Miller 1997). After the breeding season, adults from Pointe Géologie migrate directly to winter off eastern Japan at latitudes of 35 to 45°N, without marked stopovers (Weimerskirch et al. 2015).

The total south polar skua population in Terre Adélie was greatly reduced by shooting during the first years following the settlement of the research station in 1956. Shortly after, this population had a sustained increase (3-4 times), foraging heavily on human refuse on the dumpsite until its closure in 1988. However, the breeding population on the main islands increased at a much slower rate than the total population for the same period (from around 20 breeding pairs to 30), probably reflecting that the dumpsite mainly benefited to non-breeders (Prévoist 1963; Le Morvan et al. 1967; Micol and Jouventin 2001).

2.2. Field methodology

Breeding pairs have been monitored annually since 1968/1969 (named the 1968 breeding season) on the main islands of the Pointe Géologie archipelago forming the Core Area (Ile des Pétrels, Ile Bernard, Ile Lamarck, Ile Rostand, Ile Le Mauguén and Nunatak du Bon Docteur; Fig. 1). Every year the entire Core Area was searched for nests during the laying period at regular intervals of 8 to 10 days. The location of each detected nest was reported on a map and the content of the nest noted. Due to the relatively small size of the Core Area ($\approx$ 80 hectares), with $\sim$ 50 breeding pairs annually, the absence of vegetation, and the conspicuous behavior of south polar skuas during breeding with agonistic

behavior towards territory intruders, we assumed that all active nests were detected each year given the monitoring effort deployed.

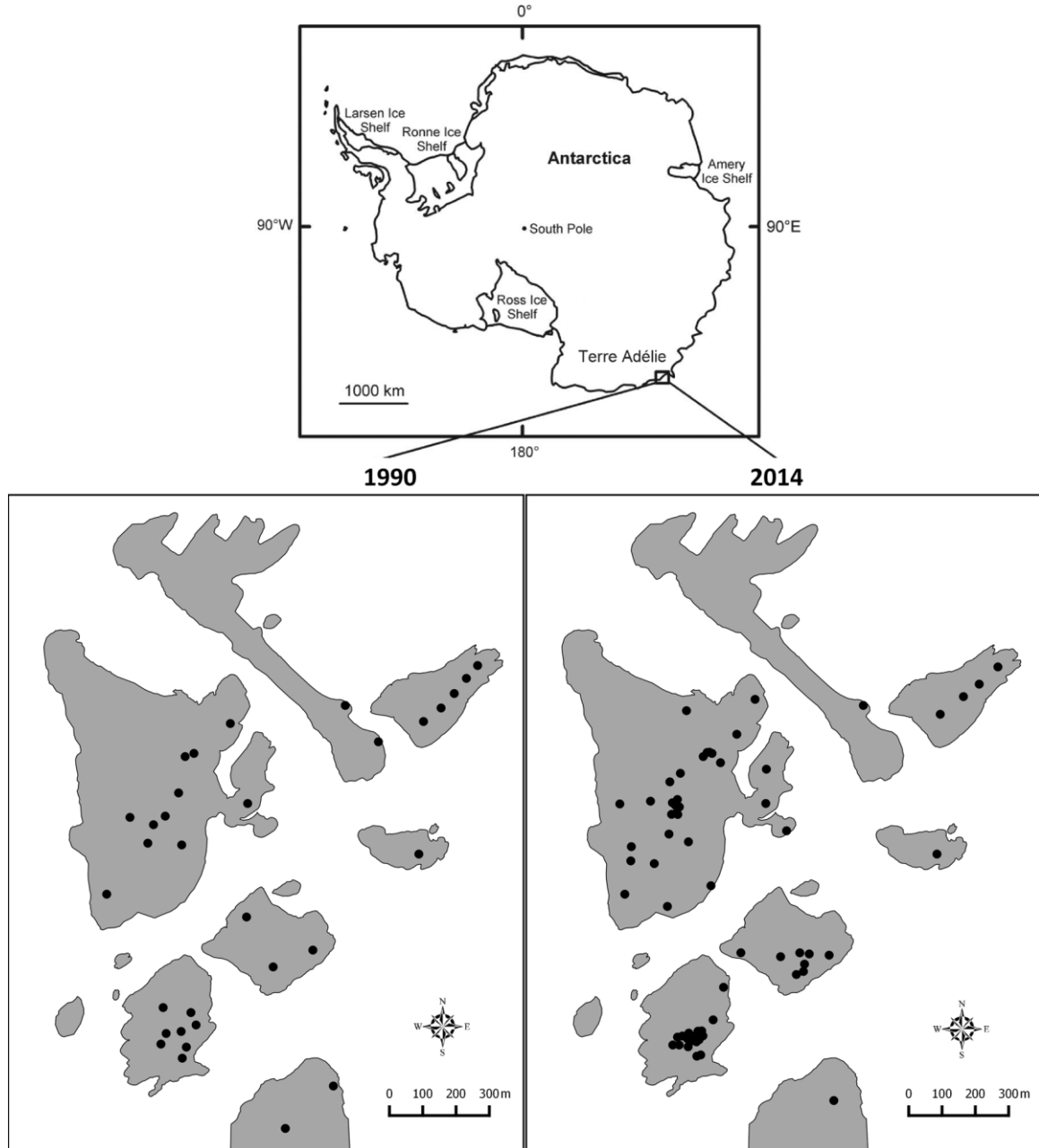


Figure 1. Map indicating the location of Terre Adélie in Antarctica and south polar skua nests on the islands of the Core Area indicated by dots for 1990 (left) and 2014 (right).

2.3. Modeling population dynamics

We used an a priori model set of two density-independent and two density-dependent (direct and delayed) population dynamics models. Models were built in discrete time and were fitted within a Bayesian framework. Let N_t denote the true abundance in year t and $x_t = \ln(N_t)$, the density-independent models incorporated non-directional population fluctuations at each time step ('random walk'; (Foley 1994) :

$$x_{t+1} = x_t + \varepsilon_{xt}$$

and the standard geometric Malthusian growth model (May 1975) with a normally distributed error term :

$$x_{t+1} = r + x_t + \varepsilon_{xt}$$

where r is the logarithm of the average growth rate of the population.

The density-dependent model was a stochastic Gompertz model, allowing to test for density-dependence and to estimate its intensity, and was defined through the equation for direct density-dependence:

$$x_{t+1} = r_{max} + (1 - DD) \times x_t + \varepsilon_{xt}$$

and for direct and delayed density-dependence:

$$x_{t+1} = r_{max} + (1 - DD) \times x_t + \beta \times x_{t-1} + \varepsilon_{xt}$$

where r_{max} is the logarithm of λ (finite rate of increase of the population in one time step), DD is a constant parameter measuring the strength of direct density-dependence, β is a parameter measuring delayed density-dependence, and ε_{xt} is a normally distributed process error with mean zero and process variance σ_N^2 (Lebreton and Gimenez 2013).

We linked x_t with the true population size using the following equation:

$$Y_t = \exp(x_t)$$

We assumed, given the intensive effort deployed in the Core Area, that the observation variance was null: nominal abundance was equal to true abundance. We used uniform priors for the process scale $\sigma_\varepsilon \sim \text{unif}(0, 100)$, and for parameter DD we used a Student-t prior distribution with mean 0, degrees-of-freedom parameter ν , and scale κ ($\sim t\text{-distribution}(0, \nu=7, \kappa=5)$), with ν and κ chosen to provide weak prior information. Several authors (Delean et al. 2013; Lebreton and Gimenez 2013) recommended the choice of a reasonable prior for r_{max} based on external comparative information. We used the comparative demographic approach (Niel and Lebreton 2005) to estimate priors for r_{max} for the south polar skua (see ESM Appendix 1). The resulting prior distribution for r_{max} was $N(0.0788, 0.005)$. We used uniform prior for r bounded between -0.10 and an upper bound constrained to be the upper 95% limit following a normal distribution centered on r_{max} . Sensitivity analyses were conducted to check results' robustness: a range of different prior for r_{max} were tested (see ESM Appendix 1).

Three Monte Carlo Markov chains were run for each model with different initial values. Each Markov chain was initiated by assuming a prior distribution on the initial condition x_1 equal to the first observation of abundance $x_1 = \ln(Y_1)$. Between 20 000 and 80 000 first iterations were discarded ("warm-up"), and in the remaining 200 000

iterations, 10 000 were selected for posterior inference. Thus, parameter posterior distributions were estimated from 30 000 values. Convergence of each parameter was checked with the Gelman and Rubin diagnostic (Gelman and Rubin 1992). Plots of fitted value versus residuals were checked to informally assess goodness-of-fit.

Analysis were performed using R Statistical Software v3.2.3 (R Core Team 2015) and *via* the interface from R ('rjags' package v4-5; (Plummer 2016) to JAGS ('Just Another Gibbs Sampler' v4.0.0; (Plummer 2015).

2.4. Covariates

We used previous knowledge on seabirds and south polar skua ecology to select candidate prey and environmental covariates. We limited the time series to the period 1988-2014 (Fig. 2) because some covariates were not available before. Two prey covariates were selected corresponding to Antarctic meso-predators regularly consumed by south polar skuas in Pointe Géologie: the emperor penguin and the Adélie penguin. We used the number of dead chicks of emperor penguins and the number of Adélie penguin breeding pairs as a measure of food availability for south polar skuas during their breeding season. Selected environmental covariates included two local climate variables for the breeding period in Pointe Géologie: the air temperature recorded at the Dumont d'Urville station and the sea ice concentration (SIC), and one local climate variable for the non-breeding period in eastern Japan Sea: the sea surface temperature anomaly (SSTa). Monthly SIC data and air temperatures were respectively averaged into two separate periods: late winter-spring (September-November) and summer (December-March). We used SSTa as a proxy of food abundance for skuas in their wintering area.

As interpreting individual coefficients of a model in which collinearity between predictors exists is a long-standing problem in ecological modeling (Graham 2003), we also checked collinearity of selected covariates after each selection step. We used for this purpose the vif (Variance Inflation Factor) function in the usdm package ('usdm' package v1.1-15; (Naimi 2015) and took a vif of 2 as an upper limit.

More details on covariates and the forward stepwise model selection by PSIS-LOO (Pareto Smoothed Importance Sampling Leave One Out; (Vehtari et al. 2016) are available in the ESM Appendix 2. Model with the smallest PSIS-LOO value have better predictive performance. Highest Posterior Density (HPD) Interval was used as the interval estimator of credible interval.

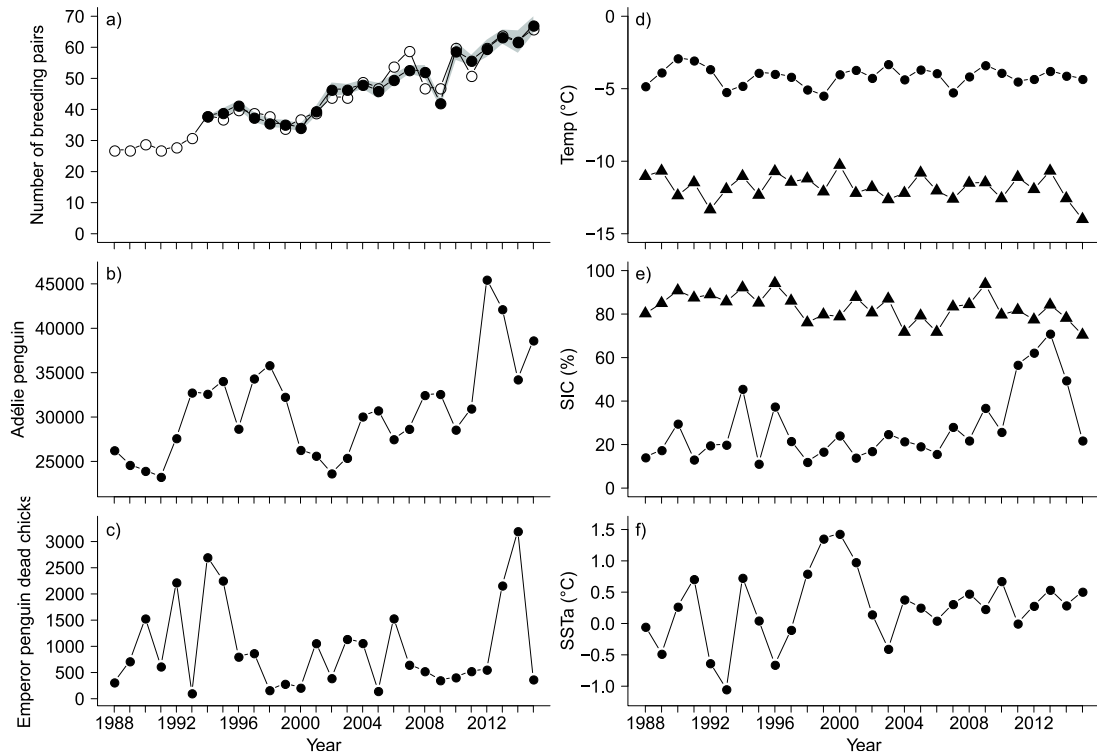


Figure 2. Time series showing the variation of the number of south polar skua breeding pairs, climate and prey covariates from 1988 to 2015. **A)** Observed (empty circle) and modelled (solid circle; from 1994 to 2015) abundance of breeding pairs of south polar skua within the Core Area obtained from the selected Gompertz model. Grey area represents the standard deviation. **B)** Number of Adélie penguin breeding pairs. **C)** Number of dead chicks of emperor penguin. **D)** Air temperature (Temp) recorded at the Dumont d'Urville station in winter-spring (triangle) and summer (circle). **E)** Sea ice concentration (SIC) for the Dumont d'Urville Sea area in winter-spring (triangle) and summer (circle). **F)** Sea surface temperature anomaly (SSTa) in the wintering area.

3. Results

3.1. Evidence for density-dependence and influence of environment and prey

The number of breeding pairs of south polar skua increased between 1994 and 2015 (Fig. 2) from 38 to 66. Direct density-dependent and density-independent model fits were relatively similar (see ESM Appendix 3: Table A3, Step 1). The posterior probability of the density-dependence parameter constraining population growth [$\text{Pr}(DD > 0)$] in the initial direct density-dependent model was superior to 98%. A one sample t-test on the density-dependence parameter was significant ($t=363.34$, $df=29999$, $P < 0.005$) indicating that the true mean of this parameter was greater than 0. These results support a strong negative density-dependent regulation of the breeding population. The final model fit was good as indicated by the residuals and correlations between posterior and prior distributions (ESM Appendix 4: Fig. A4-1 and Fig. A4-2). The posterior probability of the

density-dependence parameter constraining population growth [$\Pr(DD > 0)$] in the final model was superior to 99% (Table 1).

Table 1 Parameter estimates of the selected model of south polar skua population dynamics including the effects of density (DD), sea ice concentration in winter-spring with a quadratic and 6 years lag effect (SIC_winter-spring₆), number of dead chicks of emperor penguin with a quadratic effect during the current year (Emp₀), and temperature in winter-spring with a 5 years lag (Temp_winter-spring₅). HPD: Highest Posterior Density Interval. %: Percentage of positive (or negative) values in the posterior distribution if parameter mean is positive (or negative).

Parameter	Mean	HPD	%
DD	0.0268	0.012 — 0.040	99.96
SIC_winter-spring ₆	0.0321	-0.005 — 0.068	96.00
SIC_winter-spring ₆ ²	0.0900	0.055 — 0.121	99.99
Emp ₀	0.1109	0.044 — 0.183	99.80
Emp ₀ ²	-0.0409	-0.074 — -0.009	99.16
Temp_winter-spring 5	0.0391	0.002 — 0.076	97.90

The first covariate selected was a quadratic effect of SIC with a 6-year lag on the number of breeding pairs (see ESM Appendix 3: Table A3, Step 2). The second covariate selected was a quadratic effect of the contemporary number of dead emperor penguin chicks (see ESM Appendix 3: Table A3, Step 3). The ‘best’ final model evidenced a density-dependent effect, a quadratic effect of late winter-spring SIC with a 6-years lag, a quadratic effect of the number of dead emperor penguin chicks, and a linear effect of late winter-spring temperature with a 5-year lag (see ESM Appendix 3: Table A3, Step 4; model in bold). Sensitivity analyses and examination of residuals suggested a good fit and robustness to prior choice (not shown). Models including interactions between density-dependent and covariate effects did not have better cross-validation scores compared to the final model (see ESM Appendix 3: Table A3, Step 5). Density-dependence and environmental and prey covariates parameters are shown in Table 1 for the best fitting model selected with leave-out-one cross validation.

3.2. Relationships between covariates and population dynamics

Figure 3A and B show the predicted relationships between late winter-spring SIC, late winter-spring temperature and, respectively, the number of skua breeding pairs 6 and 5 years later. The number of breeding pairs increased strongly when late winter-spring SIC was low or high 6 years before. Breeding pairs of skuas increased strongly with warm temperatures during late winter-spring 5 years earlier. Figure 3C shows the predicted

relationships between the number of dead emperor penguin chicks and the current number of breeding pairs of skuas. When prey availability was low, the number of breeding pairs decreased. The number of breeding pairs increased at intermediate values of prey availability and moderately increased when prey availability was very high.

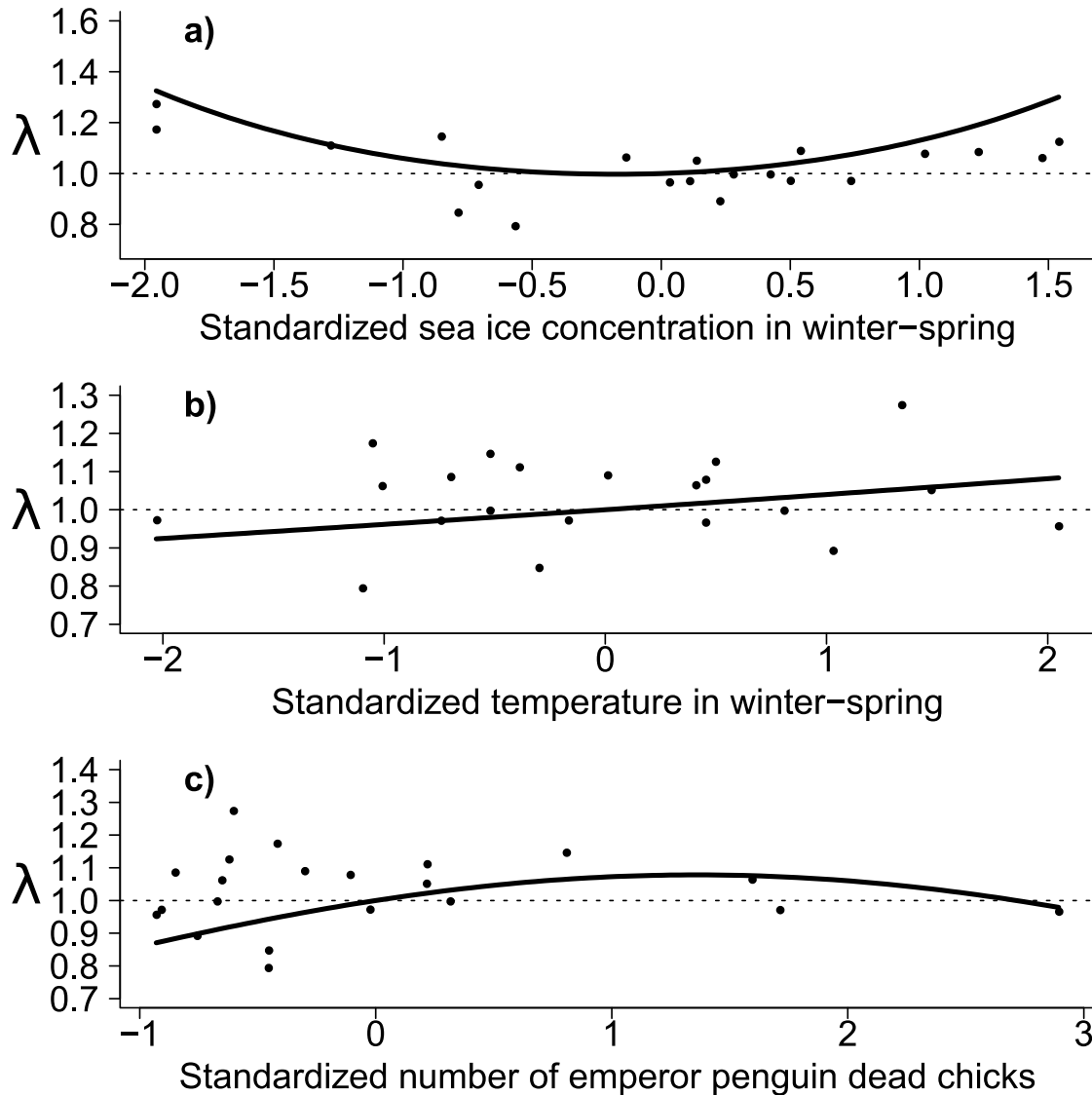


Figure 3. Rate of increase (λ) of the number of south polar skua breeding pairs as a function of **A)** sea ice concentration in winter-spring six years earlier **B)** temperatures in winter-spring five years earlier **C)** the number of emperor penguin dead chicks of the current year. The black line was calculated based on the exponential of the mean parameter estimates of each covariates of the final selected model. Black points represent the λ calculated from the observed time series of the number of breeding pairs of south polar skua from 1994 to 2015.

4. Discussion

This empirical study clearly evidenced joint effects of endogenous and exogenous factors, including prey covariates, on population dynamic of a long-lived marine apex

consumer. Our results demonstrated an interplay of local climate factors and prey availability affecting the number of breeding pairs. In addition, we found a negative feedback loop on population abundance of an apex consumer.

4.1. Effect of sea ice concentration

We found that low or high sea ice concentrations during late winter-spring had a positive effect on the breeding population, with no effect at intermediate concentrations. Climatic factors can directly affect populations and indirectly through prey (*i.e.* prey abundance, quality, availability). A direct effect of sea ice concentration is unlikely here because south polar skuas do not depend on sea ice as a foraging habitat in Terre Adélie. For all pairs breeding on the rocky archipelago, foraging areas were restricted to penguin colonies within the archipelago (R. Phillips, unpublished GPS tracks from 2012). Observational and isotopic data suggest Adélie and emperor penguins are the main prey of south polar skuas (Jouventin and Guillotin 1979; Cherel 2008; Goutte et al. 2014b; Weimerskirch et al. 2015; Carravieri et al. 2017). Therefore, sea ice cover was probably not affecting this south polar skua population directly *via* Antarctic silverfish *Pleuragramma antarctica* availability as observed in the more productive Ross Sea (Young 1963a). Adélie penguins, one of the main prey of south polar skuas, are known to be ice-obligate (Croxall et al. 2002; Ainley et al. 2005; Forcada and Trathan 2009) and mainly feed on Antarctic silverfish and crustaceans such as *Euphausia superba* and *E. crystallorophias* (Cherel 2008). We therefore strongly suspect that the relationship between SIC and the skua breeding population size was actually mediated by Adélie penguin foraging ecology, although we cannot entirely exclude that a few breeding pairs with limited access to penguins could rely more on fish or crustaceans. Interestingly, the relationship between Adélie penguin breeding success and summer SIC follows a bell shape with lower success at low or high SIC (Barbraud et al. 2015) whereas south polar skuas showed a U-shape relationship with SIC. This result outlines a remarkable reverse response of a top predator and its prey to the same environmental factor, suggesting that their dynamics are closely linked due to a direct dependence of the predator dynamics to its prey, and that sea ice cover variations affect south polar skuas indirectly *via* their prey dynamics.

During heavy ice years, a distant sea ice edge and consolidated ice (with fewer polynyas) delayed the return of females Adélie penguin during the incubation period and impacted the duration of foraging trips during incubation and the guard phase (Spée et al. 2010; Ropert-Coudert et al. 2014). Foraging trips of breeding Adélie penguins during the incubation and the guard phase are thus prolonged in order to reach foraging areas and due to decreased prey accessibility (Spée et al. 2010; Ropert-Coudert et al. 2014). This results in (i) an increased abandonment of eggs and young chicks by the nest-attending, but fasting, parent if its partner spends too much time foraging at sea, or (ii) in an

increase of chick mortality due to undernourishment; and thus in a decrease of breeding success (Le Guen et al. in press; Wilson et al. 2001; Emmerson and Southwell 2008, 2011; Lescroël et al. 2009; Spée et al. 2010; Ropert-Coudert et al. 2014). The likely consequence for south polar skuas is a food surplus during these heavy ice years.

Low sea ice concentration and a close ice edge during late-winter and spring led to more readily available foraging areas for Adélie penguins (Cottin et al. 2012). However, during such years, Widmann et al. (2015) suggested that resources can be consumed earlier potentially leading to a local depletion of prey abundance and to a stronger competition pressure in prey patches. In addition, winters and springs with less sea ice coverage are associated with lower Antarctic krill densities, an important food resource for Adélie penguins (Loeb et al. 1997; Flores et al. 2012b, a). Thus, food abundance may be limited for Adélie penguins to feed their chicks during years with low sea ice coverage, which may increase chick mortality and provide additional food resources for their main predators on land: south polar skuas. Finally, for breeding Adélie penguins a lower sea ice concentration can outline a lack of stable ice platforms from which to forage, escape predators and to rest, potentially increasing adult mortality and by consequence egg or chick mortality.

All these elements coalesce to suggest a positive effect of low or high sea ice coverage on the apex consumer population considered here due to an increase of their available food (Adélie penguins), through facilitated predation on weaker individuals and unguarded eggs or chicks (Davis and McCaffrey 1986) and scavenging of dead chicks or individuals dead ashore.

The 6-year lag found in the SIC effect on the south polar skua breeding population suggests a higher proportion of individuals joining the breeding population 6 years later. This could be due to a higher fledging rate and/or a better body condition of yearlings and thus a higher survival of individuals during early-life and an earlier age of sexual maturity (Metcalf and Monaghan 2001; Monaghan 2008; Cam and Aubry 2011). Indeed, several studies on *Stercorariidae* reported positive relationships between breeding performance and prey availability (Phillips et al. 1996, 2004; Gilg et al. 2006, 2009; Hahn et al. 2007; Møltøfte and Høye 2007; Furness 2007; Dawson et al. 2011). Increase in food supply also reduces sibling rivalry observed in many long-lived species (Viñuela 1999; Hofer and East 2008; Trillmich and Wolf 2008), and particularly in south polar skuas where one chick, older by 2-4 days, often kills the second chick during food shortage conditions (Procter 1975; Young and Millar 2003).

4.2. Direct effect of prey

Our study also evidenced a direct effect of the abundance of an important prey

resource on a marine apex consumer. The absence of a lag effect of the prey covariate suggests that adult survival and/or the proportion of breeders were the most likely demographic mechanisms involved. Dead emperor penguin chicks account for nearly all the prey items available for skuas from their arrival on the breeding sites and before Adélie penguins start to breed. Later in spring and in summer dead chicks of emperor penguin become unavailable after sea ice breaks up and skuas rely on Adélie penguins for food. We thus suspect an impact of the number of dead emperor penguin chicks on the proportion of skuas that engage in reproduction. Skipped breeding during critical years is known to be an important strategy in long-lived birds in order to maximize their residual fitness (Erikstad et al. 1998). During years with reduced quantity of food, a higher proportion of the birds may not be able to build up the energy reserves necessary for breeding and could decrease their current reproductive effort to ensure their maintenance costs (Nager 2006). Conversely, abundant food at the beginning of the breeding cycle of skuas could increase breeding propensity with more birds reaching a sufficient body condition to start breeding, as observed in other capital breeders (Guinet et al. 1998; Madsen and Shine 1999; Toïgo et al. 2002; Reed et al. 2004). Schmidt et al. (2012) found a decline in breeding propensity of long-tailed jaegers (*Stercorarius longicaudus*) when their prey (Arctic lemming *Dicrostonyx torquatus*) were scarce while the number of birds arriving on the breeding ground remained relatively stable.

Contrary to emperor penguins, we failed at identifying a relationship between the abundance of Adélie penguins and the number of skua breeding pairs. This may result from the different nature of the covariates. Indeed, dead emperor penguin chicks directly represented the abundance of food for skuas, whereas the number of Adélie penguin breeding pairs was an indirect estimate since skuas do not feed on adult Adélie penguins but on their eggs and chicks. This is further supported by the reverse response of Adélie penguins and skuas to sea ice concentration as discussed above. However, the number of Adélie penguin dead chicks or eggs was not available.

4.3. Temperature effect

Warmer air temperatures during the beginning of a breeding season correlated with an increased number of skua breeding pairs five years forward. This lag effect suggests an influence of warmer temperatures on reproductive success and subsequent recruitment of skuas with a probable effect on survival of young individuals and an advanced maturity. Thompson and Ollason (2001) found a similar lag effect of temperature on the population response of northern fulmars (*Fulmarus glacialis*) and suggested an influence through age at sexual maturity.

Colder temperatures during spring can increase the energetic cost of

thermoregulation and water losses of adults (Spellerberg 1969). Since egg size is sensitive to maternal investment and individuals in poorer condition may lay smaller eggs and of lesser quality with repercussion on chick quality, smaller eggs may result in the production of smaller and lighter chicks which may have a disadvantage in terms of survival, particularly during the early stages of growth, as found in south polar skua and some other *Stercorariidae* (Furness 1983; Ratcliffe et al. 1998; Phillips et al. 2004; Hahn et al. 2007) and in other avian species (Williams 1994; Saino et al. 2004; Rubolini et al. 2006). A lower ambient temperature could also directly increase egg losses. Spellerberg (1969) described the negative effect of the exposure of eggs of south polar skuas to a low ambient temperature (around -3°C) on calm days and the heat loss rate of eggs measured was of -2.3°C per minute when there was no incubating parent.

4.4. Density-dependence

Our study clearly evidenced a negative feedback in breeding population dynamics when the number of breeding pairs increased. Lande et al. (2002) showed that the age structure of this population could explain a part of the density-dependence observed and suspected density-dependence stemming from the strong territorial behavior displayed by the breeding individuals. Territorial behavior is a regulating social system found in many animal populations and is fundamentally determined by food availability and interference for territory establishment and copulation (Maher and Lott 2000; Adams 2001). Many animal species are characterized as territorial due to their exclusive use of areas with no or low overlap by conspecifics (Maher and Lott 1995; Ferreras et al. 1997). In order to maximize their fitness, individuals should establish themselves in high “quality” sites and defend them against conspecifics (Rodenhuse et al. 1997). Due to the inclusion of both breeding and feeding grounds (Adélie penguin colonies) in skua territories and the relative promiscuity of nests in the area studied (~70 breeding pairs in a 2km diameter area), we suspect strong density-dependence through territorial behavior limiting the breeding population in Terre Adélie (Young 1972; Lande et al. 2002). Defending a territory against conspecifics is generally costly in terms of time and energy, potentially limiting energy investment in reproduction, or increasing mortality risks during fights. South polar skuas start defending a territory just a few days after arrival on a breeding site, and do not stop until the breeding season is over (Spellerberg 1971b). If the number of territories is limited, a proportion of sexually mature individuals may be unable to breed because of the intense competition and could form a floater component. This is a common feature of *Stercorariidae* colonies with club sites - small areas, where the immature and mature nonbreeding skuas and the floaters gather in flocks to rest together or to display and practice social behavior (Furness 1987). A club site (~30-50 individuals) was found at the same place all years in the study area on the Piste du Lion Island in the

core Area, and the non-breeder component reached up to nearly 50% in some years (Micol and Jouventin 2001). We suggest that direct disturbance and strife mainly by floaters, and in a lesser extent by neighbors, could prevent some birds to breed or to breed successfully. Contests for breeding space might also act as a density-dependent mechanism by increasing adult mortality during violent fights (Newton 1998). This was observed several times during a single breeding season at Terre Adélie with a member of a breeding pair holding a territory being killed by a contestator (C. Barbraud personal observation). Evidence for site-dependent population regulation has been previously found for several territorial bird species (e.g. bald eagle *Haliaeetus leucocephalus*: (Turrin and Watts 2014), brown skua *Stercorarius antarcticus*: (Phillips et al. 2004), common guillemot *Uria aalge*: (Kokko et al. 2004), great skua *Stercorarius skua*: (Furness 2015), osprey *Pandion haliaetus* : (Bretagnolle et al. 2008) as well as in mammals (Gray wolf *Canis lupus*: (Cubaynes et al. 2014), and reptiles (side-blotched lizard *Uta stansburiana*: (Calsbeek and Sinervo 2002).

4.5. South polar skua population dynamics

Carneiro et al. (2016) highlighted the importance of understanding the underlying causes of skua population dynamics to assess the conservation status of these species as important top predators and scavengers in the Antarctic environment. Population trends of south polar skuas are poorly documented (Carneiro et al. 2016) and our study population is one of the few that were monitored during several decades. South polar skuas seem relatively resilient to environmental changes underway. Indeed, the breeding population in Terre Adélie has been increasing since the beginning of the study despite important variations in prey abundance and climate factors. Barraquand et al. (2014) showed a substantial role of the floaters in a long-tailed skua population dynamics, dampening the increasing environment fluctuations. Even if the ecological context of south polar skuas differs from the context described in Barraquand et al. (2014) - where long-tailed skuas rely on collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) which show strong cycles (3-5 years) in abundance - we believe that the population studied here benefited, after the closure of the dumpsite nearby the station, from the high number of potential reproducers in the area and from the increase in Adélie penguin colonies (Prévost 1963; Le Morvan et al. 1967; Micol and Jouventin 2001). Monitoring of the floater component of the population and inter-populations exchange (through biologging) should be undertaken in the future to investigate its importance on the population dynamic.

On King George Island (Antarctic Peninsula), Hahn et al. (2007) reported an impact of sea ice conditions on south polar skua reproduction parameters through linear regression analysis, although negative. They suggested a reduced accessibility of their

main prey, pelagic fishes, with sea ice cover. Sympatric brown skuas were quite insensitive to sea ice conditions probably due to a change in their prey community, with chinstrap (*Pygoscelis antarctica*) and gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) being less sea ice obligate than Adélie penguins and replacing them (Ducklow et al. 2007).

It should be noted that few brown skuas (< 5 individuals) and giant petrels *Macronectes giganteus* (10-15 breeding pairs restrained to one island), make the south polar skua population in Terre Adélie free of predators and of competitors on Adélie penguin colonies. However, predators and competition with other species were shown to be strong drivers of two other *Stercorariidae* populations. Møltøfte and Høye (2007) showed intra-guild predation in Northeast Greenland with arctic foxes *Vulpes lagopus* impacting the fledging success of long-tailed skuas. Inter-specific competition for territories, with great skuas, was found regulating the arctic skua *Stercorarius parasiticus* populations, as well as prey availability (sandeels and whitefish discards from fishing vessels) (Votier et al. 2007; Dawson et al. 2011).

4.6. Methodological considerations

While the covariates and the lags identified indicated significant relationships between density-independent factors and the population growth rate, some methodological aspects deserve mention. First, these relationships cannot be interpreted as the solely causal effects, in view of the approximate standard errors for model's LOO criterions. Secondly, and to depict more accurately cohort effects, alternative methods to single time lags (such as penalized regression including several lags, (Sims et al. 2007)) might be used in the future. Finally, although the quadratic relationships seemed to fit well the observed data and that there was no evidence for threshold effects in the quadratic relationships selected, splines or change points models were not used here. Quadratic relationships can sometimes overstate effects for extreme covariate values not sufficiently represented. That could be the case for some of the extreme values of the relationship between the skua breeding population, the number of emperor penguin dead chicks and sea ice concentration in spring-late winter).

5. Conclusion

To conclude, our results suggest that the breeding population of an apex marine consumer was driven by a complex interplay of local climate (sea-ice), prey abundance and a density-dependent competition for territories. Evidence for lagged and unlagged influence of critical factors determining the fluctuation of the breeding population led us to suggest that demographic processes involved mainly breeding parameters (breeding

propensity, breeding success or recruitment) rather than adult survival. A better understanding of the demographic functioning of this and other skua populations requires capture-mark-recapture programs allowing disentangling the effects on demographic parameters. Our study supports the previous findings of a relationship between sea ice conditions and top predator populations in polar environments (Fraser and Trivelpiece 1996; Barbraud and Weimerskirch 2001; Jenouvrier et al. 2005, 2012; Ainley et al. 2005; Barbraud et al. 2011a). Deciphering the demographic processes linking environmental covariates and population size proposed in this study, in addition to monitoring precisely the spatial variation in territories and modelling jointly predator and prey (as already achieved in the high-arctic tundra), would allow to build scenarios of population response to changes in climate and prey availability. For example, using sea ice forecasts and a population projection models, Jenouvrier et al. (2012) predicted a 81% decline of the Terre Adélie emperor penguin population by the year 2100. Our results suggest that this could directly negatively affect the south polar skua population.

Data accessibility and Code

Breeding population time series, covariates data are available in the ESM Appendix 5 and code of models (random-walk, exponential, delayed density-dependence and the final model) are available in the ESM Appendix 6.

Acknowledgements

We thank all the field workers involved in Terre Adélie for collecting the population data on south polar skuas and penguins. These long-term demographic studies were supported by the French Polar Institute IPEV (program 109, resp. H. Weimerskirch), Terres Australes et Antarctiques Françaises and Zone Atelier Antarctique et Subantarctique (CNRS-INEE). We thank D. Besson for help in the data management. We thank three anonymous reviewers for their comments that helped improving a previous version of the manuscript.

Author contribution statement

CB and NP designed and coordinated the research. Data management and quality check were performed by KD and NP. Analyses were performed by NP with the support of MA and CB. NP, MA, KD, and CB wrote the manuscript

Chapitre 3: Demographic and population responses of an apex predator to climate and its prey: a long-term study of south polar skuas



Repas de famille de labbes de McCormick © N. Pacoureau

Pacoureaux N., Delord K., Jenouvrier S., Barbraud C. (*in revision*) Demographic and population responses of an apex predator to climate and its prey: a long-term study of south polar skuas. *Ecological Monographs*

Matériels supplémentaires (dans le texte : « supplementary ») dans l'appendix 2.

Résumé

Les écologues reconnaissent très largement le fait que les processus démographiques sont impactés par des interactions complexes entre des facteurs endogènes (densité-dépendant) et exogènes (densité-indépendant). Les individus répondent différemment à ces forces, façonnant ultimement la dynamique des populations sauvages. La plupart des études approfondies dissociant simultanément les effets densité-dépendants, climatiques et de l'abondance des proies, tout en tenant compte de la structure d'âge de la population, ont été conduites en milieu terrestre et faisant défaut en milieu marin. Nous apportons ici des connaissances sur les mécanismes affectant quatre traits vitaux d'une population de prédateur apical Antarctique, en combinant un suivi temporel individuel longitudinal de près d'un demi-siècle, des données d'abondance, de climat et d'abondance de proies. Grâce à des modèles multi-état de capture-marquage-recapture, nous avons estimé l'effet de l'âge sur la probabilité de survie, de se reproduire, d'être en succès reproducteur et d'être en succès reproducteur avec deux poussins. Nous avons ensuite évalué les effets différentiels de la densité de population, du climat et de l'abondance des proies sur chaque classe d'âge de chaque paramètre démographique. Nous avons mis en évidence des changements liés à l'âge dans les quatre paramètres démographiques étudiés. Les traits vitaux des jeunes individus étaient plus faibles et présentaient une plus grande variance temporelle que ceux des classes d'âges plus âgées dans l'ensemble des paramètres démographiques. Les résultats mettent clairement en évidence l'influence directe et indirecte des conditions climatiques locales (concentration de glace de mer en été), de la disponibilité des ressources de proies (manchots), et de facteur intrinsèque (taille de la population reproductrice). Il a été trouvé plus d'effets de covariables sur les paramètres reproducteurs que sur la survie, les classes d'âges juvéniles étant plus sensibles que les plus vieilles. Les résultats issus du modèle matriciel densité-dépendant déterministique de population âge-structurée indiquent un effet plus marqué de l'abondance des proies que de la concentration de glace de mer sur la taille de la population totale ainsi que sur la partie reproductrice de la population. La taille de la population totale et le nombre de reproducteurs étaient tous deux fortement affectés par de faibles concentrations de glace de mer. Globalement, nos

résultats soulignent la plus forte sensibilité des paramètres reproducteurs et des jeunes classes d'âges à l'abondance de proie, à la variabilité climatique et à la densité-dépendance chez un prédateur apical marin, avec d'importantes conséquences sur la taille de la population totale mais avec des effets limités sur la taille de la population reproductrice. Nous discutons des mécanismes par lesquels la variabilité climatique, l'abondance de proie et la densité de population peuvent affecter différenciellement les différentes classes d'âges de chaque trait vital, et les conséquences potentielles de futurs changements environnementaux.

Mots clés: Structure d'âge · Antarctique · *Catharacta maccormicki* · Manchot Adélie *Pygoscelis adeliae* · Manchot empereur *Aptenodytes forsteri* · Caputre-marquage-recapture · Densité-dépendance · Modèle matriciel déterministique densité-dépendant de population · Disponibilité en nourriture · Modèle multi-état · Concentration de glace de mer

Abstract

Ecologists widely acknowledge that a complex interplay of endogenous (density-dependent) and exogenous (density-independent) factors impact demographic processes. Individuals respond differentially to those forces, ultimately shaping the dynamics of wild populations. Most comprehensive studies disentangling simultaneously the effects of density-dependence, climate and prey abundance while taking into account age structure were conducted in terrestrial ecosystems. However, lacking are studies on marine populations. Here we provide insight into the mechanisms affecting four vital rates of an apex Antarctic marine predator population by combining nearly half a century longitudinal time series of individual data, abundance data, with climatic and prey abundance covariates. Using capture–mark–recapture multistate models, we estimated age-effects on survival probability, probability of breeding, probability of a successful breeding, probability of a successful breeding with two chicks, and assessed the differential effects of population density, climate and prey abundance on each age-specific demographic parameters. We found evidence for age-related changes in the four vital rates studied. Vital rates at younger ages were lower and had larger temporal variance than those of older age classes for all parameters. Results clearly evidenced direct and indirect influences of local climate (summer sea ice concentration), of available prey resources (penguins), and of intrinsic factors (size of the breeding population). More covariate effects were found on reproductive rates than on survival, and younger age classes were more sensitive than the older ones. Results from a deterministic age-structured density-dependent matrix population model indicated greater effects of prey abundance and sea ice concentration on the total population size than on the breeding

component of the population. Both total population size and the number of breeders were strongly affected for low values of sea ice concentration. Overall, our results highlight the greater sensitivity of reproductive traits and of younger age classes to prey abundance, climate variability and density-dependence in a marine apex predator, with important consequences on the total population size but with limited effects on the breeding population size. We discuss the mechanisms by which climate variability, prey abundance and population density may affect differentially age-specific vital rates, and the potential population consequences of future environmental changes.

Keywords: Age structure · Antarctica · *Catharacta maccormicki* · Adélie penguin *Pygoscelis adeliae* · Emperor penguin *Aptenodytes forsteri* · Capture-mark-recapture · Density dependence · Deterministic density-dependent matrix population model · Food availability · Multi state model · Sea ice concentration

1. Introduction

Population dynamic depends on the interactions of many factors: density-dependence, environmental and demographic stochasticity, climate forcing, prey abundance (Murdoch 1994, Berryman 1999, Bjørnstad and Grenfell 2001, Albon et al. 2002, Grange et al. 2015). However, it remains difficult to quantify the relative effect of these factors on the full life cycle of a species because it requires long-term data for climate, the resources and the species which are often laborious and difficult to acquire (Clutton-Brock and Sheldon 2010), particularly in marine ecosystems (Stenseth et al. 2002; Zabel et al. 2006). In addition, it is often difficult or impossible to experimentally manipulate density-dependent and independent factors separately in natural populations; studies must therefore be based on observational data. Moreover, intrinsic factors may also interact with external climatic constraints leading to complex ecological mechanisms (Coulson et al. 2001; Stenseth et al. 2002), increasing the need of detailed long-term data. The relevant covariates could also be difficult to gather due to logistical limitations or lack of relevant knowledge, often constraining studies to use indirect measures intended to represent the relevant processes, *i.e.* proxies (Frederiksen et al. 2007). In marine ecosystems, the local variation in food abundance is often approximated independently through oceanographic physical variables such as sea surface temperature (Frederiksen et al. 2007), large-scale stock estimates from fisheries (Cury et al. 2011), or industrial fishing effort and catches (Rolland et al. 2009).

Furthermore, demographic responses to these factors differ among individuals according to e.g. age (Charlesworth 1980; Pardo et al. 2013; Oro et al. 2014). Studies on

wild populations have reported an increase of survival and reproductive performances from early ages to intermediate age (Forslund and Pärt 1995; Gaillard and Yoccoz 2003), and young and old individuals are generally more sensitive to environmental variation (Gaillard et al. 2000; Coulson et al. 2001; Gaillard and Yoccoz 2003; Oro et al. 2010; Pardo et al. 2013). According to the canalization theory, or demographic buffering hypothesis (Rotella et al. 2012), vital rates to which population growth rate is the most sensitive are buffered against environmental stochasticity (Stearns and Kawecki 1994; Gaillard et al. 2000; Gaillard and Yoccoz 2003). For example, long-lived species show behaviors (e.g. skip breeding) that will maintain survival and growth at the expense of their current breeding success so that their fitness is maximized over their lifetime. Conversely, in short-lived species, fecundity would be the most canalized trait.

Here, we propose a comprehensive demographic study to understand how density dependence, climate variation and prey abundance affect the full life cycle of an apex marine predator, the south polar skua (*Catharacta maccormicki* (Saunders, 1983) generic assignment (Carlos 2016) . First, at the individual level, we assess the effects of these factors on the vital rates according to age based on 52 years longitudinal capture-recapture data set. Then, we integrate these relationships into a population model, to understand how these factors influence population dynamics.

A previous study on the same population analyzed the sensitivity of the breeding population growth rate to density-dependence, local climate conditions and prey abundance using a time series analysis (Pacoureau et al. 2018). They found evidence of a direct negative density-dependent regulation of the breeding population and suggested territorial behavior as a limiting mechanism of the breeding population. They also found a lagged effect of local climate with warmer spring air temperature perhaps increasing breeding success and juvenile survival and thus subsequent recruitment of individuals or favoring an earlier age at primiparity. A U-shape response of the number of breeding south polar skuas to sea-ice concentration with a lag was also outlined. It was proposed that sea-ice conditions could act indirectly on breeding parameters or juvenile survival *via* their main prey dynamics, Adélie penguins *Pygoscelis adeliae*, showing the exact reverse response to this same environmental factor. The availability of another prey item, dead emperor penguin chicks *Aptenodytes forsteri*, impacted positively the breeding population size but without lag. Although this study provided significant insight of density-dependent and density-independent mechanisms driving the population dynamics, such a time series approach based on abundance data did not allow identifying precisely the underlying demographic processes involved.

Building on these earlier findings, our main objectives are twofold. First, at the individual level, we characterized the functional responses of the vital rates to intrinsic

and extrinsic factors according to age. Specifically we aim i) to estimate age-effects on four demographic parameters (survival probability, probability of breeding, probability of a successful breeding with one or two chicks, and probability of a successful breeding with two chicks), and ii) to assess the differential effects of population density, climate and prey abundance on these age-specific demographic parameters. Second, at the population level, we developed an age-structured density-dependent matrix population models (Caswell 2001), which explicitly included the functional relationships between demographic rates and influential covariates. Based on previous knowledge of this population and from the existing literature, we tested four predictions.

1.1.Hypotheses and predictions

Prediction 1

As predicted by theory (Williams 1957; Hamilton 1966; Curio 1983; Stearns 1989) and typically observed in long-lived species (Forslund and Pärt 1995; Gaillard and Yoccoz 2003; Monaghan 2008; Rebke et al. 2010), we expected a change in vital rates with age. More precisely, we expected vital rates of younger age classes to be lower than those of older age classes either due to inexperience, poor foraging skills, and/or a progressive selection of “high quality” (or “less frail”) individuals, and a decrease in survival and/or breeding performances in older age classes.

Prediction 2

Skuas are long-lived species and a sensitivity analysis performed on south polar skuas (Goutte et al. 2014a) showed that population growth rate was most sensitive to changes in adult survival, followed by changes in the probability of breeding, the probability of juvenile survival, and the probability of breeding successfully. According to the canalization theory, we therefore expected greater temporal variability of juvenile demographic parameters than of adults, and greater temporal variability of reproductive parameters than of survival.

Greater temporal variability of juvenile demographic parameters than of adults may occur because juveniles are generally less performant foragers and less competitive than adults in vertebrate species (Porter and Sealy 1982; Wunderle 1991; Daunt et al. 2007; de Grissac et al. 2017). Previous studies on large herbivores and seabirds have shown a greater sensitivity of juvenile classes to density-dependence and to climate variability (Gaillard et al. 1998; Coulson et al. 2001; Pardo et al. 2013; Fay et al. 2015). Therefore, we predicted that if climate and prey variations affected demographic parameters, they should have a smaller effect on adult survival than on juvenile survival and/or on reproductive parameters.

Prediction 3

As the population growth is a function of all vital rates, different combinations of survival and fecundity patterns can lead to exactly the same population growth rate. Various forms of relationships between breeding population size and influential factors were detected by Pacoureaux et al. (2018), as well as lag effects. We thus expected that the quadratic relationship between sea ice concentration and breeding population size could be explained by i) quadratic relationships between sea ice concentration and one or more vital rates, or ii) an opposite relationship between sea ice concentration and two or more vital rates. Direct impacts of temperature and emperor penguin chick abundance on the breeding population could be evidenced by a linear relationship with a vital rate. The vital rates affected by sea ice concentration and temperature would possibly be juvenile survival or rates related to breeding success, and the vital rate affected by dead emperor penguin chick abundance would possibly be breeding probability.

Prediction 4

We expected negative density-dependence to occur in this population primarily because south polar skuas show strong territorial behavior as territories include both breeding and feeding grounds (Jouventin and Guillotin 1979; Ainley et al. 1990). Two previous studies using time series analyses have suggested regulation of this population (Lande et al. 2002; Pacoureaux et al. 2018). Pacoureaux et al. (2018) found direct density-dependence on the dynamics of the breeding population. We thus expected a negative relationship between breeding probability and population density. Since sibling competition, egg and chick predation by conspecifics has also been reported in south polar skuas (Procter 1975; Young and Millar 2003), we could also expect a negative density-dependence in breeding success parameters.

2. Methods

We conducted a comprehensive demographic study of the effect of the environment on the vital rates and population size of south polar skuas. First, our aim was to understand the effects of density-dependent and density-independent processes on the vital rates by accounting for the age of individuals. To do so, we analyzed a longitudinal individual data set using statistical capture-recapture models and determined the best age structure for each vital rate. Second, we investigated potential influence of covariates (density-dependence, climate, prey abundance). Finally, we constructed a life cycle structured by age class and incorporated the effect of the influential covariates on the vital rates into a structured matrix population to project the population size of south polar skuas.

2.1. Study species

The south polar skua generally breeds in colonies in Antarctica and is highly territorial during breeding with strong site tenacity and mate fidelity (Young 1963b, 1972; Jouventin and Guillotin 1979; Ainley et al. 1990; Pietz and Parmelee 1994). South polar skuas were studied on the Pointe Géologie archipelago, Terre Adélie, Antarctica (66°40' S, 140°01' E), where they regularly breed on 15 islands. Pair formation starts in October and usually 2 eggs (one in late nesting pairs) are laid at intervals of 2-4 days in mid-November. Hatching of the eggs occurs in late-December and chicks fledge 50 days after (Young 1963b). Parents feed their chicks until chicks leave the nesting territory (Spellerberg 1971a) at the end of the breeding season between late March and mid-April (Le Morvan et al. 1967). Individuals start to breed when 3 years old at the earliest. Most females start breeding between 5 and 7 years and slightly later for males (Ainley et al. 1990). At Pointe Géologie south polar skuas feed almost exclusively on penguins. After arriving on the breeding grounds in October, south polar skuas feed regularly on dead emperor penguin *Aptenodytes forsteri* chicks that are available at the surface of sea-ice occupied by the penguin colony during the breeding season (Pryor 1968). Eggs and chicks of Adélie penguins *Pygoscelis adeliae* constitute the main food resources during the breeding season (Jouventin and Guillotin 1979; Micol and Jouventin 2001). This is further supported by $\delta^{15}\text{N}$ values measured in south polar skuas and Adélie penguins (Cherel 2008; Weimerskirch et al. 2015; Carravieri et al. 2017) and by other trophic markers (Goutte et al. 2014a). After the breeding season, adults from Pointe Géologie migrate directly to winter off eastern Japan at latitudes of 35 to 45°N, without marked stopovers (Weimerskirch et al. 2015).

2.2. Longitudinal data sets

Every year since 1963/1964 (named the 1963 breeding season), all islands of the archipelago were visited regularly by foot on fast ice or by boat after break up of fast ice, and south polar skua territories were recorded and counted. We considered a pair to have established a territory when its members vigorously defended an area against the intrusion of an observer. Chicks just before fledging and unbanded individuals (breeders and non-breeders) found in territories and their surroundings were captured and banded with a stainless steel band and a plastic band engraved with a unique alphanumeric code. We used plastic bands to facilitate individual identification at distance using binoculars. Every breeding season, from mid-October to mid-April, nesting territories were visited every two weeks (four to twelve visits per territory) and each partner of a breeding pair was identified at the time of the visits. Breeding status was determined by checking the nest contents during each visit for the presence of eggs or young chicks, and nest

surroundings for the presence of chicks. To ascertain breeding status, the territories were searched for intensively. Groups of nonbreeding individuals (“clubs”), a common feature of *Stercorariidae* (Furness 1987), were also checked regularly for individual identification of banded birds.

We considered observations of individuals banded as chicks in Pointe Géologie ($n = 1567$) during the period 1963–2014, allowing us to know the age at recaptures with precision. Until recently, very few individuals were sexed and thus we do not have information on sex for most individuals. Therefore, sex was not taken into account in this study.

2.3.A capture-recapture model to estimate the vital rates

To estimate demographic parameters simultaneously, and the effects of age, density and covariates while taking into account imperfect detectability of marked individuals at the study site, we used multi-state capture–mark–recapture models (Brownie et al. 1993; Lebreton and Pradel 2002). We estimated the following demographic parameters: apparent survival probability (S), probability of return to the colony for immature individuals (r), probability of breeding (β), probability of successful breeding (at least one chick fledged) (γ), probability of successful breeding with two chicks (δ), and the recapture probability (p).

To do so, we constructed a MSCMR model including six states (immature, immature that have returned to the colony at least once, non-breeder, successful breeder with one fledged chick, or two fledged chicks and the failed breeder). Immature individuals (I) are birds that never laid an egg into the breeding population. Immature individuals can return to the colony with probability r and access to the breeder states. Once recruited (i.e. having bred at least once) birds can then move to the non-breeder state (NB), the successful breeder state with one fledged chick (SB1) or two fledged chicks (SB2), the failed breeder state (FB) when the egg(s) laid did not hatch and/or the chick(s) died before fledging, and finally dead state ($^+$). Capture histories were coded considering five events corresponding to field observations: 0 = ‘not observed’, 1 = ‘seen as NB’, 2 = ‘seen as a FB’, 3 = ‘seen as SB1’, 4 = ‘seen as SB2’.

First we developed a general age-dependent model where all mathematical parameters were identifiable (See the supplementary 1). To ensure that the starting (general) model adequately fitted the data, goodness-of-fit tests were performed for multistate models (Pradel et al. 2003) using the software U-Care, version 2.3.2 (Choquet et al. 2009a). We ran the test on the JollyMoVe (JMV;(Brownie et al. 1993)) umbrella model for multistate data. The goodness-of-fit test ($\chi^2 = 947.75$, $df = 481$, $P < 0.001$) poorly fitted the data (see supplementary 2 and Table S2-1). In addition to age, our

general model included heterogeneity in recapture probability, partly taking account of the variance not captured by the JollyMoVe model.

We thus used a variance inflation factor ($\hat{c} = 1.4$), estimated from the goodness-of-fit chi-square statistic of the global model divided by its degrees of freedom, in the model selection procedure. The variance inflation factor was taken into account by correcting AICc for overdispersion in the data (Burnham and Anderson 2002).

Model selection was performed with a modified version of the quasi-AIC corrected for small sample sizes (QAICc; (Akaike 1974)). Two models were considered to differ when the QAICc difference was greater than 2 ($\Delta\text{QAICc} > 2$; (Burnham and Anderson 2002)). When ΔQAICc were smaller than 2, we selected the model with the smallest deviance. All estimates and QAICc values were computed using program E-Surge v1.9.0 (Choquet et al. 2009).

Second, we performed a preliminary model selection to define a simplified model so as to investigate age effects on demographic parameters and recapture probability. We reduced the general full age-dependent model by determining groups of age classes with similar values using a threshold methodology (Berman et al. 2009; Pardo et al. 2013), see supplementary 3 and Table S3-1). This gave the best simplified model described in Table 1.

Table 1. Best simplified multistate capture-mark-recapture model. $[i : j]$ indicates that age classes were grouped from age i to age j . $[i \rightarrow j]$ indicates that age classes were separated between age i and age j . The two groups in recapture probability indicate the effect of heterogeneity.

Parameter	Age class
Survival probability (S)	[1:2].[3:28]
Return probability (r)	[1:28]
Breeding probability (β)	[1:3].[4:6].[7:28]
Breeding success probability (γ)	[1:3].[4:6].[7:28]
Probability of fledging two chicks (δ)	[1:3].[4:7].[8:28]
Recapture probability (p)	group 1 [1→13].[14:28]
	group 2 [1→13].[14:28]

2.4. Estimating the variances of age-specific vital rates

In order to estimate the temporal variability of each age-specific vital rate, we had to estimate first the total variability of the four vital rates (S, β , γ , and δ) identified from the modelling approach described above and following the method in (Gould and Nichols 1998) (see supplementary 4). We then distinguished its two components: the temporal variability (process variance), representing the variance between years, and the sampling variance, that is the variance within years - that depends on the estimation process linked to sample size and on the fact that detectability is less than one. The temporal variability

was used to test our hypotheses of canalization of demographic parameters according to age (Prediction 2.1). As the vital rates estimated here were bounded by 0 and 1, their variance was statistically constrained in relation to the mean over time. To make comparisons among age class groups, we calculated the relativized variance (RV) as in Morris and Doak (2004), and by scaling each temporal variance by its maximum possible value, given its mean: $\hat{\theta} * (1 - \hat{\theta})$.

2.5. Testing for a differential impact of environmental, prey and density variations with age

The age-specific effects of covariates were tested separately on the four vital rates (S , β , γ , and δ) with a correlative approach to assess their potential influence. For each vital rate, we used the selected model structure describing the age-dependent variations to which each covariate effect was added separately in interaction with age. Based on previous knowledge on seabird and south polar skua ecology, we selected eight candidate covariates. These covariates included the potential climatic, prey and density effects in both the breeding and wintering areas of south polar skuas: south polar skua population density, number of dead chicks of emperor penguins, number of breeding pairs of Adélie penguins, sea ice concentration during spring and summer, air temperature during spring and summer, and sea surface temperature anomalies in the wintering area (see supplementary 5 for description of covariates). The effects of covariates on demographic parameters were restricted to the period 1988-2014 because some covariates were not available before.

Different sets of covariates were tested on each age class of each demographic parameter to evaluate their influence (see supplementary 6 Table S6-1). For early-survival of individuals during their first two years of life, we tested covariates representing natal climatic conditions (*i.e.* all covariates except those of spring). For survival of individuals older than two years old and other demographic parameters all the covariates were tested –except for the breeding probability where summer covariates were not tested as they represented the period after establishment of territory and copulation.

As a first step, we tested for the presence of density-dependence in each demographic parameter. In a second step each covariate was tested in addition to density-dependence if the effect of the latter was significant. If several covariates were selected, a third step consisted of adding them in a final model and of testing their interactions.

All relationships between covariates and vital rates were fitted using a logit link function: $\text{logit}(\theta) = \alpha_0 + \alpha_1 * x_t$, where θ is a demographic parameter of a certain age class, α_0 is an intercept parameter, α_1 is a slope parameter, and x_t is the value of the

covariate at time t . For climatic covariates (sea ice concentration, air temperature, and sea surface temperature) we also fitted quadratic regressions, also using a logit link, to test for optimum type responses of vital rates. We then performed an analysis of deviance (ANODEV), which assesses the fit of a covariate model relative to that of both the constant and the time-dependent models, to test the significance of each relationship. ANODEV significance values were corrected with the Benjamini-Hochberg procedure to control for false discovery rate as the number of covariate tested was high (see supplementary 6). To assess the relative importance of each selected covariate relative to a given demographic parameter, we calculated the partial derivatives of vital rates with respect to each selected covariate in a sensitivity analysis (see supplementary 7).

2.6. The environment-dependent structured population model

In order to evaluate the influence of covariates at the population level, we used a deterministic density-dependent age-structured post-breeding matrix (Caswell 2001) to project population for a large range of values of selected covariates.

We constructed a life cycle derived from the best age class description for each vital rate obtained from our capture-recapture analysis (see previous section and results). It consisted in 8 age classes: four immature classes (fledging F1, first year J2, second year J3, third year J4) and four mature classes (fourth year A5, sixth year A6, seventh year A7, eight years old or older A8+) (Figure 1). The population is projected from year t to $t+1$ using the equation: $\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{A}[\mathbf{n}_t, \mathbf{C}_t] \mathbf{n}_t$, where $\mathbf{n}_t$ is vector including the number of individuals in each age class, and $\mathbf{A}[\mathbf{n}_t, \mathbf{C}_t]$ is the density-dependent population projection matrix at time t which contains the demographic rates as a function of density $\mathbf{n}_t$ and climate and prey density covariates $\mathbf{C}_t$. The population reached a single equilibrium as only the fecundity was function of the density using the inverse of the sigmoidal logistic

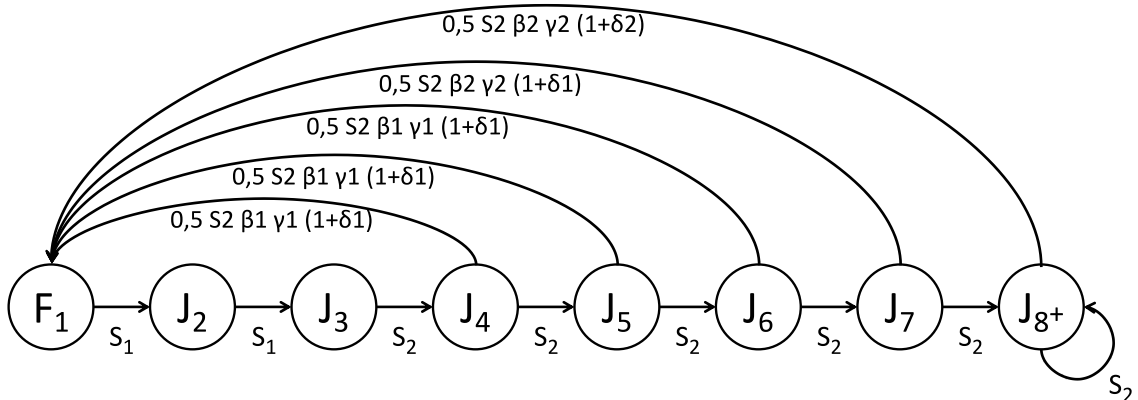


Figure 1. Life-time cycle graph for the south polar skua at Pointe Géologie. The 8 age classes are: four immature classes (fledging J1, first year J2, second year J3, third year J4) and four mature classes (fourth year A5, sixth year A6, seventh year A7, eight years old or older A8+). S_i : survival probability. β_i : breeding probability. γ_i : probability of successful breeding. δ_i : probability of successful breeding with two chicks.

function (Neubert and Caswell 2000).

Parameters in the projection matrix were survival from fledging to 2 years old (S_1), survival of individuals older than 2 years old (S_2), and the fecundity of each mature age classes. Fecundity (F_i) for each age class (i) was calculated as the product of breeding probability β_i , clutch size (probability of successful breeding γ_i multiplied by one plus the probability of successful breeding with two chicks δ_i), the survival probability during the first year S_1 , and assuming a 1:1 sex ratio.

Vital rates with no significant relationship with a covariate were included as their mean value. When a vital rate had a significant relationship with one or more covariates, its yearly value was projected using the functional relationship estimated on the logit scale (see section: Testing for a differential impact of environmental, prey and density variations with age).

We projected the total population and the number of south polar skuas at equilibrium for a large range of values of selected covariates. Matrix parameterization and modelling was performed in MATLAB (Matlab ver. 9.4.0.813654 (2018) and Symbolic Math Toolbox 8.1) (Supplementary 8). Each population was projected with 1000 time steps, and initial distribution of individuals in each age class was randomly sampled and multiplied by 100 to get a biologically coherent size of initial population. Ten different simulations of the initial distribution of each class were performed to ensure that the populations in each given conditions reached the same equilibrium.

3. Results

3.1. Age-specific demographic patterns and temporal trends (Prediction 1)

Recapture probability was best modeled by two classes of heterogeneity showing the same pattern with a progressive increase of recapture probability from 1 to 13 years old followed by constant rates at 0.930 ± 0.011 and 0.296 ± 0.038 (Table S1-2). Apparent survival was constant from the 3rd year and averaged 0.908 ± 0.005 , and was lower for the first two years (0.756 ± 0.015) (Table S2-1 and Table 2, Figure 1). Two age classes best described age variation in probability to breed and to breed successfully: one between 4 and 6 years old where probabilities were respectively 0.369 ± 0.037 and 0.522 ± 0.053 , and one for individuals older than 7 years old with respectively 0.881 ± 0.009 and 0.657 ± 0.013 (Table S2-1 and Table 2). The probability to fledge two chicks was also best described by two age classes, between 4 and 7 years old with a probability of 0.200 ± 0.040 , and after 8 years old with a probability of 0.279 ± 0.016 (Table S2-1 and Table 2).

Table 2. Age specific demographic parameter estimates and standard errors based on the selected model for south polar skuas in Terre Adélie from 1963 to 2014. Parameters were: (S) apparent survival probability, (r) probability of return to the colony for immature individuals, (β) probability of breeding, (γ) probability of successful breeding (one or two chicks), (δ) probability of successful breeding with two chicks.

Parameter	Age-class	Mean	Standard error
S	1-2yo	0.756	0.016
	3-28yo	0.910	0.005
r	1-28yo	0.124	0.009
β	4-6yo	0.369	0.037
	7-28yo	0.881	0.010
γ	4-6yo	0.522	0.053
	7-28yo	0.657	0.013
δ	4-7yo	0.200	0.040
	8-28yo	0.279	0.016

Positive temporal trends were found in apparent survival of both age classes (Table S6-2). Apparent survival increased non-linearly in young individuals with a quadratic function, and linearly for older ones. Negative temporal trends in breeding probability and breeding success probability were found for individuals between 7 and 28 years old, respectively in quadratic and linear ways (Table S6-2). No linear or quadratic temporal trend was found in covariates (see Supplementary 6 Figure S6-1 for smooth parameters analyses of each covariate).

3.2.Temporal variances (Prediction 2)

The variance decomposition suggests that the temporal variability for survival of 1-2 year old individuals was small and hence difficult to estimate (Table 3). Temporal variance of the apparent survival of individuals from 3 to 28 years was low, indicating a consistency over time. Temporal variances of breeding probability and probability of fledging two chicks were low for old individuals (respectively from 7 and 8 to 28 years old)

Parameter	Age class	Temporal variance	Total variability	Sampling variance
S	1-2yo	*	0.132	0.188
	3-28yo	0.038	0.057	0.021
β	4-6yo	0.286	0.473	0.187
	7-28yo	0.026	0.054	0.029
γ	4-6yo	0.306	0.438	0.133
	7-28yo	0.155	0.177	0.022
δ	4-7yo	0.429	0.584	0.154
	8-28yo	0.056	0.100	0.044

Table 3. Estimated temporal variance, total variability of estimates and sampling variance of all demographic parameters separated by age classes. Values are corrected by their maximum possible value, given the mean of the demographic parameter (see supplementary 4). Parameters were: (S) apparent survival probability, (β) probability of breeding, (γ) probability of successful breeding (one or two chicks), (δ) probability of successful breeding with two chicks.

* The sampling variation was large in comparison to the true temporal variability making temporal variance difficult to estimate (Gould and Nichols 1998)

and similar to that of survival of older individuals. Temporal variance of breeding success probability of old individuals was 3 times higher than of those of the other demographic parameters. All temporal variances of younger individuals (4-6 years old) were much higher than temporal variances of older individuals with a factor between 2 and 11. The temporal variance of younger individuals was the highest for the probability of fledging two chicks, and slightly lower for breeding probability and breeding success.

3.3. Effects of density, climate and prey conditions (Prediction 3 and 4)

The detailed results of univariate ANODEV tests of density-dependence and the covariates for each age class and for each demographic parameter can be found in the supplementary 9 (Table S9-1 to S9-8). A summary with the retained models for each age class and for each demographic parameter is shown in Table 4.

Table 4. Retained models testing for covariate effects on each vital rate and age class for south polar skuas between 1 and 28 years old. k : number of parameters estimated, Dev : Deviance. ANODEV is the F -statistic ($F_{(df1, df2)}$), R^2 is the proportion of variance explained by the covariate. P-value: Benjamini-Hochberg adjusted P-value (with uncorrected values into brackets). Parameters were: (S) apparent survival probability, (β) probability of breeding, (γ) probability of successful breeding (one or two chicks), (δ) probability of successful breeding with two chicks.

Vital rate	Age class	Hypothesis of the retained model	Interaction	k	Dev	ANODEV	P-value	R ²
S	1-2yo	Linear effect of summer sea ice concentration		38	13621.94	10.567 _(1,24)	0.017 (0.003)	0.31
	3-28yo	No effect						
	4-6yo	No effect						
β	7-28yo	Additive linear effect of density-dependence and linear effect of the number of Adélie penguin breeding pairs	NO	39	13620.14	7.928 _(2,23)	0.019(0.002)	0.41
γ	4-6yo	Additive linear effect of the number of Adélie penguin breeding pairs and linear effect of summer sea ice concentration	NO	39	13631.32	7.525 _(2,23)	0.003 (0.003)	0.40
	7-28yo	Linear effect of the number of Adélie penguin breeding pairs		38	13559.44	15.846 _(1,24)	0.007 (0.001)	0.40
δ	4-7yo	No effect						
	8-28yo	No effect						

Density-dependence was found in survival of both age classes but did not remain when accounting for the temporal trend in survival and after removing the trend in the covariate. For survival probability, only the survival of 1-2 years old individuals was influenced by natal conditions (Table S9-1). Both linear and quadratic effects of SIC in summer on survival of 1-2 years old individuals were selected (Table S9-1). However, the quadratic relationship for high values of SIC poorly fitted to the observed survival estimates (supplementary 9 figure S9-1), probably due to the structural constraint of the quadratic equation. Therefore, we retained a linear effect of SIC in summer, which indicated that survival increased with increasing SIC (Figure 2a). SIC in summer explained 31% of the survival variability of individuals during their first two years of life after fledging (Table 4).

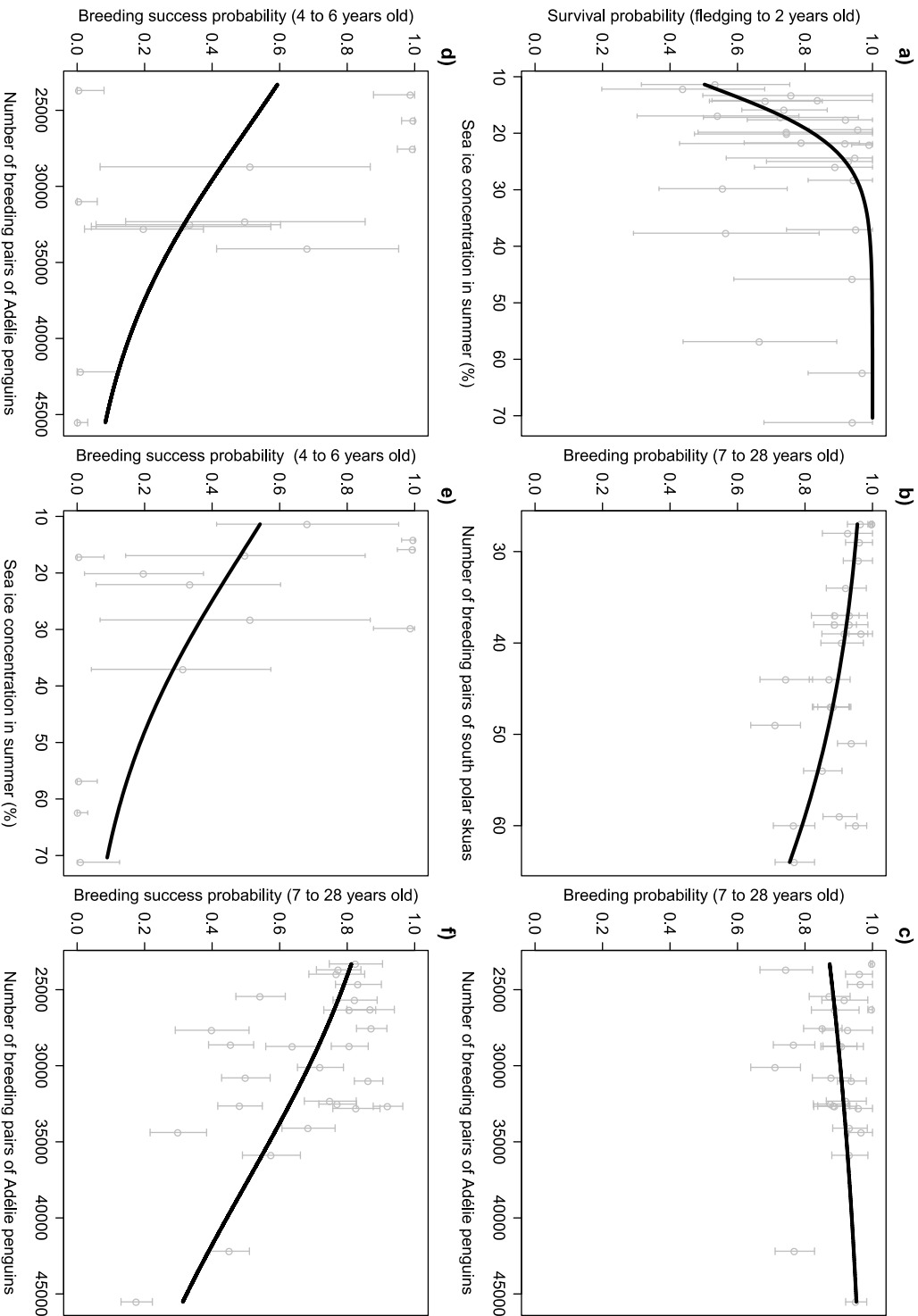


Figure 2. Retained covariate effects on each vital rate and age class for south polar skuas between 1 and 28 years old. Plain line represents the modelled relationship obtained from the covariate model. Points represent time dependent survival estimates obtained from the time dependent model. Error bars are standard errors. a) Survival probability of south polar skuas from fledging to 2 years old as a linear function of SIC in summer. b) Breeding probability of south polar skuas older than 7 years as a linear function of the number of breeding pairs of south polar skuas. c) Breeding probability of south polar skuas older than 7 years as a linear function of the number of Adélie penguin breeding pairs. d) Breeding success probability of south polar skuas from 4 to 6 years old as a linear function of the number of Adélie penguin breeding pairs. e) Breeding success probability of south polar skuas from 4 to 6 years old as a linear function of SIC in summer. f) Breeding success probability of south polar skuas older than 7 years as a linear function of the number of Adélie penguin breeding pairs.

Breeding probabilities of young individuals seemed to be unaffected by climate and prey covariates, and the density-dependent effect did not persist when accounting for the temporal trend and after removing the trend in the number of breeding pairs. However, the breeding probability of individuals older than 7 years old decreased with increasing breeding population size (Figure 2b), even in the presence of temporal trends (Table S9-4).

In addition, when testing additively the effects of density-dependence and of other covariates on the breeding probability of individuals older than 7 years old, all additive models were selected but only the linear effect of the number of Adélie penguin breeding pairs had a significant effect (the 95% confidence interval of the slope of the relationship with this covariate did not include 0) (Figure 1C).

This final model explained 41% of the variability of breeding probability for individuals older than 7 years (Table 4). A model including an interaction between both covariates did not explain significantly any extra variance compared with the model including only the additive effects (the 95% confidence interval of the interaction parameter included 0 and the ANODEV between the model with and without the interaction parameter was non-significant: $F_{test_{cov+cov+interac/t(1,24)}} = 0.008$, p-value = 0.93).

The breeding success probability of both age classes was strongly negatively impacted by the number of Adélie penguin breeding pairs (Table 5; Figure 2d and 2f). Individuals between 4 and 6 years old had moreover less chance to breed successfully when SIC during summer was high (Figure 2e). We retained the linear effect of SIC during summer because it was selected by ANODEV in the final model over the quadratic regression and was simpler, but the linear and quadratic regression gave very similar results. The model including an effect of the number of Adélie penguin breeding pairs and of SIC during summer explained 40% of the variance in breeding success in young individuals (Table 4), but no interaction between effects was found (the 95% confidence interval of the interaction parameter included 0 and the ANODEV between the model

Table 5. Sensitivities of the demographic parameters to the covariates for which a significant effect was detected for south polar skuas between 1 and 28. Parameters were: (S) apparent survival probability, (β) probability of breeding, (γ) probability of successful breeding (one or two chicks).

Vital rate	Age class	Sensitivity to covariates		
		Density-dependence	Number of Adélie penguin breeding pairs	Summer sea ice concentration
S	1-2yo			0.46
β	7-28yo	-0.05	0.02	
γ	4-6yo		-0.17	-0.26
	7-28yo		-0.12	

with and without the interaction parameter was non-significant: $F_{test_{cst/cov+interac/t(1,24)}} = 1.596$, p-value = 0.22). The number of Adélie penguin breeding pairs explained 40% of the variance in breeding success of older individuals (Table S9-6 and Table 4).

No covariate effect was detected on the probability to raise two chicks successfully (Table S9-7 and S9-8).

The sensitivity analysis showed that survival and breeding success of young individuals were most sensitive to sea ice concentration (Table 5). Breeding success probability of young and older individuals showed a similar response to fluctuations in the number of breeding pairs of Adélie penguins. Consistent with the lower temporal variance, the strength of the effects of density dependence and of the number of breeding pairs of Adélie penguins was much smaller on the breeding probability. The thickness of the line in the figure 3 refers to the magnitude of the sensitivity of a covariate to a vital rate.

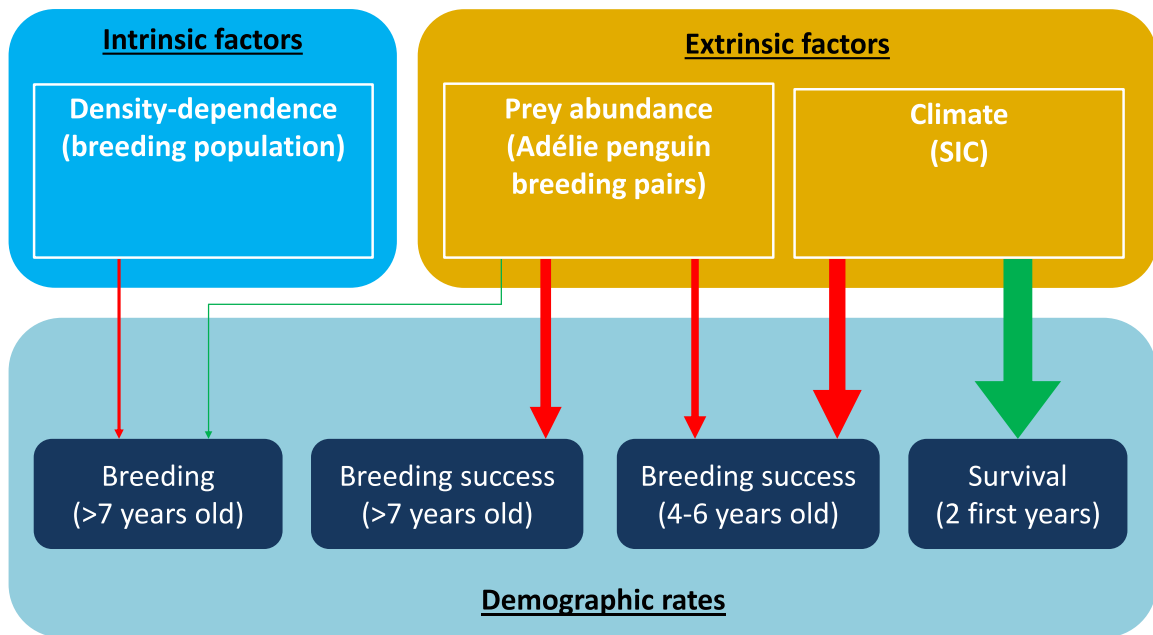


Figure 3. Diagram summarizing the influential intrinsic (density-dependence) and extrinsic (prey abundance, local climate) factors on south polar skua vital rates. The thickness of the arrow refers to the sensitivity of the vital rate to the factor. The color of the arrow refers to a positive effect (green) or a negative effect (red). The relationships that were not statistically significant are not shown.

3.4. Population prediction

The total number of breeding pairs of south polar skuas and the total number of individuals at equilibrium are shown on figure 4 as a function of Adélie penguin abundance and SIC in summer. The total population at equilibrium reached its optimum value for relatively low

numbers of Adélie penguin breeding pairs (20 000 – 30 000) and for medium values of SIC in summer (between 25 and 45%), and stayed high when SIC in summer increased. Both the breeding population (number of breeding individuals) and the total population of south polar skuas went extinct when SIC in summer was inferior to 10% and when the number of Adélie penguin breeding pairs was superior to 45 000. Taking the mean SIC in summer and the mean number of Adélie penguin breeding pairs during the last 10 years of the study, the total population at equilibrium was at 820 individuals and the number of breeding pairs was 98.

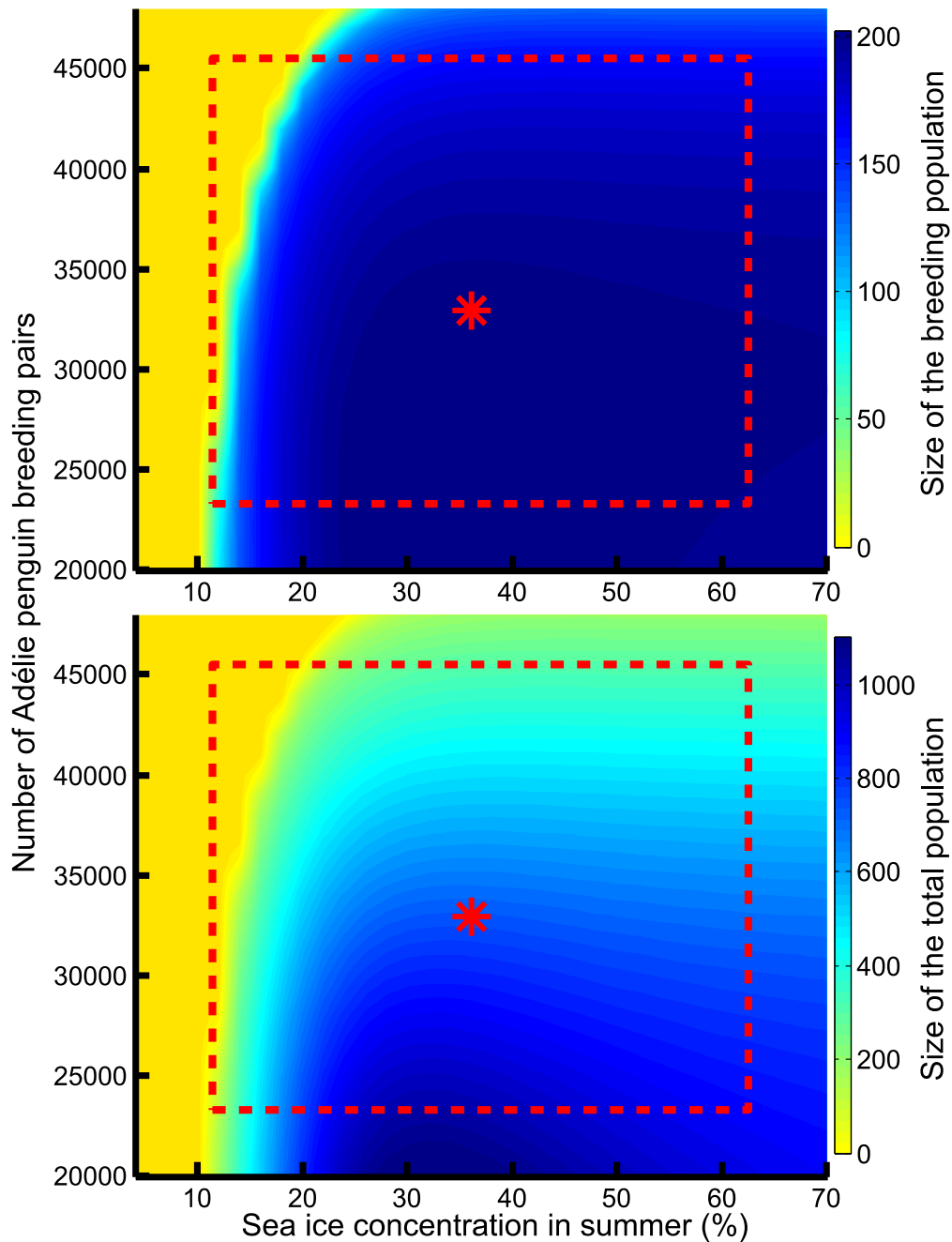


Figure 4. Prediction of the number of breeding individuals (top) and the total population at equilibrium for different combinations of sea ice concentration in summer (in %) and number of Adélie penguin breeding pairs. The red star represents the average environmental conditions over the last 10 years of the study. The dashed red rectangle represents the range of observed environmental conditions during the study period.

4. Discussion

Our comprehensive demographic study including the simultaneous effects of age-specific density-dependence, prey and climate indicated that all age classes and all life history traits of an apex predator did not equally respond to the same environmental variations (Figure 4). Our results showed an improvement and a stabilization of all vital rates with age. As predicted by the canalization hypothesis, adult parameters seemed more buffered against environmental variability than those of younger individuals and adult survival variations are small. Interestingly, the breeding probability of adults was also strongly canalized and set a bet-hedging strategy of this population through their breeding success. Our results highlight the greater sensitivity of reproductive traits and of younger age classes to prey abundance (Adélie penguins), climate variability (sea ice concentration) and density-dependence in a marine apex predator, with important consequences on the total population size but with limited effects on the breeding population size. The effect on the number of Adélie penguin breeding pairs was weak on the number of south polar skua breeding, except for extreme values, and the effect of SIC in summer was in general stronger. Population density affected directly, and probably indirectly, the demography of this highly territorial predator. However, demographic parameters were overall more sensitive to climatic and prey fluctuations than to breeding density variations.

4.1. Early life versus adult life-history traits (Prediction 1)

The south polar skua population in Pointe Géologie showed typical life history traits characteristic of long-lived organisms, with a high and weakly variable adult survival and a low and variable fecundity (Stearns 1992; Gaillard et al. 2000; Gaillard and Yoccoz 2003). As expected by life history theory, birds experienced a lower survival rate during their two first years of life after fledging, and a higher and more stable survival rate from age 3 onwards, falling into the range of other *Stercoraridae* (Burton 1968; Wood 1971; Furness 1987; Ainley et al. 1990; Pietz and Parmelee 1994; Julien et al. 2013). Studies in mammals and birds have reported an increase in breeding performances with age attributed to lower experience, lower reproductive effort or higher proportion of lower-quality individuals in young ages (Gaillard et al. 2000; Penteriani et al. 2003; Rebke et al. 2010). We found the same pattern with young individuals being poorer reproductive performers than older ones. The breeding probability of old individuals was twice higher than for younger ones and breeding individuals older than 7 years produced an average of 0.84 fledglings per year, against 0.63 for younger breeders, which is consistent with the other populations and closely related species (Young 1963b, 1994; Spellerberg 1971a; Wood 1971; Ainley et al. 1990).

Contrary to our prediction, no decrease in demographic rates was found for old individuals. Although our main aim was not to test for senescence patterns, three hypotheses may explain this result. First, our approach to model age-specific variations in demographic parameters was based on threshold models and further modelling using nonlinear models such as quadratic, Weibull or Gompertz models, more suited to test for senescence (Gaillard et al. 2004; Nussey et al. 2008), would be required. Second, senescence patterns may not be detected due to the sample sizes of older age classes with an insufficient proportion of mature birds reaching the age when senescence may become important. Third, individual heterogeneity was not taken into account when modelling adult survival. Unobserved individual heterogeneity affects the detection of senescence in wild populations because frail individuals disappear progressively as they age (Cam et al. 2002; Péron et al. 2010).

4.2. Temporal variance in life-history traits (Prediction 2)

In accordance with the canalization theory (Saether and Bakke 2000; Gaillard and Yoccoz 2003), temporal variances in all demographic parameters were higher in young individuals than in older ones. As predicted from life history theory and from the sensitivity analysis in Goutte et al. (2014a), breeding success probability and probability of fledging two chicks had higher temporal variance than survival and breeding probability. Interestingly, the breeding probability of the older individuals was high and its temporal variations small. Since variation in breeding probability in seabirds often reflects individual specific constraints (Reed et al. 2015) or an adaptive strategy to not jeopardize adult survival during poor years (Cubaynes et al. 2011), our results suggest that south polar skuas experience favorable conditions for breeding at Pointe Géologie. This is further supported by the positive temporal trends in juvenile and adult survival probabilities.

Several studies raised the question of the appropriate scale for comparing temporal variation in demographic rates (Morris and Doak 2004; Rotella et al. 2012; Bjørkvoll et al. 2016; McDonald et al. 2017). Since vital rates were bounded by 0 and 1, their variance was statistically constrained in relation to the mean over time. For breeding success probability and for the probability of fledging two chicks, the mean parameter values for the younger age class was similar compared to the older age class, and were thus on a similar scale for comparison of temporal variance. However, this was not the case for breeding probability and survival probability, for which an alternative approach identifying statistical variance constraints on the logit scale may help to confirm their canalization (Bjørkvoll et al. 2016).

4.3. Age-specific impact of environmental and prey covariates (Prediction 3)

As in other seabirds (Nevoux et al. 2007; Rolland et al. 2008; Pardo et al. 2013)), we found that individuals were impacted by environmental factors but that these factors did not affect all fitness components in the same way (Figure 4). The strongest environmental influence was on juvenile survival and on breeding success of young individuals, verifying our second prediction of an environmental canalization of life history traits. Our sensitivity analysis suggested that sea ice concentration was the strongest factor impacting vital rates of south polar skuas and was restricted to younger age classes (survival and breeding success). Adélie penguin abundance mainly affected breeding success of all age classes, and to a lower extent the breeding probability of the older age class. As expected, adult survival was unaffected by environmental and prey factors and was thus strongly buffered against environmental variability, unlike other parameters.

High sea ice concentration in summer affected positively the survival of individuals during their first two years of life but negatively the breeding success of young breeders. South polar skuas feed mainly on eggs and chicks of Adélie penguins at Pointe Géologie, which are known to be ice-obligate (Croxall et al. 2002; Ainley et al. 2005; Forcada and Trathan 2009). During heavy ice years foraging trips of breeding Adélie penguins during the incubation and the guard phase are prolonged due to decreased prey accessibility (Spée et al. 2010; Ropert-Coudert et al. 2014). As a consequence breeding success decreases due to i) an increased abandonment of eggs and young chicks by the nest-attending parent if its partner spends too much time foraging at sea, and ii) an increase in chick mortality due to undernourishment (Wilson et al. 2001; Emmerson and Southwell 2008; Spée et al. 2010; Ropert-Coudert et al. 2014). We therefore strongly suspect a positive influence of a food surplus during these heavy ice years on south polar skua yearlings' body condition, potentially improving their post-fledging survival. Remarkably, high south polar skua juvenile survival occurred when sea ice concentration in summer was higher than $\approx 30\%$, corresponding to the sea ice concentration threshold from which Adélie penguin breeding success start to respond negatively in Pointe Géologie (Barbraud et al. 2015).

The number of breeding Adélie penguins was negatively related south polar skua breeding success for both age classes. This result appears counter-intuitive at first, because we expected improved performance with increased food availability. Oro et al. (2014) reported in a long-lived seabird (Audouin's gull *Larus audouinii*) that food availability *per capita* shaped differently reproductive performance of individuals according to their ages (better performance for middle-aged individuals in contrast with

inexperienced and senescent ones). During ‘poor years’ when resources availability *per capita* is smaller, only high-quality individuals may breed due to more intense intraspecific competition, making the age pattern less marked. This is consistent with the greater sensitivity of breeding success to environmental parameters in young south polar skuas compared to older ones, with younger individuals probably suffering more from competition due to their inexperience. In the study of Oro et al. (2014), all breeding parameters were positively related to food availability but in our study there were opposite responses of breeding probability (positive for old individuals) and breeding success (negative for both age classes). Thus, it seemed that even a higher quantity of prey at the beginning of the breeding period could not benefit all the individuals. However, some of these breeding pairs could be less demanding on the quality of their breeding sites (e.g. nest sites more exposed to snow accumulation and runoff water from ice and snow melting, no Adélie penguin colonies in the territories) as observed in Pointe Géologie (authors pers. obs.). Under the habitat heterogeneity hypothesis (Dhondt et al. 1992), hence with territories varying in quality, this could result in a higher rate of failure for the population, even if reproductive success does not decrease in all territories (Sutherland 1996; Rodenhouse et al. 1997; Newton 1998; Gill et al. 2001; Casado et al. 2008). As the breeding population increases, especially during years with high numbers of breeding Adélie penguins, so does the proportion of low-quality individuals (inexperienced or with a lower competitive ability) relegated to poorer sites (Dhondt et al. 1992; McPeck et al. 2001; Kokko et al. 2004; Grünkorn et al. 2014).

Figure 1E suggested that the breeding success of young individuals was null for very high values of sea ice concentration in summer (>55%). During these years, Adélie penguin breeding failure might be such that young skuas could not complete the rearing of their chicks due to the low availability of food exacerbated by competition with older individuals. Breeding success parameters for young individuals were difficult to estimate, probably due to the low number of individuals successfully reproducing in this age class. This could have prevented us from detecting an interaction between the effects of the number of Adélie penguin breeding pairs and the SIC in summer on the reproductive success of young breeders.

4.4. Density-dependence (Prediction 4)

Two forms of density-dependent processes have been proposed in birds: regulation by intraspecific competition for (limiting) resources (Charnov et al. 1976) and site-dependent regulation through territorial behavior (direct interference) (Rodenhouse et al. 1997). Evidence for site-dependent regulation has been previously reported for several territorial bird species (e.g. bald eagle *Haliaeetus leucocephalus*: (Turrin and Watts 2014), brown skua: (Phillips et al. 2004), common guillemot *Uria aalge*: (Kokko et al.

2004), great skua: (Furness 2015), osprey *Pandion haliaetus* : (Bretagnolle et al. 2008) as well as in mammals (gray wolf *Canis lupus*: (Cubaynes et al. 2014), and reptiles (side-blotched lizard *Uta stansburiana*: (Calsbeek and Sinervo 2002).

Skua territories include both breeding and feeding grounds (Adélie penguin colonies) at Pointe Géologie. As predicted from previous studies at the population level (Lande et al. 2002; Pacoureaux et al. 2018), our results showed a regulation of this south polar skua breeding population. It was evidenced here through a negative feedback on the breeding probability of individuals older than 7 years old. The negative density-dependence in breeding probability was coherent with the negative temporal trend observed for this demographic trait while the breeding population increased over the study period.

Surprisingly, we did not detect a density-dependent effect on breeding success, despite the negative temporal trend in this vital rate as observed for the breeding probability. Defending a territory against conspecifics is generally costly in terms of time and energy, potentially limiting energy investment in reproduction, or increasing mortality risks during fights. South polar skuas start defend their territory just a few days after arrival on the breeding site, and do not stop until the breeding season is over (Spellerberg 1971b). This is this highly territorial behavior that led us to suggest the habitat heterogeneity hypothesis for south polar skuas in the previous section, as it is found to be the main operating system in territorial birds of prey (Fernandez et al. 1998). The alternative hypothesis is the individual adjustment (Lack 1954; Ferrer and Donazar 1996), where a decrease in breeding performance of all individuals in colonial species is explained by interference competition. It could operate, but probably to a lesser degree in our study system, as non-breeders (*i.e.* floaters) constitute a significant part of seabird and skua populations (Katzner et al. 2011; Penteriani et al. 2011) and could play a significant role in competition. Our population size covariate used to model density-dependence (number of breeding pairs) may not be adequate in this case, since it did not include non-breeders. Finally, although we could also have expected density-dependent mortality due to contests for breeding sites resulting in violent fights and direct mortality, those effects were not detected. The low positive temporal trend in survival rates in both juveniles and adults suggest that density-dependence is unlikely to affect substantially those rates for the observed densities.

4.5.From individual to population level

The matrix population model allowed modeling the combined effects of the variation in prey abundance, sea ice concentration in summer, and density-dependence on population size and structure at equilibrium. The population at equilibrium was

maximized with relatively low prey abundance (from 20 000 to 30 000 Adélie penguin breeding pairs) and sea ice concentration in summer between 25% and 45%. As predicted from a time series analysis of the number of south polar skua breeding pairs (Pacoureaux et al. 2018), we found a strong effect of sea ice concentration on the population at equilibrium. A decrease in sea ice concentration in summer will have a considerable repercussion on the population at equilibrium if sea ice concentration falls below $\approx 15\%$. Above this threshold, sea ice concentration had little impact on the population at equilibrium.

Average environmental conditions over the last 10 years of the study period seemed favorable for the south polar skua population. However, our population model and counts of breeding pairs suggest that the number of breeding individuals had not reached its full optimum yet (98 breeding pairs predicted compared with a maximum of 80 breeding pairs observed). This difference is probably due to the transient dynamic of the actual population of south polar skuas, which has not stabilized yet. Following IPCC forecasts, sea ice concentration will fall of approximately 20% during the next century in the vicinity of Pointe Géologie (Jenouvrier et al. 2014). If the reduction in sea ice concentration does not exceed 50%, we do not expect a decrease in the south polar skua population size at Pointe Géologie. However, even if the mean decrease of sea ice concentration is above the critical value for south polar skuas, we can still expect severe effects due to the increased frequency of extreme events associated to climate change (Orlowsky and Seneviratne 2012; Cai et al. 2014; Stuecker et al. 2017).

5. Conclusion

Our study brings a holistic insight of the underlying processes shaping the population dynamics by linking prey abundance, local climate and density-dependence to multiple vital rates and ultimately their interactions driving the population growth. These elements also support the idea of a risk-avoiding strategy (bet-hedging; (Stearns 1976; Gillespie 1977)), by a decrease in current reproductive effort under harsh conditions in favor of maintaining adult survival. Our results suggested the presence of inter-individual heterogeneity with differences in individual quality, calling for further investigation about the interactions between environmental variability and individual quality.

Acknowledgements

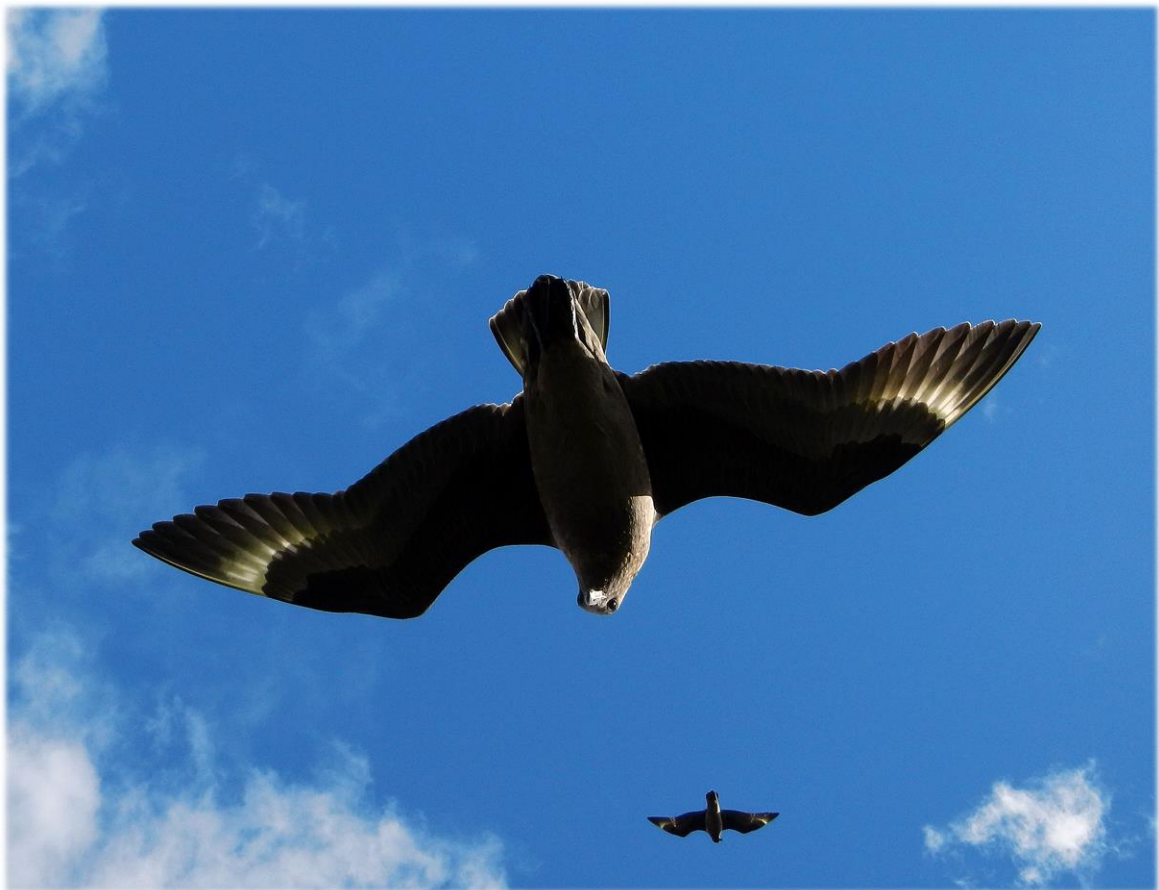
We are particularly grateful to all the field workers involved in the monitoring programs on south polar skuas and penguins at Pointe Géologie since 1963. These long-

term demographic studies and the present work were supported financially and logistically by the French Polar Institute IPEV (program 109, resp. H. Weimerskirch), Terres Australes et Antarctiques Françaises, Zone Atelier Antarctique et Subantarctique (CNRS-INEE), Université de La Rochelle (PhD grant N. Pacoureaux), Agence Nationale de la Recherche (ANR-16-CE02-0007 Democom, resp. O. Gimenez). S.J. acknowledges support from WHOI unrestricted funds. This study is a contribution to program SENSEI (SENtinels of the Sea Ice, resp. C. Barbraud and Y. Ropert-Coudert) funded by the BNP Paribas Foundation. Handling and manipulation of all animals were approved by the IPEV ethics committee. All animals in this study were cared for in accordance with its guidelines. We thank D. Besson for help in the data management, D.T. Iles and M.G. Neubert for constructive comments, and two anonymous reviewers for their help in improving the manuscript.

Author contributions

CB and NP designed and coordinated the research. Data management and quality check were performed by KD and NP. Analyses were performed by NP with the support of CB and SJ. NP, KD, SJ and CB wrote the manuscript.

Chapitre 4: Prey remains of Brown skua corroborate with long-term decline in burrow occupancy of blue petrels and thin- billed prions at Mayes Island, Kerguelen



Labbes subantarctiques en vol © A. Corbeau

Gaget E. and Pacoureaux N., Barbraud C. (*in revision*) Prey remains of Brown skua corroborate with long-term decline in burrow occupancy of blue petrels and thin-billed prions at Mayes Island, Kerguelen. *Polar Biology*

Matériels supplémentaires (dans le texte : « Online Resource ») dans l'appendix 3.

Résumé

Les labbes sont des prédateurs supérieurs et charognards dans les écosystèmes marins et terrestres et étudier leur régime alimentaire peut fournir d'importantes informations sur l'abondance et la distribution de leurs proies. Le régime alimentaire du labbe subantarctique a été étudié sur l'île Mayes, Îles Kerguelen, en collectant les restes de proies sur les territoires pendant la saison de reproduction de 2013. Nous avons évalué la présence d'un changement de régime alimentaire en comparant nos résultats avec ceux obtenus deux décennies auparavant pour cette même colonie. Nos résultats ont confirmé la très forte spécialisation des labbes de cette colonie dans la prédation active de deux espèces de pétrels fouisseurs : le pétrel bleu et le prion de Belcher. Nous avons observé un changement de régime alimentaire du labbe subantarctique avec l'importance des restes de prion de Belcher ayant chuté considérablement de 15%. Simultanément, nous avons observé une décroissance dans la tendance d'occupation de terrier chez les deux proies, avec un déclin plus sévère pour le prion de Belcher. Nous suspectons que le changement dans le régime alimentaire du labbe subantarctique de l'île Mayes était relié au changement d'abondance relative des pétrels bleus et des prions de Belcher. Le régime alimentaire du labbe subantarctique apparaît comme un indicateur intéressant de l'abondance relative de pétrels fouisseurs lorsqu'ils constituent la principale ressource pendant la saison de reproduction.

Keywords: Procellariidae · Prédation · Régime alimentaire · *Catharacta lonnbergi* · *Halobaena caerulea* · *Pachyptila belcheri*

Abstract

Skuas are top predator and scavenger seabirds in marine and terrestrial ecosystems and monitoring their diet can provide valuable insights on the abundance and distribution of prey. The diet of the brown skua was studied at Mayes Island, Kerguelen archipelago, by collection of prey remains on territories during their breeding cycle in 2013. We investigated a potential diet shift by comparing our results to those obtained two decades ago at the same colony. Our results confirmed the high specialization of this

skua colony in active predation of two burrowing petrels: the blue petrel and the thin-billed prion. We observed a shift in the diet of the brown skua with the importance of the thin-billed prion dropping significantly by 15%. Concomitantly, we observed a decreasing trend of burrow occupancy of the two main preys, with a more severe decline for the thin-billed prion. We suspected a dietary shift of brown skuas at Mayes Island related to a change in the relative abundance of blue petrels and thin-billed prions. Diet of brown skuas appears to be a valuable indicator of the relative abundance of burrowing petrels when they constitute the main food resource during breeding.

Keywords: Procellariidae · predation · diet · *Catharacta lonnbergi* · *Halobaena caerulea* · *Pachyptila belcheri*

1. Introduction

Skuas are top predator and scavenger seabirds in marine and terrestrial ecosystems and monitoring their diet can provide valuable insights on the abundance and distribution of prey (Montevecchi and Myers 1995; Furness and Camphuysen 1997; Croxall et al. 1999; Furness and Tasker 2000; Dell’Arte et al. 2007). Skuas are dietary generalists and can display a wide range of foraging techniques according to the prey type, but they usually are highly specialized according to the local availability of prey, focusing on one or few main prey items (Mougeot et al. 1998; Reinhardt et al. 2000). Skuas actively predate small mammals (Andersson 1976; Votier et al. 2003) and other seabirds (Adams 1982; Fraser 1984; Zipan and Norman 1993; Mougeot et al. 1998), steal penguins’ eggs and chicks (Jouventin and Guillotin 1979; Micol and Jouventin 2001), fish at the sea surface (Stahl and Mouglin 1986; Young 1994), scavenge on dead animals, feed on seal placentae or are kleptoparasitic of other seabirds (Furness 1987; Spear et al. 1999; Reinhardt et al. 2000; Anderson et al. 2009). When there is a decrease in the availability of a prey, predators with a generalist diet may switch to alternative prey source (Garrott et al. 2007). However, very few studies have quantified the links between diet changes in skuas and changes in the abundance or distribution of their prey. The great skua *Catharacta skua* in Foula Island, Shetland, experienced a dietary shift from lesser sandeels *Ammodytes marinus* to bird prey (Hamer et al. 1991; Ratcliffe et al. 1998), and these changes were correlated with the decline in lesser sandeel abundance since 1970 (Hamer et al. 1991; Ratcliffe et al. 1998; Wanless et al. 2004). On Marion Island (Prince Edward Islands, Southern Indian Ocean) where an invasive mammal (cat *Felis catus*) was eradicated, brown skua (*Catharacta lonnbergi* generic assignment following (Carlos 2016b)) prey remains before and two decades after the eradication were used to assess a

potential recovery in burrowing petrel populations (Cerfonteyn and Ryan 2016). The proportion of burrowing petrels in the diet of brown skuas changed slightly over the two decades and the authors suggested that there has been little recovery in the population of burrowing petrels since the eradication. This later result was confirmed by the comparison of burrow density estimation using quadrats before and after cat eradication (Dilley et al. 2017).

Here, we investigate whether the diet of the brown skua at the Kerguelen archipelago has shifted after two decades, and if changes could be related to a change in prey abundance. We assessed the diet of brown skuas by collecting prey remains in territories in 2013 and compared the results to those obtained in Mougeot et al. (1998) in 1992 at the same colony. We investigate the variation in prey abundance thanks to a long-term monitoring of burrow occupancy of its preys, two burrowing petrels: blue petrels *Halobaena caerulea* and thin-billed prions *Pachyptila belcheri*.

2. Material and methods

2.1. Study site and seabird species

The study was conducted in the valley “Val des Garrodias”, Mayes Island (49°28'S, 69°57'E), Kerguelen archipelago (Fig. 1). Mayes is a volcanic island of nearly 3 km² culminating at 60 m. Its topography is shared by rocky plateaus and old glacial valleys covered on their slopes and bottom by a dense but short height vegetation growing in a peat soil (>50% of the surface, Robin et al. 2011).

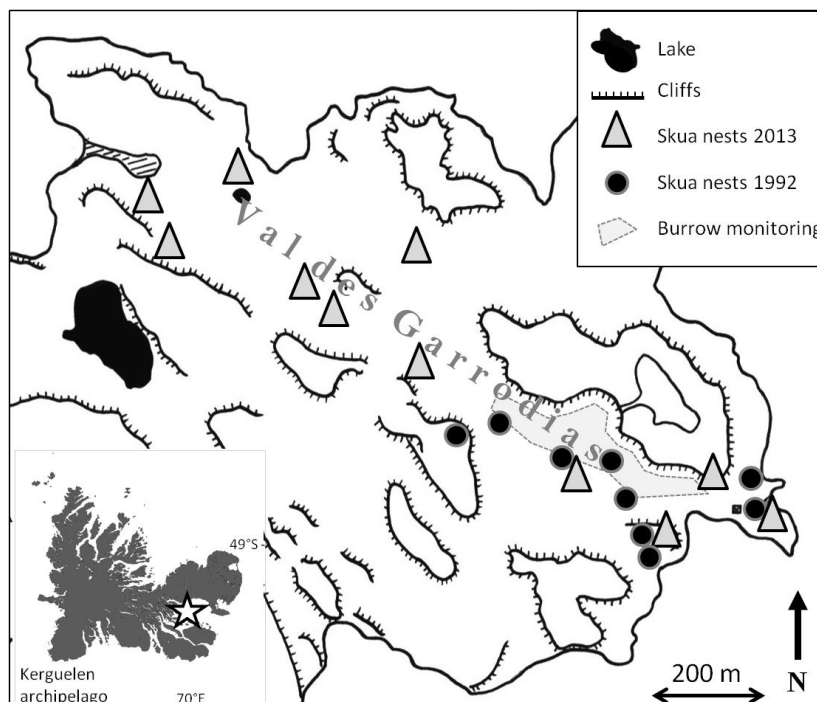


Figure 1. Map of the study site in Mayes Island (49°28'S, 69°57'E, Kerguelen archipelago) with the location of the area of burrow monitoring, the location of brown skua nests sampled in 1992 (Mougeot et al. 1998) and in 2013.

The brown skua breeds in isolated nests or colonies on subantarctic islands and the Antarctic continent (Furness 1987). Between 100 and 120 pairs breed annually on Mayes Island (2 000 to 4 000 on the Kerguelen archipelago), and ≈ 100 non-breeding individuals generally aggregate in two groups (“clubs”) on the island (Weimerskirch et al. 1989; Mougeot et al. 1998). Pairs arrive on their breeding ground in September (Delord et al. 2018), and usually 2 eggs are laid at intervals of 2-4 days between October and December. Hatching of the eggs occurs in November-December and chicks fledge 50 days after (Hahn and Peter 2003). Diet studies of brown skuas during the breeding period (Mougeot et al. 1998; Reinhardt et al. 2000) have reported petrel species constitutes more than 90% of the diet in the majority of subantarctic populations studied, with often one main prey item representing more than half, and up to 96% on Prince Edward Island (Ryan et al. 2009), of the diet. Brown skuas predate burrowing petrels in flight at night (Sinclair 1980) and mostly when they are on the ground (Young 1978; Fraser 1984; Furness 1987; Mougeot et al. 1998). Petrels are particularly vulnerable and detectable during the courtship behaviour when vocalizing at the entrance of burrows (Mougeot and Bretagnolle 2000a, b). On Mayes Island, brown skuas are highly specialized and feed predominantly, i.e. 92%, on two burrowing petrels: blue petrels and thin-billed prions (Mougeot et al. 1998). The two petrel species are nesting in sympatry in Kerguelen (Weimerskirch et al. 1989); see Table 1 for breeding phenology of the two petrels species adapted from (Carter 1995; Mougeot et al. 1998), CEBC-CNRS unpublished data). Nevertheless, they differ on some habitat requirements: blue petrel burrows are exclusively in peat soil under a taller and denser vegetation cover than thin-billed prions, which are preferentially under a sparse vegetation cover in rocky soils (Genevois and Buffard 1994), although both species share sometimes the same burrow. Mouse *Mus musculus*, which is not currently known predated petrel eggs at Kerguelen, is the only terrestrial mammal introduced in Mayes Island. The number of blue petrels was estimated at $\sim 142\,000$ breeding pairs (Barbraud and Delord 2006). There is no estimate of the number of breeding pairs of thin-billed prions on the island, but the species is less abundant than the blue petrel (Mougeot et al. 1998).

Table 2. Breeding phenology of brown skuas and of its two main preys, blue petrels and thin-billed prions, at Mayes Island, Kerguelen archipelago (adapted from). Grey colors, from very light to very dark, correspond respectively to the prelaying period, the incubation period and the chick rearing period.

	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.	Jan.	Feb.	March
Brown skua	  	  	   	    	    	    	    
Blue petrel	  	  	   	    	    	    	    
Thin-billed prion	  	  	   	    	    	    	    

2.2. Collection of prey remains

Brown skuas are highly territorial and defend their territory a few days after establishment and do not end till the breeding season is over. Adult brown skuas return their prey on the nest to feed their chick(s), leaving wings and pellets within approximately 10 m around the nest (Mougeot et al. 1998), see also (Trivelpiece et al. 1980; Adams 1982). Fresh wings of blue petrels and thin-billed prions were collected on skua territories situated in the same southern part of the Val des Garrodias as Mougeot et al. (1998), and also on 700 m around where the topography and vegetation cover did not differ (Fig. 1). Wing collection was made once on 11 brown skua territories between the 29th January and the 5th February 2014 (referenced as year 2013, for the beginning of the breeding season). The collecting period corresponded to the end of the chick-rearing of brown skuas and before the fledging peak of blue petrels (10th February) and thin-billed prions (25th February). This collect was therefore assumed to cover the prey accumulation during the breeding season since September of the preceding year. Storms may have removed some wings in the most exposed nests nearest to the coast. However, if it likely affected the total number of wings collected, it did not affect the wing proportions between blue petrels and thin-billed prions. Petrel wings from previous years, recognizable with their heavily degraded feathers, were discarded (3-5%). Species identification between blue petrel and thin-billed prion was made on color criterion (Shirihai and Kirwan 2008) and in some case on wing measurements (Mougeot and Bretagnolle 2000a). When wings were not connected to the sternum and clavicle (60% of cases), only left wings were counted two avoid double counting. Wings from common diving petrels *Pelecanoides urinatrix* and white-headed petrels *Pterodroma lessonii* were found occasionally (<3% of the total number of wings counted) but not collected.

2.3. Testing for differences in diet between 1992 and 2013

We tested for the similarity in proportion of blue petrels (over thin-billed prions) in the prey remains found in the territories of brown skuas during the breeding season 1992 and during the breeding season 2013. For this purpose, we used a non-parametric Wilcoxon Mann-Whitney test due to the small sample sizes (2x11 brown skua territories).

2.4. Modelling petrel burrow occupancy

We estimated temporal trends in burrow occupancy for the two petrel species, which was used as a proxy of prey abundance, based on a monitoring dataset. Monitoring started in 1985 for blue petrels and in 1986 for thin-billed prions (i.e. year of nest opening). An annual monitoring was performed on 221±76 burrows of thin-billed prions and 251±89 burrows of blue petrels per year (Online Resource 1). A total of 440 different

burrows were monitored over 30 years, reaching 14 402 control events, where 219 burrows have a double species occupation. Burrows were visited each year two to three times during the early breeding period (blue petrel: September, thin-billed prion: October, Fig. 2) and again two to three times at the beginning of the reproductive season (blue petrel: early November, thin-billed prion: late November, Table. 1) (see (Nevoux and Barbraud 2006) and (Barbraud and Weimerskirch 2003) for the monitoring procedure). The burrow was noted as occupied: “1”, if at least an individual was found, and empty: “0” when no individual was found. The species occupying each burrow was also reported. The first monitoring of each burrow was systematically removed from the dataset (i.e. year 1985 for blue petrel and 1986 for thin-billed prion) to avoid bias in occupancy estimation due to the first occupation of a burrow being inevitably occupied. When several nests had the same burrow entrance, i.e. 48% of the burrows, we considered the burrow occupied when at least one nest was occupied. Consequently, an empty burrow corresponded to an absolute absence of breeders, while an occupied burrow may have corresponded to one or two (rarely more) pairs of breeders.

We performed a generalized linear mixed model (GLMM) with binomial distribution to investigate a linear trend in burrow occupancy over years and also the potential difference of the trend between species (package lme4: (Bates et al. 2014)). Burrow occupancy was the response variable and we analyzed the influence of year as a continuous fixed effect (standardized). The model accounted for repeated measurements in each burrow by adding burrow identity as a random effect, nested in a species effect. One model was run on the whole monitoring period (1986-2016) and another was run on the period between the two skua diet sampling years (1992-2013). We computed the explained variance based on Nakagawa et al. (2017) using the package sjstats v0.016 (Lüdtke 2018).

Analyses were performed with the statistical software R V. 3.5.1 (Team 2018). The parameters were estimated based on maximum likelihood estimations. The parameter estimates were tested using a Wald z-test with a significance level of 0.05.

3. Results

On the 11 brown skua territories visited in 2013, 479 left wings were counted with a mean of 44.5 ± 35.2 wings per nest, ranging from 13 to 137 wings. The proportion of blue petrels compared to thin-billed prions in the brown skua diet increased significantly from $79.0 \pm 8.1\%$ in 1992 to $94.9 \pm 4.0\%$ in 2013 ($w = 2$, $p = 0.0001$, Fig. 2).

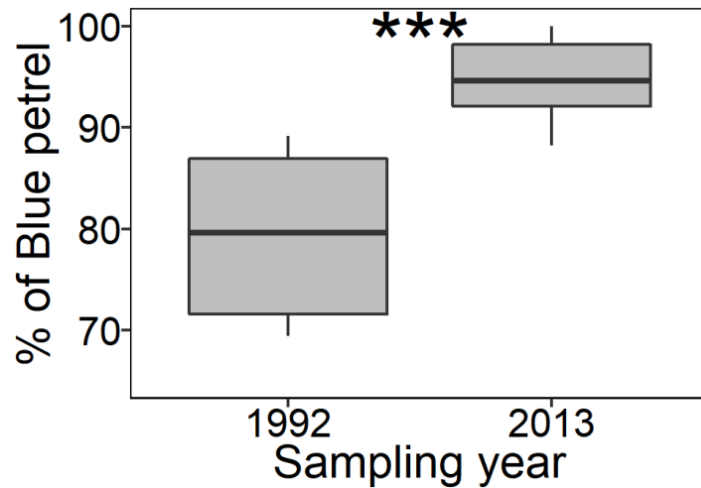


Figure 2. Proportion of blue petrels compared to thin-billed prions in the diet of brown skuas in 1992 (Mougeot et al. 1998) and 2013 (present study).

Burrow occupancy strongly decreased over the whole monitoring period (Fig. 3; $\beta \pm SE = -1.13 \pm 0.08$, $z = -13.487$, $p\text{-value} < 0.0001$) and over the period 1992-2013 ($\beta = -0.78 \pm 0.04$, $z = -19.496$, $p\text{-value} < 0.0001$). The decline was most severe for thin-billed prions than for blue petrels (Fig. 3; $\beta_{1986-2016} = -0.36 \pm 0.05$, $z = -7.187$, $p\text{-value} < 0.0001$; $\beta_{1992-2013} = -0.35 \pm 0.05$, $z = -6.495$, $p\text{-value} < 0.0001$). In 1992 the predicted burrow occupancy was 0.57 [95% CI: 0.52-0.61] for thin-billed prions and 0.43 [95% CI: 0.39-0.47] for blue petrels, and in 2013, 0.10 [95% CI: 0.08-0.11] and 0.13 [95% CI: 0.12-0.15], respectively. No significant difference in average burrow occupancy between blue petrels and thin-billed prions was detected ($\beta_{1986-2016} = -0.06 \pm 0.11$, $z = -0.518$, $p\text{-value} = 0.6$; $\beta_{1992-2013} = -0.06 \pm 0.13$, $z = -0.431$, $p\text{-value} = 0.7$). The total variance explained by the model based on the whole monitoring period was 40% (conditional r-squared), with 11% due to the fixed effects (marginal r-squared).

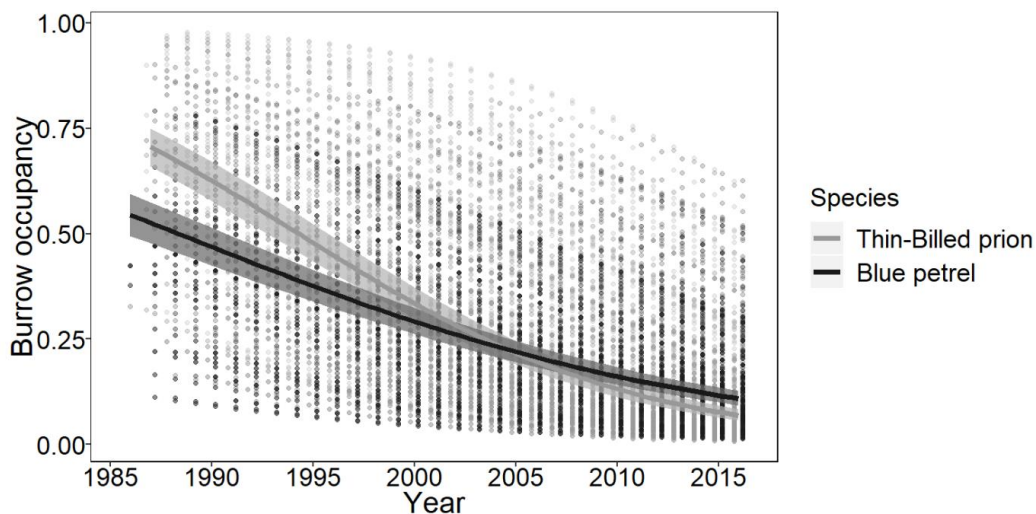


Figure 3. Trends in burrow occupancy ($\pm 95\%$ CI, binomial regression) for blue petrels (black, 1986-2016) and thin-billed prions (grey, 1987-2016). Trends are decreasing at a significant different rate. Points represent the predicted values of occupancy per burrow and per species.

4. Discussion

This empirical study confirmed the blue petrel as the main component of brown skua diet at Mayes Island and clearly evidenced a difference in the ratio of blue petrels over thin-billed prions as prey remains between 1992 and 2013. Brown skuas seemed to rely around 15% more on blue petrels in 2013 than two decades ago. Both blue petrels and thin-billed prions showed a negative temporal trend in their burrow occupancy between 1992 and 2013, but the decline was around 2.5 times more severe for thin-billed prions. We suspect from our results a dietary shift of brown skuas at Mayes Island related to a change in the relative abundance of blue petrels and thin-billed prions, suggesting that the diet of brown skuas feeding on petrels provide a rapid assessment of the relative abundance of burrowing petrels.

4.1. Brown skua diet shift related to prey abundance

Our results suggested a dietary shift of brown skuas at Mayes Island over a twenty-year period. Fluctuation in relative prey abundance may induce a shift in dietary selection and thus in the ratio of species as prey items found in remains (Reif et al. 2004; Garrott et al. 2007; Marone et al. 2017). Between the two sampling years, i.e. 1992 and 2013, thin-billed prion burrow occupancy declined by in average 82%, vs. 70% for the blue petrel. This 12% relative increase in the proportion of blue petrel abundance was coherent with the average increase by 15% of the blue petrel proportion in the prey remains. Blue petrel consisted in 2013 of almost all remains found in brown skuas' diet. The high degree of specialization on blue petrels was consistent with other studies in Prince Edward Island (Adams 1982; Schramm 1983), in two other islands of the Kerguelen archipelago (Moncorps et al. 1998) and on the same site two decades ago (Mougeot et al. 1998).

The decrease in burrow occupancy was unlikely due to an increase of the number of nests in a fewer number of burrows, because i) a change in the number of nests per burrow was not *a priori* observed in the field (CEBC-CNRS unpublished data), and ii) the decrease in burrow occupancy corroborated with the decreasing trend in adult survival previously observed (1986-2001) on blue petrels (Barbraud and Weimerskirch 2003) and on thin-billed prions (Nevoux and Barbraud 2006). These two studies suggested an ongoing effect of large climate patterns on adult survival. Thin-billed prions were negatively affected by high Antarctic winter sea ice extent (Nevoux and Barbraud 2006), which increased over the last decades (Parkinson and Cavalieri 2012) in the wintering distribution range of the individuals of the monitored colony (Quillfeldt et al. 2015). Blue petrel survival was mainly affected by the winter negative anomalies of El Niño-Southern Oscillation Index (ENSO) (Barbraud and Weimerskirch 2003), which have greatly varied since 1992 without a temporal trend (Capotondi et al. 2015). Because the impact of ENSO

on blue petrels is suspected to be stronger at high population density (Barbraud and Weimerskirch 2003), the early decrease in burrow occupancy could have moderated the impact of ENSO, potentially explaining the stabilisation of the trend in burrow occupancy.

In addition, the rapid spread of invasive plant species during the study period may be disadvantaging for the thin-billed prion. The native vegetation of Mayes Island, dominated by *Azorella selago*, *Pringlea antiscorbutica* and *Acaena magellanica* was replaced on large surfaces by *Taraxacum* sp. and *Poa pratensis* (Robin et al. 2011). About 15% of the surface of Mayes Island is currently covered by a thick mono-specific stratum of *Poa p.* not present at the beginning of the monitoring (R. Zotier pers. com.). This rapid change in vegetation has been observed in several subantarctic Islands (Frenot et al. 2001, 2005) and has been suggested to impact burrow occupancy of burrowing petrels (Dilley et al. 2017). By contrast to blue petrels favoring habitats with dense vegetation like luxuriant clumps of *Poa cookii* in Bird Island, South Georgia (Hunter et al. 1982), thin-billed prions favor sparse vegetation and are probably less competitive than blue petrels to acquire a nest in highly vegetated habitats (Genevois and Buffard 1994).

4.2. Methodological considerations

Remains under-represent the contributions of soft bodied prey (such as fish) and directly ingested food (when scavenging or feeding on seal placentae or little prey items). Brown skuas at Mayes Island seemed to feed mostly on burrowing petrels as indicated by isotopic data from feathers of brown skua chicks (Blévin et al. 2013; Delord et al. 2018). Few small preys may also be consumed *in situ*, like dug up petrel chicks or mice, but it seemed to be anecdotal behaviour. Part of the negative long-term trends in both species could be explained by other non-exclusive hypotheses. The repeated nest visits in the burrows may have induced damages to the burrow entrance and nest chamber and decreased the nest attractiveness, catalyzing the decline in burrow occupancy during the first monitoring years (Barbraud pers. obs.). Invasive mice are significant predators of seabird chicks. Even if not reported in the field yet, mouse predation on burrowing petrel chicks could occur below ground on Mayes Island as on Gough Island (Wanless et al. 2007; Cuthbert et al. 2013). A phenological shift of predator and prey could also have induced a shift in diet following the match/mismatch hypothesis (e.g. (Hipfner 2008). Although a detailed study on phenological data of brown skuas and burrowing petrels could confirm or refute this hypothesis, no such data exists currently. In theory, the relative decrease in thin-billed prions in the brown skua diet in 2013 could be explained by three non-exclusive hypotheses: i) an earlier breeding of the skuas, mismatching the activity peak of thin-billed prions, ii) a later breeding of thin-billed prions, mismatching the peak of highest energy demand of brown skuas, iii) a later breeding of the blue petrels, flooding the peak of highest energy demand for the skuas. We do not believe that these

mechanisms were the main source of the diet shift as, in order to be influential, phenological shifts should have been tremendous, i.e. about 10 or 20 days (Mougeot et al. 1998) (Table 1). Brown skuas seemed to be flexible in their laying date and conversely to the hypothesis i). In 2013 the pairs holding sampled territories were relatively late breeders (mean date of laying: 51 days after the 1st October) compared to the pairs studied by Mougeot et al. (1998) (28 days after the 1st October). Thus, the proportion of thin-billed prions in remains should have instead been higher in 2013 due to their latter attendance rate on breeding colonies than blue petrels (Table 1).

4.3.Potential implication for conservation

Long-term seabird population monitoring is often challenging in subantarctic islands but the diet of brown skuas appears to be a valuable indicator of the relative abundance of burrowing petrels as indicated by our study at Kerguelen and by Cerfonteyn and Ryan (2016) at Marion Island. Several burrowing petrel species have experienced rapid changes in abundance since the last decades in most of the subantarctic islands due to the negative effects of invasive predator species (Brooke et al. 2010), fisheries bycatch (Barbraud et al. 2008), climate change (Nevoux and Barbraud 2006), or to the positive effects of conservation measures at sea (Løkkeborg 2011) and on breeding islands (Lavers et al. 2010). Collection of prey remains from breeding brown skuas could represent a simple and accessible method to evaluate variations in prey abundance and the effectiveness of conservation measures, as it is done for raptors (Redpath et al. 2001; Sutherland et al. 2004).

Acknowledgements

We are particularly grateful to all the fieldworkers involved in the monitoring programs on blue petrels and thin-billed prions at Mayes Island since 1985, as well as A. Corbeau, C. De Francecchi, J.F Laclavetine and H. Alcaras for their assistance on the field and F. Orgeret for his stimulating discussions. These long-term studies were supported financially and logistically by the French Polar Institute IPEV (program 109, resp. H. Weimerskirch), the Zone Atelier Antarctique (CNRS-INEE), Terres Australes et Antarctiques Françaises, Université de La Rochelle (PhD grant N. Pacoureaux). Handling and manipulation of all animals were approved by the IPEV ethics committee. All animals in this study were cared for in accordance with its guidelines. We thank D. Besson for help in the data management.

Author contributions

EG and NP had the original idea. EG, NP, KD and CB designed and coordinated the research. Data management and quality check were performed by KD, EG and NP. Analyses were performed by EG and NP with the support of CB. EG, NP, KD and CB wrote the manuscript.

Chapitre 5: Within and between population differences in life history traits shed light on bet-hedging responses to environmental variability



Labbe de McCormick (© N. Pacoureau) et subantarctique (© A. Corbeau)

Pacoureaux N., Delord K., Jenouvrier S., Barbraud C. (*in prep*) Within and between population differences in life history traits shed light on bet-hedging responses to environmental variability.

Matériels supplémentaires (dans le texte : « supplementary ») dans l'appendix 4.

Résumé

La stochasticité environnementale joue un rôle important dans l'évolution des stratégies d'histoire de vie en affectant directement la valeur sélective. La sélection naturelle dans les milieux imprévisibles devrait aboutir à l'évolution de stratégies de « bet-hedging », impliquant une réduction des performances de reproduction annuelle et augmentant la survie des adultes pour que la reproduction puisse être tentée sur un plus grand nombre d'années. Cependant, les études sur des populations sauvages d'espèces longévives font défaut car cette stratégie est seulement adaptative sur une longue échelle de temps. Ainsi, nous avons comparé les stratégies d'histoire de vie de deux prédateurs marins apicaux très proches et possédant les mêmes exigences écologiques, mais vivant dans deux biomes présentant une variabilité environnementale contrastée. De plus, les individus d'une même population peuvent aussi varier dans leur caractéristiques d'histoire de vie. Nous avons utilisé un suivi individuel détaillé pour les deux populations pendant deux décennies et nous avons explicitement inclut simultanément de l'hétérogénéité sous forme d'état individuel (le précédent statut reproducteur) et de la variation sous forme d'hétérogénéité non-observée. A l'aide modèles de capture-marque-recapture multi-événement, nous avons estimé la probabilité de survie, de se reproduire, d'être en succès reproducteur et d'être en succès reproducteur avec deux poussins. Nous avons ensuite utilisé une méthode de chaîne de Markov pour calculer un ensemble de caractéristiques d'histoire de vie à partir du recrutement : longévité adulte, efficacité de reproduction adulte et les intervalles entre les reproductions, pour comparer ces deux populations. Nous avons mis en évidence de la variation dans plusieurs traits vitaux des deux populations influencées par les performances des individus et de l'hétérogénéité individuelle latente. Cela conduit finalement à des différences dans leurs caractéristiques d'histoire de vie ainsi que dans l'expression d'une stratégie de « bet-hedging ». Nous soutenons que ce genre d'étude peut fournir des opportunités uniques de combler l'écart entre les théories d'histoire de vie intra et inter-populationnelle reliée à la variabilité environnementale.

Mots clés : Stratégie de bet-hedging · Variabilité environnementale · Qualité individuelle · Hétérogénéité individuelle · Traits d'histoire de vie · Labbe de McCormick *Catharacta*

Abstract

Environmental stochasticity plays a significant role in the evolution of life history strategies by directly affecting fitness. Natural selection in unpredictable environments is expected to result in the evolution of bet-hedging strategies, involving a reduction of annual breeding performance and an increase in adult survival so that reproduction can be attempted over more years. However, lacking are studies on wild populations of long-lived species as bet-hedging traits are adaptive only over long-time scales. To investigate this, we compared the life history strategies of two closely related marine apex predators with same ecological requirements but living in two different biomes with contrasted environmental variability. Additionally, individuals within a population may differ in their life-history characteristics. We used detailed individual monitoring data of both populations during two decades and explicitly incorporated simultaneously heterogeneity as individual state (previous breeding status) and variation due to unobserved heterogeneity. Using capture–mark–recapture multi-events models, we estimated survival probability, probability of breeding, probability of a successful breeding, probability of a successful breeding with two chicks. We then used Markov Chain methods to compute sets of life-history characteristics from recruitment: adult longevity, adult reproductive output and inter-breeding intervals in order to compare these two populations. We evidenced variation in multiple vital rates of the two populations mediated by performances of individuals and latent individual heterogeneity. Ultimately, this leads to differences in their life history characteristics and the expression of a bet-hedging strategy. We argue that such studies could provide unique opportunities to bridge some gaps between within- and inter-population life history theories related to environmental variability.

Keywords : bet-hedging strategy; environmental variability; individual quality; individual heterogeneity; life history traits; south polar skua *Catharacta maccormicki*; brown skua *Catharacta lonnbergi*

1. Introduction

Environmental stochasticity depicts unpredictable spatiotemporal fluctuations in environmental conditions, and thus unpredictability of weather and resource abundance, quality or availability for organisms (Fujiwara and Takada 2017). It plays a significant role

in the evolution of life history strategies by directly affecting fitness (Levins 1968; Schaffer 1974). Life history theory predicts that with the increase of resource variability, organisms should progressively shift from semelparity to iteroparity, i.e. multiple reproductive events during the life of an individual (Murphy 1968; Bulmer 1985; Orzack and Tuljapurkar 1989). Indeed, a semelparous strategy, a unique reproductive event generally followed by the death of the individual, generates a higher fitness in a constant and favorable environment (Cole 1954; Lack 1968; Roff 1992; Stearns 1992; Wilbur and Rudolf 2006). Conversely, instability and unpredictability of the environment will favor a slower pace of life with organisms less prone to risk-taking and spreading reproductive events along their life to avoid null fitness in unfavorable environments (Den Boer 1968). This 'slow-living' strategy will be expressed as the evolution of a longer life span and the improvement of self-maintenance, and thus survival, at the expense of fecundity. This trade-off is expected to manifest more strongly under harsh conditions (poor resource conditions, extreme events...) leading to a bet-hedging strategy (Slatkin 1974; Stearns 1976).

However, this endeavor remains highly challenging as life history responses to environmental variability, and especially for bet-hedging traits, is adaptive only over long time scales. In practice, it is commonly evidenced for short lived species where short generation time makes their study easier or for which experimental studies in control conditions are feasible (Halsband-Lenk et al. 2004; Beaumont et al. 2009; Gremer and Venable 2014; Furness et al. 2015; Franch-Gras et al. 2017). It has only been done sparingly in wild populations of long-lived species, such as top predators, as it requires particularly long-term climatic and ecological time series. Different populations of a same species may also encounter various environmental conditions and respond to them by displaying and evolving, under certain circumstances, diverse life history strategies (Schultner et al. 2013). An alternative is thus to study, at the intraspecific level, multiple populations with analogous ecological requirements but experimenting contrasted environmental variability (Frederiksen et al. 2005; Grosbois et al. 2006, 2009; Suryan et al. 2009; Nevoux et al. 2010; Reed et al. 2010). Very few systems are sufficiently well studied to allow such inter population comparisons and are generally constrained the study of population dynamics or only one life history trait (survival or fecundity) impairing the characterization of life history strategies.

Moreover, individuals within a population may differ in their life-history characteristics. Inter-individual heterogeneity in demographic performance arises from various sources which can be observed (age, sex, body size, etc...) or not (unobserved heterogeneity). This unobserved heterogeneity has received growing attention in the last decades (see Cam et al. 2016; Gimenez et al. 2017), especially on the variability in quality

across individuals (Wilson and Nussey 2010) and their differential response to environmental change. Fixed heterogeneity, or quality, has been documented in several studies, with some individuals consistently outperforming others in the same population (Cam et al. 2002; Descamps et al. 2008; McCleery et al. 2008; Hamel et al. 2009; Bergeron et al. 2011; Jenouvrier et al. 2015; Zhang et al. 2015). Individual heterogeneity may also be exacerbated when environmental conditions are poor (Chambert et al. 2013; Jenouvrier et al. 2015). However, most of the studies investigated heterogeneity in survival (but see Jenouvrier et al. 2018) thus limiting the understanding of the links between individual heterogeneity and life-history tactics within populations.

Here, we characterize the variation in the life history tactics of two populations of closely related long-lived species presenting the same life history strategy but living in two biomes with contrasted environmental variability, while simultaneously taking into account individual heterogeneity. We take advantage of detailed individual monitoring data of two populations of apex marine predators over the last two decades: the south polar skua (*Catharacta maccormicki* generic assignment follows (Carlos 2016) breeding at Pointe Géologie, an Antarctic archipelago, and the brown skua (*C. lonnbergi*) breeding at Kerguelen, a subantarctic archipelago. South polar skuas (SPS) in Pointe Géologie mainly rely on one prey species, the eggs and chicks of Adélie penguins *Pygoscelis adeliae*. At Kerguelen, brown skuas (BS) feed extensively on two seabirds: blue petrels *Halobaena caerulea* and thin-billed prions *Pachyptila belcheri*. The variability of climatic conditions in the two areas is also substantially different. Surface temperatures and wind strength are more variable at Pointe Géologie than at Kerguelen. Contrary to blue petrels and thin-billed prions which feed on a wide variety of preys Adélie penguins feed almost exclusively on two prey species (*Euphausia superba* and *E. crystallorophias*) which are highly dependent of sea ice dynamics (Connan et al. 2008; Cherel 2008). Seasonal and interannual variability in sea ice dynamics is high (Widmann et al. 2015; Thomas 2017), with extreme sea ice concentration events having catastrophic impacts on the entire seabird community breeding at Pointe Géologie (Ropert-Coudert et al. 2014; Barbraud et al. 2015).

To compare life history tactics between and within populations we first develop a structured life cycle model combining earlier findings (Pacoureaux et al. *in revision*) and reproductive status as individual state (*i-state*) during adulthood. Second, we use multi-events capture-mark-recapture (MECMR) models to estimate several vital rates (survival probability, probability of breeding, probability of a successful breeding with one or two chicks, and probability of a successful breeding with two chicks) of recruited individuals to parametrize our life cycle model. Individual heterogeneity was explicitly included in the MECMR models. Several approaches are available to investigate individual heterogeneity

in CMR models (see Gimenez et al. 2017). We investigate unobserved heterogeneity in our populations as a fixed property of each recruited individual and we used finite mixture CMR models, assigning individuals to one of the mixture components (discrete groups) characterized by specific vital rates (Péron et al. 2010; Hamel et al. 2018). Finally, we use Markov Chain methods associated to our structured life cycle to compute sets of life-history characteristics from recruitment: adult longevity, adult reproductive output and inter-breeding intervals (Caswell 2001, 2006, 2009; Roth and Caswell 2018), for each population and each finite mixture group in order to compare them. Based on previous knowledge of these populations and from the existing literature, we formulated two predictions for the population experiencing the highest variability in environmental conditions, the SPS population in Antarctica:

- This population will express a more pronounced bet-hedging strategy. We thus expect to find a higher survival rate in this population compared to the BS population, but a lower reproductive output.
- The difference in individual quality will be more marked in this population than in the BS population. We expect to observe a greater difference in reproductive output between SPS of different quality than within the BS population. In the SPS population, the difference in individual quality will potentially lead to a higher failure rate of low quality individuals, constrained by unfavorable conditions or more prone to terminate their breeding season to not jeopardize their survival.

2. Methods

Our aim was to study the effects of interactions between unobserved heterogeneity and previous breeding state on four life-history traits in two populations exposed to different environmental variability. The methods presented below were applied separately for the two populations. First, we constructed the life cycle for the population. Second we used a multi-event finite mixture model, taking into account the previous breeding state, to determine the number of unobserved heterogeneity groups in the detection probability and vital rates of the two populations. Third, we modelled the effects of heterogeneity, state-dependence and time variation on detection probability and each vital rate. Finally, we used Markov Chain methods to calculate several life-history characteristics for each finite mixture group within each population.

2.1. Study species

SPS and BS generally breed in colonies in Antarctica, and also in subantarctic islands for BS. Both species show strong site tenacity and mate fidelity (Young 1963b,

1972; Jouventin and Guillotin 1979; Ainley et al. 1990; Pietz and Parmelee 1994) SPS were studied on the Pointe Géologie archipelago, Terre Adélie, Antarctica (66°40' S, 140°01' E), where they regularly breed on 15 islands (around 70 breeding pairs). BS were studied in Mayes Island (49°28'S, 69°57'E), Kerguelen archipelago, Southern Ocean. The monitoring area in Mayes Island was in the “Val des Garrodias” where around 50 pairs breed (around half of the island breeding population).

Pair formation starts in October and usually 2 eggs (one in late nesting pairs) are laid at intervals of 2-4 days in October to December. Hatching of the eggs occurs in late-December and chicks fledge 50 days after (Young 1963b). Parents feed their chicks till chicks leave the nesting territory (Spellerberg 1971a) at the end of the breeding season between late March and mid-April (Le Morvan et al. 1967). At Pointe Géologie SPS feed almost exclusively on penguins. Once arrived on the breeding grounds in October, SPS feed regularly on dead emperor penguin *Aptenodytes forsteri* chicks that are available at the surface of sea-ice occupied by the penguin colony during the breeding season (Pryor 1968). Eggs and chicks of Adélie penguins constitute the main food resources during the breeding season (Jouventin and Guillotin 1979; Micol and Jouventin 2001), which is further supported by $\delta^{15}\text{N}$ values measured in SPS and Adélie penguins (Cherel 2008; Weimerskirch et al. 2015; Carravieri et al. 2017) and by other trophic markers (Goutte et al. 2014a). In Mayes Island, the BS is known to be highly specialized on two burrowing petrels: the blue petrel and the thin-billed prion (Mougeot et al. 1998, Delord et al. 2018). They predate at night mostly when they are on the ground (Mougeot et al. 1998).

After the breeding season, adults from Pointe Géologie migrate directly to winter off eastern Japan at latitudes of 35 to 45°N, without marked stopovers (Weimerskirch et al. 2015). BS from Kerguelen overwinter in different areas in the southern hemisphere between 10°E and 150°E (Delord et al. 2018).

2.2. Skua life cycle

The life cycle of both SPS and BS was based on eleven stages ($s=11$). Early life was parametrized based on the age class description for each vital rate of the SPS population at Pointe Géologie obtained from Pacoureaux et al. (*in revision*). In absence of specific information for the BS population during early-life, we used the same life cycle as for the SPS.

The eleven stages consisted in 6 immature age classes (fledgling F1, first year J2, second year J3, third year J4, fourth year J5, fifth year J6), one immature stage for all the individuals that have not recruited yet and are older than 6 years old (Pre-breeder PB7+), and 4 mature stages (non-breeders that have already recruited NB, failed breeder FB, successful breeder with one chick SB1, and successful breeder with two chicks SB2) (see

fig. 1). The annual life cycle starts in year t , immediately after the fledging period. The vital rates associated with the life cycle transitions among states are stage-specific survival probability, stage-specific breeding probability, stage-specific successful breeding probability and stage-specific successful breeding with two chicks probability.

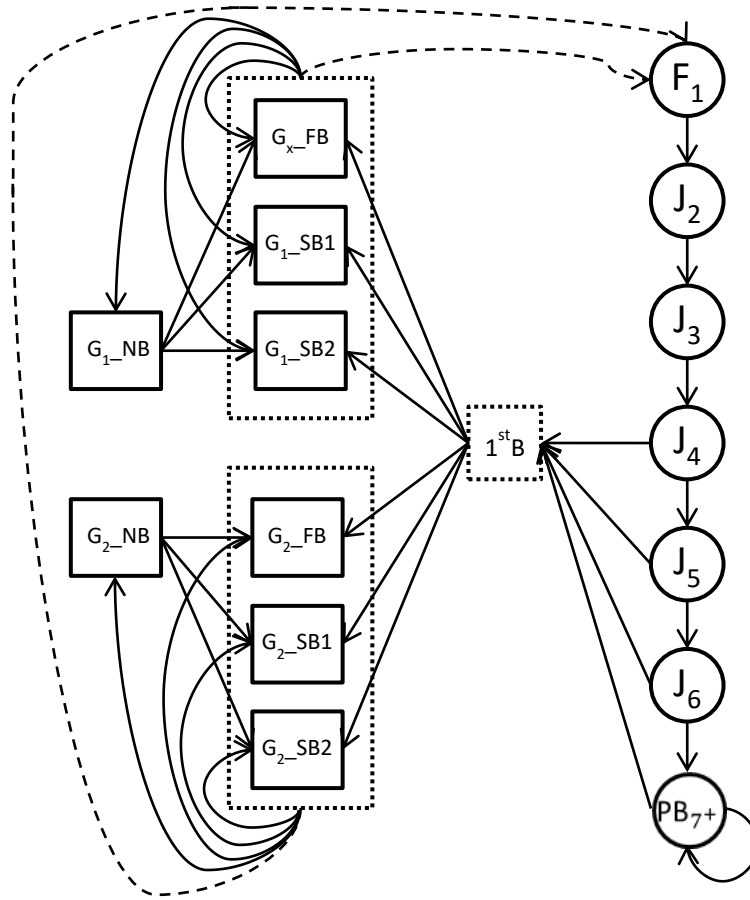


Figure 1. Life-time cycle graph for the south polar skua at Pointe Géologie, Antarctica and for the brown skua at Mayes Island, Kerguelen archipelago. Transitions only between circles come from Pacoureaux et al. (*in revision*). Transitions involving at least one square come from this study. Circles represent 6 immature age classes (fledgling F1, first year J2, second year J3, third year J4, fourth year J5, fifth year J6) and one immature stage for all the individuals that have not recruited yet and are older than 6 years old (Pre-breeder PB7+). Squares represent 4 mature stages (non-breeders that have already recruited NB, failed breeder FB, successful breeder with one chick SB1, and successful breeder with two chicks SB2). Mature states are preceded by G_x where x indicating the unobserved heterogeneity group concerned.

2.3. Longitudinal data sets

Monitoring procedures for banding and resighting were similar for the two species and started in 1963/1964 (named the 1963 breeding season) in Pointe Géologie and in 1991 in Mayes Island. All islands of the Pointe Géologie archipelago were visited regularly by foot on fast ice or by boat after break up of fast ice, and SPS territories were recorded and counted. In Mayes Island the monitoring area was also regularly visited by foot to record BS territories. We considered a pair to have established a territory when its

members vigorously defended an area against the intrusion of an observer.

Chicks just before fledging and unbanded individuals (breeders and non-breeders) found in territories and their surroundings were captured and banded with a stainless steel band and a plastic band engraved with a unique alphanumeric code. We used plastic bands to facilitate individual identification at distance using binoculars. Every breeding season, from mid-October to mid-April, nesting territories were visited every two weeks (four to twelve visits per territory) on the entire Pointe Géologie archipelago, and between four and eight times in Mayes Island. Each partner of a breeding pair was identified at the time of the visits. Breeding status was determined by checking the nest content during each visit for the presence of eggs or young chicks, and nest surroundings for the presence of chicks.

Groups of nonbreeding individuals (“clubs”), a common feature of *Stercorariidae* (Furness 1987; Barraquand et al. 2014), were also checked regularly for individual identification of banded birds.

We considered only individuals breeding at least once in their life between 1996/1997 and 2017/2018 ($n = 393$ SPS and $n = 309$ BS). Capture histories of individuals started at their first recorded breeding attempt. We assumed that the first reproductive event was correctly detected, based on the high probability of observing breeders in the monitored areas (see Results).

2.4.A capture-recapture model to estimate vital rates

To estimate demographic parameters simultaneously and the effects of previous experience, density and prey abundance while taking into account imperfect detectability of marked individuals at the study site, we used multi-event capture–mark–recapture models (Brownie et al. 1993; Lebreton and Pradel 2002). In our study, state assignment was not always certain; some individuals were seen holding a territory but, due to logistical limitations, with an uncertain reproduction attempt and reproductive outcome. Multievent models allowed us to deal with state uncertainty by assessing the likelihood of an individual state given the events (i.e. observations).

We estimated the following demographic parameters: apparent survival probability (S), probability of breeding (β), probability of successful breeding (at least one chick fledged) (γ), and probability of successful breeding with two chicks (δ). Two additional nuisance parameters were also estimated: the detection probability (p), and the state assignment probability of individuals with uncertain state (u). To do so, we constructed a MECMR model including five states: non-breeder state (NB), an individual that had already bred once and was observed as a non-breeder at the colony; successful breeder states with one fledged chick (SB1) or two fledged chicks (SB2); failed breeder state (FB),

when the egg(s) laid did not hatch and/or chick(s) died before leaving the colony; and finally dead individuals ($\dagger$). Capture histories were coded considering six events: 0 = ‘not observed’, 1 = ‘seen as NB’, 2 = ‘seen as a FB’, 3 = ‘seen as SB1’, 4 = ‘seen as SB2’, 5 = ‘seen but breeding status not ascertained’. Until recently, very few individuals were sexed and thus we do not have information on sex for most individuals. Therefore, sex was not considered in this study. Some breeding pairs established on remote islands difficult to access may have been missed some years due to logistical limitations, thus we expected individual heterogeneity in recapture probability (with some individuals having a low capture rates, some high). This may bias the estimation of demographic parameters and led us to explicitly take into account this heterogeneity which was modelled as a two-class scenario of recapture probability (Pledger et al. 2003; Péron et al. 2010).

First we developed a general state-dependent model where all mathematical parameters were identifiable. Following the results of Goutte et al. (2014), vital rates and detection probability varied according to the state of the individual during the previous breeding season. We thus first developed a general model where all state transitions were set to be state dependent to take into account if the individual was breeding (FB, SB1, SB2) or not (NB) during the previous breeding season. Non-breeder detection probabilities were allowed to vary between years. Due to the conspicuous behavior of SPS and BS during breeding with agonistic behavior towards territory intruders, we assumed that all active nests were detected each year given the monitoring effort deployed. Breeder detection probability was thus constrained to be constant between years (see Goutte et al. 2014). The general model was:

Table 1. General state-dependent model. NB: Non breeder. FB: Failed breeder. SB1: Successful breeder with one fledged chick. SB2: Successful breeder with two fledged chicks. The two groups in recapture probability indicate the effect of heterogeneity. The subscript t indicate time dependence for detection probability of non-breeders.

Parameter	State-dependence	Heterogeneity
Survival probability (S)	NB B	$\emptyset$
Breeding probability (β)	NB B	$\emptyset$
Breeding success probability (γ)	NB B	$\emptyset$
Probability of fledging two chicks (δ)	NB B	$\emptyset$
Detection probability (p)	NB _t FB SB1 SB2	2

To ensure that the starting (general) model adequately fitted the data, goodness-of-fit tests were performed. As no test is available to assess the goodness-of-fit of MECMR, we performed a goodness-of-fit test for multistate models (Pradel et al. 2003) using the software U-Care, version 2.3.2 (Choquet et al. 2009a). We ran the test on the JollyMoVe (JMV; Brownie et al. 1993) umbrella model for multistate data on a simplified dataset

where the uncertain state ($n = 27$ for the SPS dataset and $n = 59$ for the BS dataset) was randomly assigned to one of the other state. Goodness-of-fit tests indicated that some assumptions of the JMV model were not supported (see Supplementary 1) in the SPS dataset ($\chi^2 = 423.48$, $df = 361$, $P = 0.013$). The BS dataset GOF test did not indicate a lack of fit ($\chi^2 = 304.32$, $df = 292$, $P = 0.30$). Our general model included heterogeneity in detection probability and took into account the previous state, partly taking account of the variance not captured by the JMV model.

2.5. Modelling unobserved heterogeneity groups in vital rates

To assess the absence or presence of unobserved heterogeneity (UH) groups in addition to state-dependence we modelled fixed heterogeneity groups in all demographic parameters and also in detection probability. We used finite mixture models to model fixed individual heterogeneity (Pledger et al. 2003). Based on how individuals transit between states and survive, they will be distributed in the likelihood framework among a certain number g of groups (hidden states) determined *a priori*. Those groups could reflect quality groups or different demographic tactics in the population. Each state was duplicated into g groups with specific transition probabilities, survival and detection probabilities. Finite mixture models will then provide estimates of these transitions and survival probabilities for each distinct group. Individuals were not allowed to transit between heterogeneity groups, thus representing fixed heterogeneity. Those models also estimated the initial proportion of individuals associated in each state in each group.

We first tested if two or three groups of UH best described the demographic parameters and detection probability than our general state-dependent model (see supplementary 2 for model selection and *Results*). Once the number of heterogeneity groups was assessed, we tested for time, state and heterogeneity effects on detection probability and vital rates by building alternative models with simpler structures and using model selection (see supplementary 3).

2.6. A Markov chain formulation of the life cycle

To evaluate the influence UH and previous state on life history characteristics of the two populations, we used the life cycle described earlier containing the set of transition rates between stages that defines a finite-state Markov chain with death as an absorbing state (Caswell 2001, 2006). We used the approach described in Roth and Caswell (2018) allowing the incorporation of *super-states* that can regroup several states for computation purpose (e.g. a super-state *breeder* regrouping the states FB, SB1 and SB2). We computed the mean percentage of lifetime (entire life from fledgling) spent between *immature* state (F1, J2, J3, J4, J5, J6, PB7+) and *mature* states (NB, FB, SB1, SB2), the mean percentage of time spent in each *mature* state since recruitment, the mean longevity for fledglings

and for each *mature* state, the lifetime reproductive output (for fledglings), the reproductive output since recruitment, and the breeding interval for each *mature* state (see supplementary 4 for calculation). Life history characteristics were computed for fledglings because this state comprises information of all adult states and, as the life cycle is the same for the two populations, potential differences will be attributable only to differences in adult life history characteristics.

We finally calculated the inter-breeding interval as the time required for the transition to reach either of the breeding states FB, SB1 or SB2, defined as the *breeder* super state, from each *mature* state (NB, FB, SB1 and SB2).

3. Results

3.1. Model structure

The best final models including UH groups, state-dependence and time variation in each vital rates are shown for each population in Table 2.

Table 2. Best final models including UH groups, state-dependence and time variation. SPS: South polar skua. BS: Brown skua. NB: Non breeder. B: Breeder. *t*: Time variation

Species	Parameter	Time variation	State-dependence	Heterogeneity
SPS	Survival probability (<i>S</i>)	<i>t</i>	∅	2
	Breeding probability (β)	<i>t</i>	NB B	2
	Breeding success probability (γ)	<i>t</i>	∅	2
	Probability of fledging two chicks (δ)	<i>t</i>	∅	2
	Detection probability (<i>p</i>)	<i>t</i> (only for NB)	NB B	2 (only for NB)
BS	Survival probability (<i>S</i>)	<i>t</i>	NB B	∅
	Breeding probability (β)	<i>t</i>	NB B	∅
	Breeding success probability (γ)	<i>t</i>	∅	2
	Probability of fledging two chicks (δ)	<i>t</i>	∅	2
	Detection probability (<i>p</i>)	<i>t</i> (only for NB)	NB B	1

We found strong support for individual heterogeneity (see Table S5-1 in supplementary 5) with two and three-groups finite mixture models performing better. However, when adding time variation to vital rates estimates of the two populations, the three-groups finite mixture models became highly rank deficient (more than a third of the parameters were not estimable). We thus retain the two-groups finite mixture models (Table 3).

Table 3. Two-groups state-dependent model. NB: Non breeder. FB: Failed breeder. SB1: Successful breeder with one fledged chick. SB2: Successful breeder with two fledged chicks. The two groups in recapture probability indicate the effect of heterogeneity. The subscript t indicate time dependence for detection probability of non-breeders.

Parameter	State-dependence	Heterogeneity
Survival probability (S)	NB B	2
Breeding probability (β)	NB B	2
Breeding success probability (γ)	NB B	2
Probability of fledging two chicks (δ)	NB B	2
Detection probability (p)	NB _t FB SB1 SB2	2

To ensure that the two-groups were not reflecting sex differences in the vital rates we analyzed a reduced dataset including only sexed individuals. We compared the fit of a general state-dependent model with specific parameters for each sex with the fit of a two-groups finite mixture model. The two-groups finite mixture models performed better than the model taking into account sex differences (see Table S6-1 in supplementary 6).

3.2. Demographic patterns in both populations

Estimated vital rates for the SPS and the BS populations are shown in Table 4. Time-varying parameter estimates and their associated confidence intervals are shown in Supplementary 5.

State dependence in demographic parameters was detected for breeding probability in SPS, and for survival and breeding probability for BS. Adult survival of SPS was high and poorly variable for all individuals, and similar to adult survival of breeders BS. Non breeding BS had a lower survival than breeders. In both populations, non breeders had a lower probability to breed in the following year than current breeders, but breeding success parameters did not vary with previous reproductive status.

Beyond these general patterns, several vital rates differed among UH groups in both populations. Unobserved heterogeneity was detected for breeding probability in SPS, and for probability of successful breeding and probability of fledging two chicks for BS.

The estimated mixing distributions of individuals recruiting were 41% of individuals in the UH-1 group and 59% of individuals in the UH-2 group in the SPS population, and 71% in UH-1 group and 29% in UH-2 group for BS individuals.

The breeding probability of UH-2 in SPS were much lower than for UH-1, regardless of the reproductive state. In this population, the probability of breeding for a previous breeder in UH-2 was 6% lower than the breeding probability of previous non-breeder from group UH-1. Both breeding success (with one or two chicks) and the probability to fledge two chicks were higher in UH-1 than in UH-2. SPS individuals in UH-

1 had the same probability of breeding success than the BS individuals in UH-2. However, the probability of fledging two chicks for SPS individuals in UH-1 was only 7% lower than BS individuals in UH-1. Individuals in UH-2 groups in both populations had the same probability of fledging two chicks.

Table 4. Demographic parameter estimates and standard errors based on the selected model for south polar skuas (SPS) in Pointe Géologie and for brown skuas (BS) in Mayes Island from 1996 to 2016. Parameters were: (S) apparent survival probability, (β) probability of breeding, (γ) probability of successful breeding (one or two chicks), (δ) probability of successful breeding with two chicks.

Population	Parameter	State	UH-1	UH-2
SPS	S	NB	0.915 $\pm$ 0.006	0.915 $\pm$ 0.006
		B	0.915 $\pm$ 0.006	0.915 $\pm$ 0.006
	β	NB	0.741 $\pm$ 0.048	0.308 $\pm$ 0.028
		B	0.870 $\pm$ 0.012	0.679 $\pm$ 0.027
	γ	NB	0.660 $\pm$ 0.017	0.519 $\pm$ 0.027
		B	0.660 $\pm$ 0.017	0.519 $\pm$ 0.027
	δ	NB	0.300 $\pm$ 0.020	0.114 $\pm$ 0.027
		B	0.300 $\pm$ 0.020	0.114 $\pm$ 0.027
BS	S	NB	0.826 $\pm$ 0.034	0.826 $\pm$ 0.034
		B	0.929 $\pm$ 0.010	0.929 $\pm$ 0.010
	β	NB	0.469 $\pm$ 0.034	0.469 $\pm$ 0.034
		B	0.858 $\pm$ 0.012	0.858 $\pm$ 0.012
	γ	NB	0.861 $\pm$ 0.013	0.663 $\pm$ 0.033
		B	0.861 $\pm$ 0.013	0.663 $\pm$ 0.033
	δ	NB	0.375 $\pm$ 0.019	0.111 $\pm$ 0.032
		NB	0.375 $\pm$ 0.019	0.111 $\pm$ 0.032

3.3. Demographic consequences of previous reproductive status and heterogeneity

We found that individuals in each UH group of each population experienced different life history outcomes (Figure 2).

3.4. State occupancy

Individuals in each heterogeneity group of each population experienced different life history since recruitment. SPS in UH-1 spend $\approx$ 90% of their lives as breeders and $\approx$ 60% as successful breeders (fig. 2a). SPS in UH-2 spend nearly half of their lives as non breeders and failed to breed successfully on half of their breeding events (fig. 2b). BS individuals in the two UH groups spend the same time breeding ($\approx$ 80%) but experienced a different success (fig. 2c and d). BS in UH-1 had the longest time spent in successful breeding states ($\approx$ 70%), and produced two chicks during a quarter of their life once recruited (fig. 2c). BS occupancy state in UH-2 was almost identical to SPS occupancy state in UH-1, but with less time spent producing two chicks ($\approx$ 2.5 time less: 6%) (fig. 2d).

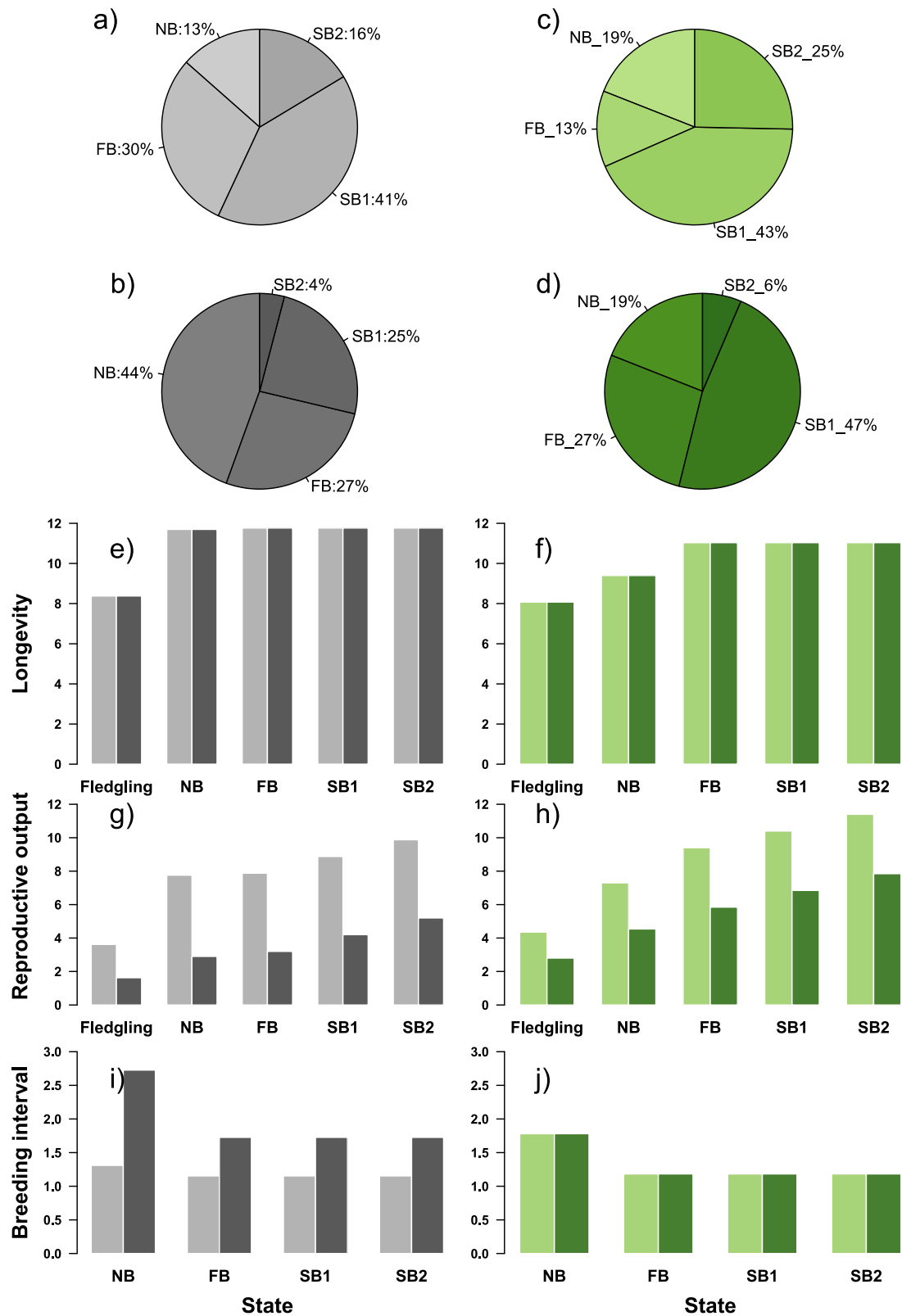


Figure 2. Life history characteristics of the south polar skua population (grey, left panels) at Pointe Géologie, Antarctica, and of the brown skua population (green, right panels) at Mayes Island, Kerguelen archipelago. The different unobserved heterogeneity groups within each population are displayed with light and dark colors. a), b), c) and d) Percentages of time spent in each state during the adult lifetime. e) and f) Mean longevity of fledglings (i.e; life expectancy) and adult individuals in each stage. g) and h) Expected reproductive output of fledglings (lifetime reproductive output) and of adult individuals in each stage. i) and j) Interval to the next reproduction for individuals starting in each breeding states.

3.4.1. Longevity

The life expectancies of fledglings and each *mature* states within each heterogeneity group of each population are shown in figures 2e and f. Fledglings of each population showed the same lifetime expectancy (around 8 years). As adults, SPS had a slightly longer life expectancy (≈ 12 years) (fig. 2e) than BS (≈ 11 years) (fig. 2f). Non breeding BS had a lower life expectancy (≈ 9 years) than other breeding states (fig. 2f).

3.4.2. Adult reproductive output

Fledglings in UH-1 from the BS and SPS population produced respectively on average around 4.4 and 3.6 chicks during their lifetime, against 2.8 for BS and 1.3 for SPS in UH-2 (fig. 2g and h). The difference between groups within populations came mostly from the difference in breeding success parameters for BS and from all breeding parameters for SPS (Table 4). Reproductive output during the adult lifetime was highest for BS in UH-1, followed by SPS in UH-1, BS in UH-2 and SPS in UH-2. Within each group, expected adult reproductive output was higher for individuals that had previously successfully fledged two chicks and one chick than for individuals that previously failed during their breeding attempt, and for individuals that skipped breeding. The within group difference was larger in the BS population than in the SPS population. If we compare all reproductive outputs from all groups regardless of the population, BS in UH-1 had the highest expected reproductive output (as long as they continued to breed), followed by the UH-1 in the SPS population, then the UH-2 in the BS population and finally the UH-2 in the SPS population.

3.4.3. Breeding interval

The difference among heterogeneity groups within and between populations in the expected inter-breeding interval was small (fig. 2i and j). Inter-breeding interval was higher for SPS in UH-2 (meaning they spent more time skipping breeding) than in UH-1, with the time interval for a previous non breeder to breed again being two times higher than that of UH-1 (fig. 2i). For BS, inter-breeding interval was also higher for previous non breeders than for previous breeders, but no difference was observed between groups (fig. 2j).

4. Discussion

We compared two seabird populations inhabiting environments characterized by very different levels of variability (see Introduction). We evidenced differences in multiple vital rates of the two populations, mediated by performances of individuals, ultimately leading to fundamental differences in their life history characteristics. Results provided

strong support for the presence of latent individual heterogeneity in reproductive traits of both populations.

4.1. Life history characteristics of the two populations

Both SPS and BS populations showed typical life history traits of long-lived species with a high and weakly variable adult survival but a relatively low and variable fecundity (Stearns 1992; Gaillard et al. 2000; Gaillard and Yoccoz 2003). Both species are closely phylogenetically related with frequent mixed pairs when breeding in sympatry, and share the same ecological requirements. Despite the similar life expectancy for these two populations, we evidenced differences in their life history characteristics, and particularly in their expected reproductive outputs. We evidenced a strong influence of the previous breeding status on the breeding probability of both populations and in the survival of BS. Individuals in both populations experienced an increased expected reproductive output as individuals succeeded previously, 1.5 times higher in average for individuals that successfully fledged two chicks during the previous breeding season than individuals that were previously non-breeders. This influence also translated into a slightly increased longevity in BS that were previously breeders.

We suspect that this state dependence can be partly explained by individual improvement throughout consecutive breeding attempts. Skuas may increase their breeding and survival performances by accumulating experience through repetition of breeding attempts, familiarity with a territory, a mate or adjacent conspecifics holding territories. Members of a pair reunite at almost every breeding season and on the same territory (Parmelee and Pietz 1987; Ainley et al. 1990; Pietz and Parmelee 1994), generally lay earlier than new pairs and also express more efficient anti-predation behavior (generally against conspecific), and as a consequence show a higher reproductive success (Wood 1971; Furness 1983; Pietz and Parmelee 1994; Catry et al. 1998). Moreover, previous experience will also improve the choice in territory establishment location balancing benefits and costs between safety (weather protection, trampling by penguins, aggressive behavior of conspecifics, local density of conspecifics) and abundance/availability to prey resources (Hagelin and Miller 1997; Carneiro et al. 2010).

We did not explicitly test for a difference in successful breeding probability between first breeders and experienced breeders in the two populations. However, if the first recorded breeding attempt corresponds to the first real reproductive attempt, which we can reasonably assume given the quasi-exhaustive detection of breeders and the strong philopatry of these species, BS experienced a higher chance of successfully fledging at least one chick ($\approx 71\%$) when they recruited than SPS ($\approx 56\%$). This could be indicative of more favorable, or less variable, conditions at Mayes Island than at Pointe Géologie

archipelago.

4.2. Individual quality hypothesis

Overall, we found compelling evidence for the existence of latent individual heterogeneity in the reproductive rates of the two skua populations. We provide good support for the presence of two groups of heterogeneity (with specific vital rate values) in each population. We suggest that skua individuals differed in their reproductive performance according to the quality hypothesis (Wilson and Nussey 2010). Although the source of this inter-individual variation in reproductive performance remained unidentified so far, calling for further investigation, we do not suspect that our results reflected different demographic tactics within populations. Similar adult longevity was observed between groups within each population, but one group had consistently lower reproductive output, regardless of the previous breeding state. However, we do not exclude that variability in the early-life environment may generate individual variation with long-term effects (Lindström 1999; Monaghan 2008; Cam and Aubry 2011).

Heterogeneity in demographic rates is ubiquitous in vertebrate populations due to variability across individuals to acquire the resources needed to survive and reproduce (Van Noordwijk and de Jong 1986; Descamps et al. 2008; McCleery et al. 2008; Bergeron et al. 2011; Zhang et al. 2015). Similarly, the existence of latent individual heterogeneity was evidenced in a population of Weddell seals *Leptonychotes weddellii*, with “robust” individuals producing twice as many pups as “frail” individuals (Chambert et al. 2013). Latent heterogeneity translated in our study in a group performing systematically better than the other at producing chicks, the best group producing 2.3 and 1.6 times more chicks than the other group in the SPS and BS population, respectively.

We suggest that individual quality in our study was closely linked to the ability to compete, to acquire and to maintain a nesting place in highly favorable sites and defend them against conspecifics in order to maximize fitness (Coulson 1968; Rodenhouse et al. 1997; van de Pol et al. 2007; Oro 2008). Territorial behavior is a regulating social system found in many animal populations (Maher and Lott 2000; Adams 2001). It has been suggested as a strong regulating factor in skua populations as territories can include both breeding and feeding grounds (Lande et al. 2002; Hahn and Peter 2003; Pacoureaux et al. 2018, in revision). A highly favorable territory will thus contain high food availability, i.e. the number of penguins or petrels for SPS and BS respectively, and will be easier to protect because individuals can forage within their nesting territory (Davies 1978; Hagelin and Miller 1997; Hahn and Peter 2003). Defending a territory against conspecifics is generally costly in terms of time and energy, potentially limiting energy investment in reproduction, or increasing mortality risks during fights, but territory holders should

achieve reproductive benefits (Sutherland 1996; Catry et al. 1998; Newton 1998; Hahn and Peter 2003; Calow 2009). We did not find evidence for a difference in survival between heterogeneity groups within each population. High quality individuals may thus maintain high reproductive performances without jeopardizing their survival.

It is often found in mammals and other birds a higher chance of surviving and breeding during the next breeding season for breeding individuals than for non-breeding individuals (Bradley et al. 2000; Pyle et al. 2001; Cam et al. 2002; Beauplet et al. 2006; Kim et al. 2007). The authors usually linked these observations to the intrinsic quality of individuals, with consistency in individual breeding performances over years. In our study, even after considering unobserved heterogeneity, the performance gradient linked to the previous reproductive status remained. Our results thus could suggest a more complex interrelation between quality and breeding experience than previously thought.

4.3. Bet-hedging strategy and mediation by individual quality: an individual continuum of response?

We evidenced differences in life history characteristics in two populations with similar ecological requirements but inhabiting environments with contrasted variability, suggesting a bet-hedging strategy. According to the theory of environmental canalization, or demographic buffering hypothesis (Rotella et al. 2012), vital rates to which population growth rate is the most sensitive are buffered against environmental stochasticity (Stearns and Kawecki 1994; Gaillard et al. 2000; Gaillard and Yoccoz 2003). Adult survival was relatively similar between these two populations. We suggest that the impact of a more variable environment on adult survival may have been diminished mainly at the expense of the breeding success in the SPS population to preserve population dynamics, therefore favoring a bet-hedging strategy (Stearns 1976; Gillespie 1977). Similarly, extensive differences have been observed between life history traits reported in different populations of the same long-lived species (black-legged kittiwake *Rissa tridactyla*, black-browed albatross *Thalassarche melanophris*, Weimerskirch 2001; shag *Phalacrocorax aristotelis*, Fortin et al. 2013, Sierra Nevada bighorn sheep *Ovis canadensis sierra*, Johnson et al. 2010). For the black-browed albatross population living in Kerguelen breeding success was high and little variable and adult survival was relatively low, whereas the black-browed albatross population living in South Georgia showed a low and variable success, sometimes with complete breeding failures, but a fairly high survival. These differences were suspected to be a response to the higher environmental variability experienced by the albatross population from South Georgia, and reported as a bet-hedging strategy (Nevoux et al. 2010). Moreover, the effect of individual heterogeneity, suspected to reflect individual quality, was only significant on the breeding success of BS

whereas it impacted breeding success and the decision to breed in SPS. Skip breeding is known to be an adaptive behavior of individuals as ‘floating’ could be preferred to breeding in potentially low quality site or during unfavorable conditions (Erikstad et al. 1998; Kokko and Sutherland 1998; Cubaynes et al. 2010; Reed et al. 2015). Thus, low quality individuals in the SPS population could have developed a more pronounced skip breeding strategy to cope with environmental conditions.

Moreover, in our study, the bet-hedging strategy seemed to exacerbate individual heterogeneity, as the difference in breeding performance between heterogeneity groups was more pronounced in the SPS population than in the BS population. This translated in the south polar by a group of individuals spending much more time breeding ($\approx 90\%$ vs $\approx 50\%$ for the other group), reflected by shorter breeding intervals, and combined with a higher probability of fledging two chicks successfully (4 times more). BS individuals did not differ in their time spent to breed (same breeding interval between heterogeneity groups) but did in their successful breeding rate. It has been suggested that individual heterogeneity in performance is expressed principally, or solely, in harsh environmental conditions (Barbraud and Weimerskirch 2005; Tavecchia et al. 2005), but see Chambert et al. 2013; Jenouvrier et al. 2015 where high “quality” individuals perform systematically better, even when environmental conditions change). Our results support this hypothesis since, if we ranked all the heterogeneity groups according to their expected reproductive outputs and regardless of their population of origin, high quality SPS came behind high quality BS but ahead of low quality BS, and finally low quality SPS.

Environmental variability is supposed to be one of the main processes leading to the expression of a diversity of life history tactics in different populations of the same species (Willmore et al. 2007; Beaumont et al. 2009; Lenormand et al. 2009; Simons 2011; Sæther and Engen 2015; Vázquez et al. 2017). It seemed we could observe a continuous pattern of response to environmental variability both within and between populations, probably having a significant influence in the timing of the expression of the bet-hedging strategy.

5. Conclusion

By investigating the life history characteristics in two populations with similar ecological requirements while considering individual heterogeneity and breeding state, we provide new insights in the expression of the bet-hedging strategy as an adaptive response of populations to environmental variability. Further investigation linking prey resources to life history characteristics or territorial behavior may help to identify the sources of individual heterogeneity. Evolutionary adaptive response of organisms is generally

thought to be too slow to allow them to cope with climate change (Parmesan 2006), although natural selection could operate on relatively short period (few generations) in wild populations (Pelletier et al. 2009). Investigating the influence of individual heterogeneity on the timing and the intensity of bet-hedging strategy could help to assess the potential of adaptation of populations of long-lived species to changes in mean and variability of environmental conditions linked to climate change.

Acknowledgements

We are particularly grateful to all the field workers involved in the monitoring programs on SPS at Pointe Géologie since 1963 and on BS at Mayes Island since 1991. These long-term demographic studies and the present work were supported financially and logistically by the French Polar Institute IPEV (program 109, resp. H. Weimerskirch), Terres Australes et Antarctiques Françaises, Zone Atelier Antarctique et Subantarctique (CNRS-INEE), Université de La Rochelle (grant N. Pacoureaux), and Agence Nationale de la Recherche (ANR Democom, resp. O. Gimenez). S.J. acknowledges support from WHOI unrestricted funds. This study is a contribution to program SENSEI (SENtinels of the Sea Ice, resp. C. Barbraud and Y. Ropert-Coudert) funded by the BNP Paribas Foundation. Handling and manipulation of all animals were approved by the IPEV ethics committee. All animals in this study were cared for in accordance with its guidelines. We thank D. Besson for help in the data management.

Author contributions

CB and NP designed and coordinated the research. Data management and quality check were performed by NP and KD. Analyses were performed by NP with the support of CB and SJ. NP, SJ and CB wrote the manuscript.

Discussion générale



Portrait de labbe de McCormick © N. Pacoureau

Une des ambitions fondamentales en écologie des populations est la détermination des facteurs influençant la taille d'une population. Cependant, la quantification de l'influence de ces facteurs et le fonctionnement des mécanismes sous-jacents restent encore mal connus chez de nombreuses espèces dans les écosystèmes marins, et d'autant plus en milieux polaires. Pour comprendre la dynamique d'une population, il est nécessaire d'avoir une approche multi-traits (survie, recrutement, paramètres de reproduction...), et de quantifier simultanément l'influence relative et les interactions potentielles des différents processus densité-dépendants et indépendants ainsi que des sources d'hétérogénéité inter et intra-individuelles.

Dans ce travail de thèse, je me suis attaché à apporter des éléments de compréhension de la réponse démographique et populationnelle de prédateurs marins longévifs face aux changements climatiques, d'abondance de proies et de densité-dépendance. J'ai ainsi identifié plusieurs facteurs influant à l'échelle populationnelle, en tenant compte de différentes sources d'hétérogénéité individuelle (âge, expérience, qualité/stratégie...). Mon travail a été conduit de façon à essayer d'avoir une compréhension holistique des mécanismes étudiés afin de pouvoir confronter nos résultats avec les connaissances existantes et avec les prédictions issues de la théorie des traits d'histoire de vie (voir Introduction). Ce projet s'est appuyé sur des séries temporelles d'abondance (prédateurs et proies) et des suivis individuels à long-terme. Différentes approches de modélisation (modèles hiérarchiques, matriciels, de capture-marquage-recapture) ont été utilisées pour répondre aux questions posées dans le cadre de cette thèse.

Dans la suite de ce chapitre seront développés, discutés et mis en perspective les principaux résultats.

1. Variation des traits d'histoire de vie à l'échelle de l'individu

1.1. Effet de l'âge

Ce travail de thèse a permis d'apporter la première estimation de survie juvénile pour un *Stercorariidae*, le labbe de McCormick, grâce à des méthodes prenant directement en compte la détection imparfaite des individus. Les paramètres démographiques en début de vie chez les oiseaux marins longévifs sont encore peu documentés à l'heure actuelle. Le rythme de vie lent de ces espèces implique souvent une longue période d'immaturité (e.g. jusqu'à plus de 10 ans pour les albatros). Après leur départ de la colonie, les jeunes individus restent en mer, où ils ne sont pas observables, et ne retournent à terre généralement que pour commencer à se reproduire. Contrairement à d'autres espèces longévives mais ayant une croissance continue (comme les reptiles

non-aviens), les juvéniles d'oiseaux atteignent très rapidement leur taille adulte et leur probabilité de survie annuelle devient rapidement élevée et comparable à celle des adultes (Hénaux et al. 2007; Millon et al. 2010; Horswill et al. 2014; Chantepie et al. 2016; Payo-Payo et al. 2016; Fay 2017). C'est donc lors des toutes premières années de vie, voire dans les quelques mois après l'envol, que la mortalité est la plus forte (Martín et al. 2007; Cox et al. 2014). Nous avons estimé un taux de survie pour l'ensemble des deux premières années de vie après l'envol de juvéniles de labbes de McCormick aux alentours de 57%, presque deux fois plus élevé que celui estimé par Ainley et al. (1990) en utilisant des tables de survie ne prenant pas en compte la probabilité de détection (36%). Les juvéniles de labbes de McCormick de la population de Pointe Géologie présentent une des survies juvéniles les plus élevées parmi les oiseaux marins (Fay 2017), pouvant être indicateur de conditions favorables rencontrées sur leur site de dispersion, bien que non connues pour l'instant. La survie annuelle (76%) que nous avons estimé pour ces deux premières années était contrainte à être égale entre les deux années due au trop faible nombre de jeunes individus revus à l'âge d'un an, entraînant une mauvaise estimation de ces deux paramètres lorsque estimés séparément. On s'attend cependant à ce que la survie de la première année soit plus faible que celle de la deuxième année. On retrouve ensuite dès la troisième année une survie élevée et constante, équivalente (0.91 en moyenne) à celle estimée dans d'autres études par différentes méthodes (labbes de McCormick: 0.96 (Ainley et al. 1990) et 0.94 (Wood 1971) et 0.95 (Pietz and Parmelee 1994), labbes subantarctiques: 0.91 (Burton 1968) et 0.95 (Pietz et Parmelee 1994), Grand labbes: 0.93 (Furness 1978), Labbes à longue-queue: 0.91 (Julien et al. 2013)).

Une amélioration des performances démographiques avec l'âge est observée dans l'ensemble des traits vitaux étudiés (survie et paramètres reproducteurs) chez le labbe de McCormick. Ce patron est très généralement reporté dans de nombreuses populations sauvages et chez les oiseaux en général (Sæther 1990; Forslund et Pärt 1995; Martin 1995; Gaillard et al. 2000; Gaillard et Yoccoz 2003; Penteriani et al. 2003; Rebke et al. 2010). Cette amélioration peut être liée à trois processus non exclusifs : la disparition progressive de phénotypes (hypothèse de sélection), un accroissement de l'investissement dans la reproduction chez les individus plus vieux (hypothèse de restreinte), et une amélioration des performances et de l'expérience liées à la reproduction, à l'alimentation, à la migration ou encore pour mieux résister aux contraintes environnementales (hypothèse de contrainte) (Williams 1966; Curio 1983; Newton 1989; Rebke et al. 2010). L'influence relative de ces processus varie en fonction des espèces étudiées. Rebke et al. (2010) reportent chez la sterne pierregarin *Sterna hirundo* une amélioration des performances reproductives des individus expliquée à 87% par le développement ontogénique des capacités des individus. Chez l'huitrier pie *Haematopus ostralegus*, l'augmentation du volume des œufs relativement à l'âge des parents est entièrement expliquée par la

disparition progressive d'individus de moins bonne qualité dans la population (van de Pol et Verhulst 2006). Bien que non testée directement au sein de la population de labbes de McCormick de Pointe Géologie et sans pour autant écarter les autres hypothèses, l'hypothèse de contrainte joue probablement un rôle prépondérant dans l'amélioration des traits vitaux de la population.

Les capacités de prédation (et donc le niveau d'acquisition des ressources par les individus) pourraient augmenter progressivement avec le vieillissement des individus et donc améliorer leur traits vitaux (Wunderle 1991). L'apprentissage et le perfectionnement constant des techniques de chasses et des compétences liées à l'expérience de reproduction participe probablement plus à l'amélioration des traits vitaux que l'âge *per se* (comme trouvé chez le grand labbe : Hamer et al. 1991; Ratcliffe 1993; Ratcliffe et al. 1998). On retrouve de nombreux jeunes individus immatures dans les « clubs » (Schlatter et Sladen 1971), ainsi que d'autres individus matures non reproducteurs, où ils vont se rassembler pour se reposer, s'initier et pratiquer certains comportements sociaux (une caractéristique commune parmi les *Stercorariidae*, Furness 1987).

Au-delà des classes d'âges intermédiaires, il est généralement observé une stabilisation des performances démographiques ou un déclin, parfois commençant dès la première reproduction (Jones et al. 2008). Ce déclin peut être lié à deux causes non exclusives (Williams 1957; Hamilton 1966) : la sénescence, *i.e.* le déclin naturel des fonctions physiologiques avec l'âge (Monaghan 2008), ou la conséquence d'un compromis entre l'investissement dans la reproduction en cours ou précédente par rapport aux reproductions suivantes et à la survie (Stearns 1989). Selon la théorie de l'investissement terminal, l'effort reproducteur peut aussi augmenter avec l'âge (McNamara et al. 2009). Nous n'avons pas détecté de patron de sénescence sur les traits vitaux des labbes McCormick de Pointe Géologie. Les raisons ayant pu empêcher cette détection sont présentées plus en détail dans la discussion du chapitre 3. Dans le chapitre 3, les patrons âges spécifiques des traits vitaux étaient basés sur le regroupement progressif de différentes classes d'âges en fin de vie puis en début de vie afin de tester l'amélioration des performances des individus avec l'âge et leur déclin en fin de vie. Il est important de noter ici que ces seuils sont en partie dus à des contraintes de modélisation et qu'ils ne reflètent pas nécessairement le patron biologique de cette espèce. Nous avons effectué cette même procédure de sélection de modèles en utilisant des fonctions linéaires et quadratiques afin de permettre une augmentation (ou décroissance) plus progressive des taux vitaux avec l'âge (voir figure 37). Même si ces résultats préliminaires ne permettent pas de conclure sur la présence ou l'absence de sénescence, il semble néanmoins exister une légère sénescence sur deux traits (probabilité de reproduction et celle d'être en succès) mais pas sur les autres. Or, biologiquement, on s'attend à trouver de la sénescence sur la survie.

L'absence de détection de sénescence pourrait être liée à de l'hétérogénéité individuelle (non prise en compte sur la survie dans ce modèle) ou un manque de puissance chez les individus les plus âgés (la dernière classe d'âge comprend des individus entre 28 ans et 43 ans). Il est en effet possible que la sénescence ne se manifeste qu'à partir d'un âge tardif à partir duquel nous n'avions que peu d'individus.

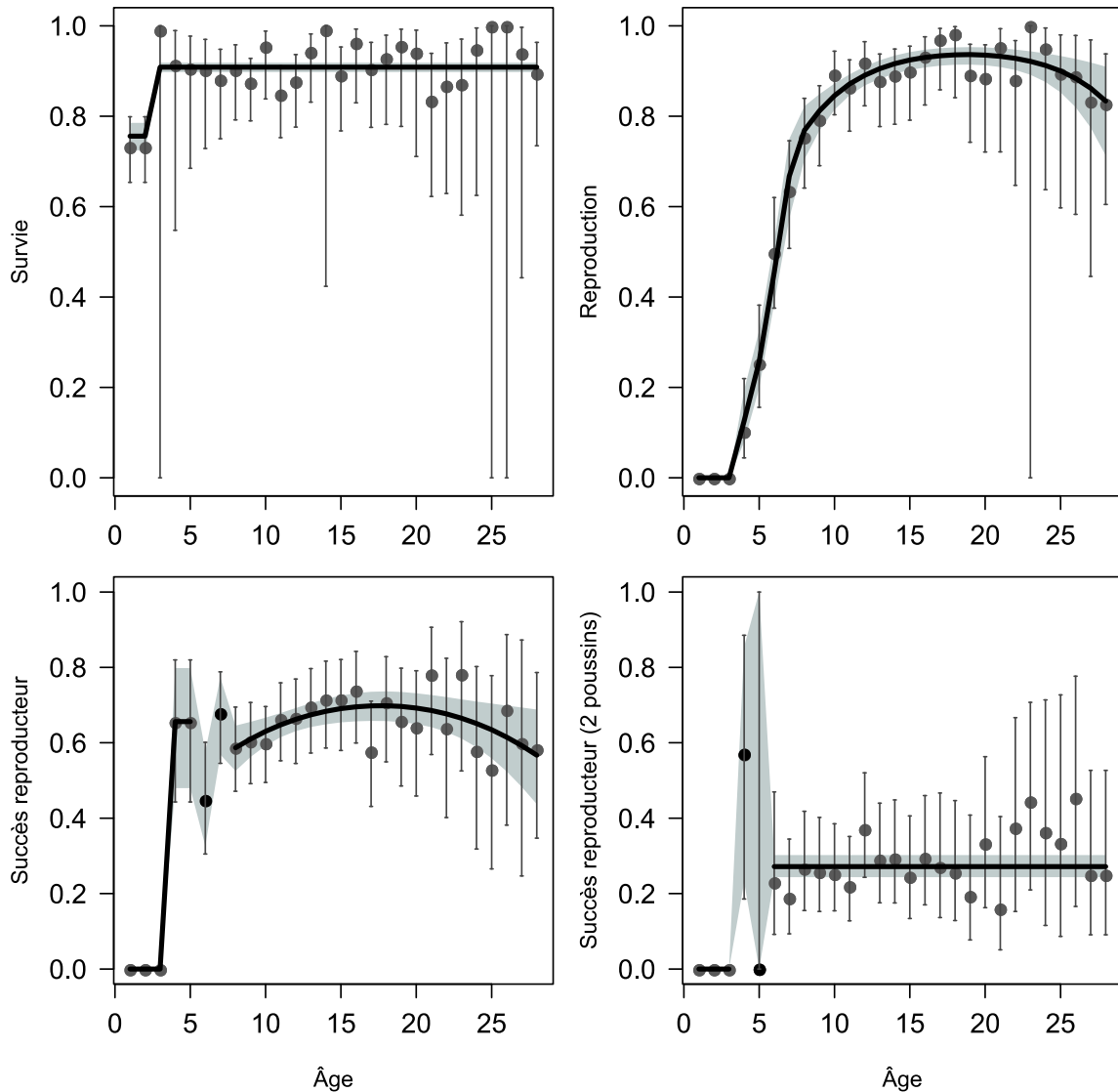


Figure 37. Relations entre différents traits vitaux et l'âge des individus. La ligne représente la relation prédite provenant de la procédure de sélection de modèles utilisant des modèles constants, linéaires et quadratiques. Les points libres étaient mieux expliqués en étant âge dépendant qu'assimilés à d'autres points avec une fonction. La zone ombrée représente l'intervalle de confiance à 95%.

1.2. Effet du sexe

Lorsque l'investissement énergétique dans la reproduction ou la croissance est sexe-spécifique il est généralement attendu des différences âge-spécifique des traits vitaux en fonction des sexes (Stearns 1992, Bell 1980). Chez les espèces présentant un fort

dimorphisme sexuel, le sexe le plus imposant (taille, poids...) devrait survivre moins bien durant les années de croissance corporelle, car requérant plus d'énergie pour sa croissance et donc pouvant être plus sensible à de mauvaises conditions environnementales. Le sexe avec les plus forts coûts énergétiques associés à la reproduction devrait aussi subir une sénescence de ses traits vitaux plus précocement et/ou de façon plus marquée (Vinogradov 1998; Nussey et al. 2009; Preston et al. 2011). Au vu des résultats du chapitre 5 sur un jeu de données réduit d'individus d'âges connus, la présence de deux groupes d'hétérogénéité est préférée à un effet explicite des sexes pour estimer les traits vitaux chez les labbes de McCormick et de labbes subantarctiques étudiées (voir tableau 3).

Tableau 3. Estimations des traits vitaux femelles et mâles (et de leurs intervalles de confiance à 95% : IC95%) pour les labbes de McCormick de Pointe Géologie et des labbes subantarctiques de Mayes entre 1996 et 2016. Les estimations proviennent d'un modèle où les paramètres sont constants dans le temps et dépendants du sexe et du précédent état de reproduction (NR : non-reproducteur ; R : reproducteur).

Population	Trait vital	Sexe	Etat	Estimateur	IC95%
Labbe de McCormick (Pointe Géologie)	Survie	Femelle	NR	0.93	0.84-0.97
			R	0.93	0.91-0.95
		Mâle	NR	0.92	0.82-0.96
			R	0.92	0.90-0.94
	Reproduction	Femelle	NR	0.61	0.51-0.70
			R	0.84	0.81-0.87
		Mâle	NR	0.47	0.39-0.56
			R	0.84	0.81-0.87
	Succès reproducteur	Femelle	NR	0.58	0.46-0.69
			R	0.63	0.59-0.67
		Mâle	NR	0.64	0.52-0.75
			R	0.64	0.60-0.68
Labbe subantarctique (Île Mayes)	Succès reproducteur (2 poussins)	Femelle	NR	0.30	0.18-0.47
			R	0.26	0.21-0.32
		Mâle	NR	0.21	0.11-0.36
			R	0.27	0.23-0.32
	Survie	Femelle	NR	0.78	0.65-0.87
			R	0.94	0.90-0.96
		Mâle	NR	0.75	0.61-0.85
			R	0.94	0.91-0.96
	Reproduction	Femelle	NR	0.46	0.34-0.59
			R	0.88	0.84-0.91
		Mâle	NR	0.50	0.36-0.63
			R	0.90	0.87-0.93
	Succès reproducteur	Femelle	NR	0.62	0.44-0.77
			R	0.87	0.84-0.90
		Mâle	NR	0.73	0.54-0.86
			R	0.86	0.82-0.88
	Succès reproducteur (2 poussins)	Femelle	NR	0.30	0.14-0.53
			R	0.35	0.31-0.40
		Mâle	NR	0.32	0.16-0.54
			R	0.35	0.31-0.40

La puissance statistique due à la taille du jeu de données utilisé pourrait éventuellement empêcher la détection de différences sexuelles dans les traits vitaux étudiés. Cependant, plusieurs études chez les labbes ne reportent pas de différences sexuelles dans les taux démographiques (e.g. survie : Pietz et Parmelee 1994, taux de retour des juvéniles : Ainley et al. 1990). Comme présenté au cours de l'introduction, chez les espèces monogames et où les deux sexes partagent le même rôle (pour la compétition, les soins parentaux, etc...), les deux sexes peuvent avoir tendance à adopter une même stratégie biodémographique. Chez ces espèces, les soins parentaux sont relativement équivalents entre les sexes (Eklund 1961; Young 1963b, a; Spellerberg 1971b; Carneiro et al. 2014) et les causes évolutives ayant mené à un dimorphisme sexuel inversé restent encore floues (Catry et al. 1999; Phillips et al. 2002).

1.3. Effet de l'hétérogénéité individuelle

Bien que l'existence d'une variabilité dans la valeur sélective des individus est généralement admise dans les populations naturelles (Bergeron et al. 2011; Kendall et al. 2011; Gimenez et al. 2017), la détermination de son origine et la quantification de sa magnitude restent encore au cœur des objectifs de la recherche actuelle (voir Introduction partie 1.3.4). Nous avons mis en évidence la présence d'hétérogénéité latente dans ces deux populations de labbes, se traduisant par des performances reproductrices plus élevées dans une partie des individus de la population. Nous supposons que la qualité des individus est ici fortement reliée à leur habilité compétitrice pour acquérir, conserver et exploiter un territoire présentant suffisamment de ressources alimentaires (Rodenhouse et al. 1997, Coulson 1968, Oro 2008). Par la suite, l'efficacité d'exploitation de ce territoire et des ressources présentes peut jouer une part importante dans les performances reproductrices des individus. Chez le faucon pèlerin *Falco peregrinus* par exemple, espèce territoriale et défendant un territoire présentant des ressources alimentaires et de nidification, l'identité des individus (et donc leurs capacités/performances associées) est un facteur de plus grande importance pour le succès reproducteur que la qualité du territoire en lui-même (Zabala et Zuberogoitia 2014).

La précédente expérience de reproduction des labbes de McCormick et subantarctiques semble également impacter leurs traits vitaux. Au travers de la répétition d'événements reproducteurs, les individus vont se familiariser avec le territoire (présence de ressource, topographie, paysage éolien...), le partenaire, les territoires adjacents et les couples voisins. Cette accumulation d'expériences améliorera ultimement leurs compétences de défense, d'acquisition des ressources... et donc leurs traits vitaux. Les labbes de McCormick présentent une fidélité au partenaire et au territoire très élevée, les mêmes partenaires se réunissant presque systématiquement à chaque saison de

reproduction à moins qu'un des deux ne meure ou ne revienne pas (Spellerberg 1971b, a; Wood 1971; Ainley et al. 1990; Pietz et Parmelee 1994). Bien que non testé ici, on s'attend à ce que le succès reproducteur des individus d'un même couple soit corrélé au nombre d'années où ils se sont reproduits ensemble, et donc indirectement lié à leur âge (Pietz et Parmelee 1994, population de Pointe Géologie : Jouventin et Guillotin 1979). Cette monogamie à long-terme leur permet d'initier leur reproduction plus précocement et donc ainsi de terminer leur cycle de reproduction avant la fin de la période favorable pour la reproduction. Les nouveaux couples pondent généralement plus tardivement que les couples déjà formés, et présentent un succès reproducteur plus faible (Wood 1971). Des couples déjà formés sont aussi plus efficaces pour la défense anti-prédateur (souvent contre leurs conspécifiques) ainsi que pour la chasse active dans les colonies de manchots (Young 1963a, 1994).

Chez les espèces fortement monogames, comme la plupart des labbes, la compatibilité comportementale entre les membres du couple peut représenter une source notable de sélection du partenaire lors de la formation des couples reproducteurs (Ollason et Dunnet 1978; Pietz et Parmelee 1994; Catry et al. 1997; Spoon et al. 2006; Ihle et al. 2015). Il a été reporté lors de la formation de couples une attractivité préférentielle entre individus de qualité équivalente (Holveck and Riebel 2009), ainsi qu'une adaptation de certains traits d'histoire de vie liés à la reproduction suivant les caractéristiques de l'autre partenaire (Sheldon 2000; Pilastro et al. 2003; Cornwallis et Birkhead 2007). Ainsi il serait intéressant de considérer dans nos populations d'étude une hétérogénéité dynamique sous la forme d'informations relatives à l'association des membres d'un même couple ou des événements de divorce et nouvelles associations. Cela permettrait de déterminer si la qualité « individuelle » ne serait pas mieux représentée par une qualité de « couple ».

Il est à noter que les traits vitaux présentant une forte hétérogénéité (notamment la probabilité de se reproduire des anciens non-reproducteurs chez le labbe de McCormick) pourraient être relativement mal estimés sans considérer cette hétérogénéité inter individuelle (colonne de droite tableau 4). Des études théoriques et empiriques ont démontré que l'hétérogénéité démographique, indépendamment de son origine (variation génétique ou plasticité), pourrait représenter une composante importante à l'échelle de la dynamique d'une population (voir Discussion générale partie 3).

Tableau 4. Estimations des paramètres démographiques et de leurs erreurs standards, basé sur le modèle sélectionné pour les labbes de McCormick de Pointe Géologie et des labbes subantarctiques de Mayes entre 1996 et 2016. Les paramètres représentés sont : (S) probabilité de survie apparente, (β) probabilité de reproduction, (γ) probabilité d'être en succès reproducteur (un ou deux poussins), (δ) probabilité d'être en succès reproducteur avec deux poussins. (tableau modifié du Chapitre 5)

Population	Parameter	State	UH-1	UH-2	Without UH
SPS	S	All		0.915	0.915
	β	NB	0.741	0.308	0.437
		B	0.870	0.679	0.800
	γ	All	0.660	0.519	0.610
	δ	All	0.300	0.114	0.244
BS	S	NB		0.826	0.826
		B		0.929	0.929
	β	NB		0.469	0.469
		B		0.858	0.858
	γ	All	0.861	0.663	0.815
	δ	All	0.375	0.111	0.312

2. Des traits vitaux à la population

2.1. Canalisation environnementale

Selon la théorie de la canalisation environnementale, les traits vitaux auxquels le taux de croissance de la population est le plus sensible seront ceux les plus tamponnés (i.e. protégés) contre les variations environnementales (Stearns et Kawecki 1994; Gaillard et al. 2000; Gaillard et Yoccoz 2003). Chez les espèces longévives, le taux de croissance de la population est plus sensible aux variations de la survie adulte que de la survie juvénile ou des paramètres de reproduction (Gaillard et al. 2000; Saether et Bakke 2000; Caswell 2001; Coulson et al. 2001; Gaillard et Yoccoz 2003; Oro et al. 2010; Pardo et al. 2013). Nos résultats dans la population de labbes de McCormick de Pointe Géologie sont en accord avec cette théorie. Les traits vitaux juvéniles présentent une variabilité temporelle plus forte que les traits adultes, comme cela a été reporté chez d'autres espèces longévives (Saether et al. 2013). On peut ainsi proposer deux hypothèses : les traits vitaux des adultes sont canalisés contre les variations environnementales, ou les individus plus jeunes sont plus sensibles et subissent plus les effets de l'environnement (dû aux contraintes d'âge ou d'expérience). Pour la survie des labbes de McCormick de Pointe Géologie, la première hypothèse serait favorisée. La survie adulte n'est affectée par aucun effet (environnemental ou densité-dépendance : chapitre 3) et ne semble pas non plus différer suivant l'hétérogénéité individuelle (aucun effet de l'expérience de reproduction et pas d'évidence forte pour la présence de groupes d'hétérogénéité non observée : chapitre 5). La survie juvénile durant les deux premières années des individus est quant à elle très sensible aux conditions environnementales natales. En effet, les conditions natales sont connues pour avoir des effets retardés sur les traits vitaux (Lindström 1999; Cam et Aubry

2011), et l'effet suspecté ici est un effet positif de la disponibilité en ressources, possiblement au travers des effets des conditions de glace sur la condition corporelle des juvéniles, et donc ultimement sur leur survie post-envol.

La probabilité de se reproduire pour les individus adultes est plus de deux fois plus élevée que celle des individus plus jeunes. De plus, elle est positivement liée à l'abondance des proies, relation communément retrouvée chez des prédateurs terrestres (Angerbjorn et al. 1999; Rutz et Bijlsma 2006; McIntyre et Schmidt 2012; voir Bustnes et al. 2013 pour le milieu marin) mais rarement mis en évidence en milieu marin due aux contraintes logistiques liés à la mesure de l'abondance des proies.

La sensibilité âge-spécifique du succès reproducteur aux variations environnementales semblerait être mieux expliquée par une combinaison des deux hypothèses. Le succès reproducteur des jeunes et des adultes est affecté par l'environnement mais par moins de facteurs différents pour les adultes et de façon moins sévère. Mener deux poussins jusqu'à l'envol dans un milieu aussi contraignant et variable est un réel challenge. Des conditions défavorables (notamment concernant la disponibilité en ressources alimentaires) sont connues pour augmenter la rivalité entre individus de la même portée ou nichée chez de nombreuses espèces longévives (Viñuela 1999; Hofer et East 2008; Trillmich et Wolf 2008). Ce phénomène pourrait être particulièrement intense chez les labbes de McCormick, espèce relativement agressive et où le poussin le plus vieux (les deux œufs sont généralement pondus avec 2 à 4 jours d'écarts) tue généralement le plus jeune lors de conditions défavorables pour assurer sa propre survie (Procter 1975, Young et Millar 2003). Cependant, aucun effet des proies ou du climat n'est retrouvé sur la probabilité d'amener deux poussins à l'envol, bien qu'elle soit très variable dans le temps chez les jeunes reproducteurs. L'absence de cette relation est peut-être liée à une difficulté d'estimation de ce paramètre due à un faible nombre d'individus. En effet, l'estimation de ce paramètre repose sur la probabilité conditionnelle d'individus survivant, se reproduisant et étant en succès reproducteur, qui est peu élevée chez les labbes de McCormick à Pointe Géologie.

2.2. Effet indirect du climat et interactions complexes avec la densité-dépendance

Les effets du climat sur la réponse démographique et la dynamique des populations sauvages sont très largement reportés dans la littérature existante. Les variations climatiques telles que les précipitations et la température sont des exemples classiques de facteurs densité-indépendants agissant sur la physiologie des individus (métabolisme, processus reproducteurs) indépendamment de la taille de la population (Hepp et Kennamer 2012; Öberg et al. 2015). Cependant, ces mêmes facteurs abiotiques peuvent impacter la dynamique d'une population via des changements dans les traits vitaux des individus (survie, fécondité, âge de recrutement...) de façon indirecte. On retrouve des

effets du climat sur la quantité, la qualité ou la disponibilité de la ressource (que ce soit la nourriture ou l'habitat utilisé) (Bradshaw et al. 2000; Stenseth et al. 2002; White 2008; Barbraud et al. 2017), ou sur la présence et l'abondance d'espèces compétitrices, prédatrices ou parasites (Stenseth et al. 2002; McQuillan et Rice 2015). D'abord jugées comme mutuellement exclusives, les influences liées à la densité-dépendance et la densité-indépendance sont maintenant admises comme facteurs interagissant entre eux (Coulson et al. 2001; Aars and Ims 2002; Haugen et al. 2007; Hixon and Johnson 2009). Bonenfant et al. (2009) reportent un effet de densité-dépendance sur la croissance des populations de grands mammifères herbivores, plus prononcé lorsque les conditions environnementales deviennent défavorables. Ainsi, le climat n'agit généralement jamais de façon purement densité-indépendante. Afin de comprendre et prédire la réponse des populations face aux variations environnementales, il est donc crucial de déterminer les variations démographiques des individus et l'importance relative des facteurs directs et indirects (Benton et al. 2006). Dans cette thèse, l'étude de la réponse de différents traits vitaux aux variations du climat, de l'abondance des proies et de la densité-dépendance nous permet de souligner la complexité des interactions des différentes sources d'effets, lorsque considérées simultanément et en présence d'hétérogénéité individuelle.

Nous avons mis en évidence un effet direct de l'abondance des proies sur la probabilité de reproduction des individus et un effet indirect du climat (condition de glace de mer) *via* la disponibilité des proies (œufs et poussins de manchots Adélie) sur le succès reproducteur et la survie post-envol. De façon inattendue, ces deux relations reliées à l'abondance des proies agissent de façon opposée. Au vu de ces résultats et de ceux mettant en évidence une différence de qualité entre individus, tous les individus ne profiteront pas de la même façon de la ressource disponible.

Les processus de densité-dépendance généralement reportés dans les populations d'oiseaux et de nombreux mammifères sont une régulation par compétition pour les ressources (limitantes) (Charnov et al. 1976) et une régulation site-dépendante au travers de la territorialité (interférence directe) (Rodenhause et al. 1997). Les labbes prédateurs, sont des espèces très territoriales et relativement agressives défendant leur territoire pour la reproduction et l'élevage du ou des poussins pendant toute la durée de la saison de reproduction. La probabilité de se reproduire des individus adultes de labbe de McCormick est le seul paramètre influencé négativement, par la densité-dépendance, ici représentée par le nombre de couples reproducteurs. Certains couples reproducteurs (et non reproducteurs) défendent directement les ressources présentes sur leur territoire (e.g. colonie de manchots, pétrels fouisseurs) alors que d'autres ont des territoires de reproduction et de nourrissage différents. Afin de maximiser leur valeur sélective, les individus ont intérêt à s'établir dans des sites de bonne « qualité » (e.g. protégés des

intempéries, des prédateurs ou incluant de la nourriture). La défense de ces sites contre les conspécifiques ou d'autres espèces est coûteuse en énergie mais apporte des bénéfices au travers par exemple d'une meilleure prédictibilité et stabilité de la ressource disponible pour eux-mêmes, facilitant la reproduction dans un environnement variable (Hahn et Peter 2003). Les individus vont donc rentrer en compétition entre eux pour l'acquisition de territoires de bonne qualité lorsque ces derniers vont être limités en nombre. Cette compétition, exacerbée par une très forte fidélité des partenaires entre eux et à leur site de reproduction au travers des années, est donc probablement le mécanisme par lequel la taille de la population de labbes de McCormick étudiée exerce une régulation rétroactive.

Une meilleure compréhension des mécanismes de densité-dépendance liés à la territorialité chez les labbes de McCormick passe par une observation directe des interactions entre les couples reproducteurs sur leurs territoires et les individus intrus. Lors de l'été austral 2016/2017, j'ai appliqué un protocole d'observation de ces comportements sur 17 couples (plus de 200 heures d'observations) tenant des territoires incluant différentes densités de proies afin de déterminer s'il existait un lien entre qualité du territoire, agressivité des individus et succès reproducteur (voir protocole en supplément). Le protocole d'observation consistait à catégoriser l'ensemble des interactions entre les individus intrus (avertissement sonore, survol du territoire, atterrissage dans le territoire) et labbes tenant un territoire (courbe le cou, émission d'un cri associé ou non à une ouverture des ailes, attaque de l'intrus ; voir figure 38), ainsi que certaines variables annexes (présence des parents, poussins...). Chaque couple tenant un territoire (et ayant au minimum un poussin) a été suivi entre 8h et 20h par tranche de 30 minutes selon un calendrier rotatif, pour éviter un biais lié à la météo, durant le mois de janvier 2017.

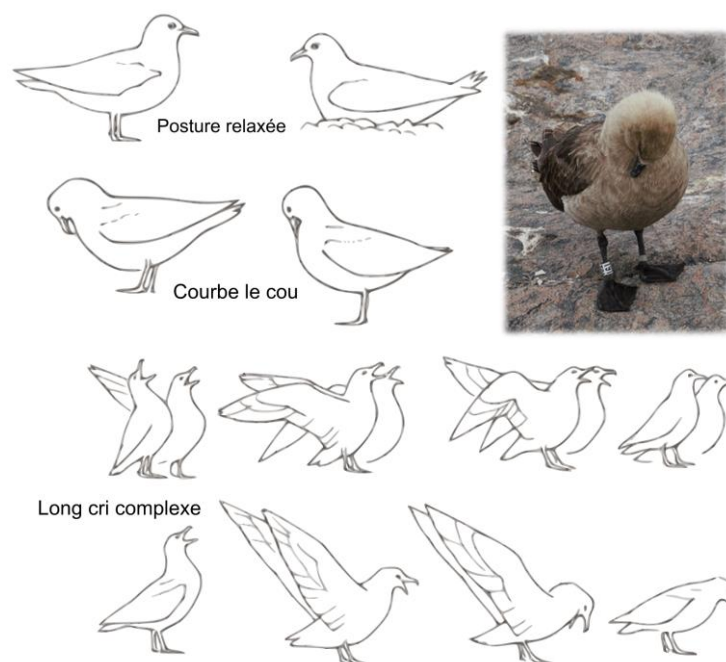


Figure 38. Comportements de labbes repris de Carter 1995. De haut en bas : posture relaxée, courbe le cou en réponse à une intrusion, étapes du long cri complexe en réponse à une intrusion.
© N. Pacoureaux

Même si les analyses sont toujours en cours et en réflexion, certains résultats préliminaires sont présentés ici. Pour infirmer ou confirmer les conclusions exposées ici, il serait nécessaire d'appliquer ce protocole sur d'autres situations de nids, ainsi que sur différentes saisons de reproduction. Un des avantages majeurs de cette étude réside dans la détermination de l'agressivité des individus et de la limite de leurs territoires uniquement par l'observation des interactions avec les autres labbes. Très souvent, ces deux paramètres sont estimés à partir d'une réponse agressive (cri d'alarme, attaque directe) envers un humain ou un objet faisant office d'intrus. Cependant, j'ai pu observer une énorme différence entre les individus dans le type de réponse exprimée ou de tolérance dans la distance à l'intrus suivant si l'intrus était un autre labbe ou un humain, et même suivant l'humain en lui-même (les ornithologues sont presque systématiquement attaqués par rapport aux autres personnes sur la base). L'utilisation d'un humain comme proxy d'intrus peut donc très fortement biaiser la caractérisation d'un individu comme agressif ou non. L'observation directe des interactions entre individus a aussi pu mettre en évidence une différence importante dans la délimitation des surfaces (et donc des ressources) défendues par les individus (jusqu'ici enregistrées par point GPS à partir duquel l'individu reproducteur attaque l'ornithologue).

Premièrement, il semble en effet qu'un territoire contenant beaucoup de ressources (ici en m² recouvert par les manchots Adélie) comporte peu de voisins à proximité (figure 39). On observe donc bien une hétérogénéité dans la qualité des territoires, avec certains territoires n'incluant aucun manchots Adélie.

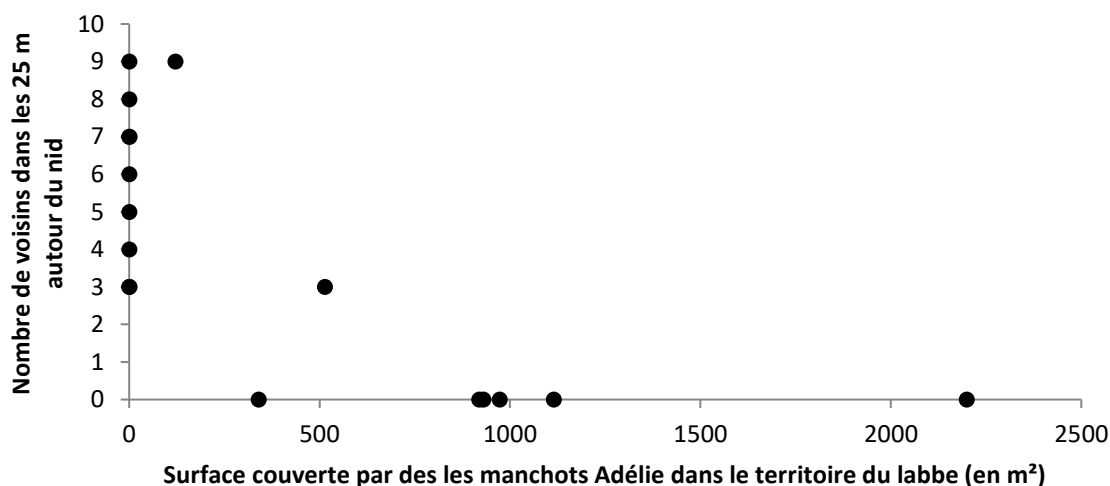


Figure 39. Relations entre la surface couverte par les manchots Adélie dans chaque territoire de labbe de McCormick étudié (en m²) et le nombre de voisins dans les 25 mètres autour du nid.

Au total, 97% des intrusions sont réalisées par des individus survolant le territoire. Cependant, une forte hétérogénéité de réponse existe selon les couples défenseurs observés. Certains territoires sont très proches les uns des autres et ne présentent

généralement pas de ressources directement dans le territoire. Les couples défendant ces territoires ont plus d'interactions avec les voisins que les couples ayant des nids isolés (figure 40), et répondent surtout de façon indirecte (courbe le cou et cri d'alarme si le survol de l'intrus est prolongé ou trop proche du nid). On remarque qu'un nid isolé présente un nombre particulièrement élevé d'interactions (figure 40 point bleu). Ce nid, situé sur l'île de Lamarck, est relativement proche d'un amas d'individus reproducteurs qui composent la majorité des individus intrus sur ce territoire. Les populations de *Stercorariidae* sont très souvent composées d'une part importante de non reproducteurs interagissant directement ou indirectement avec les individus reproducteurs (i.e. « floaters »), caractéristique commune à d'autres oiseaux, pouvant être une source significative de compétition pour la ressource et jouant un rôle important dans la dynamique de la population (Bretagnolle et al. 2008; Penteriani et al. 2011; Barraquand et al. 2014). Le fait d'utiliser le nombre de couples reproducteurs comme covariable représentant la densité-dépendance a donc pu empêcher sa détection sur d'autres traits vitaux, notamment au travers de la compétition pour la ressource comme attendue.

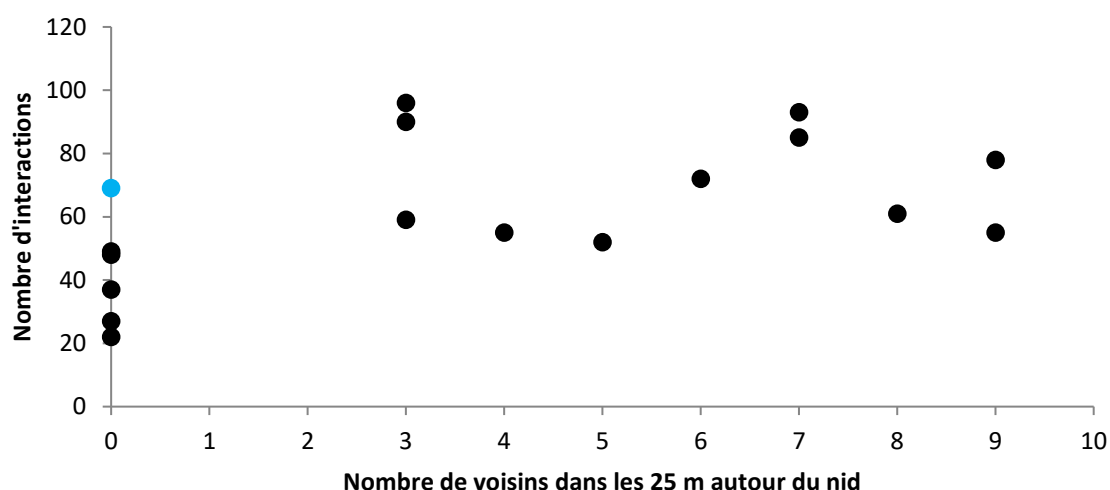


Figure 40. Relations entre le nombre de voisins dans les 25 mètres autour du nid et le nombre d'interactions entre le couple tenant le territoire et les labbes intrus sur toute la durée d'étude.

Lorsque le poussin, ou la nourriture ramenée pour être consommée sur le territoire, est directement menacé, le couple peut se montrer agressif et attaquer l'intrus (figure 41). Sur les territoires plus isolés, les réponses sont plus souvent réalisées par les deux membres du couple simultanément et correspondent beaucoup plus souvent à des réponses agressives. La qualité des territoires



Figure 41. Individu attaquant l'intrus ayant atterri dans son territoire. © N. Pacoureaux

est associée à la propension des couples reproducteurs à les défendre vigoureusement (par une attaque directe) (figure 42).

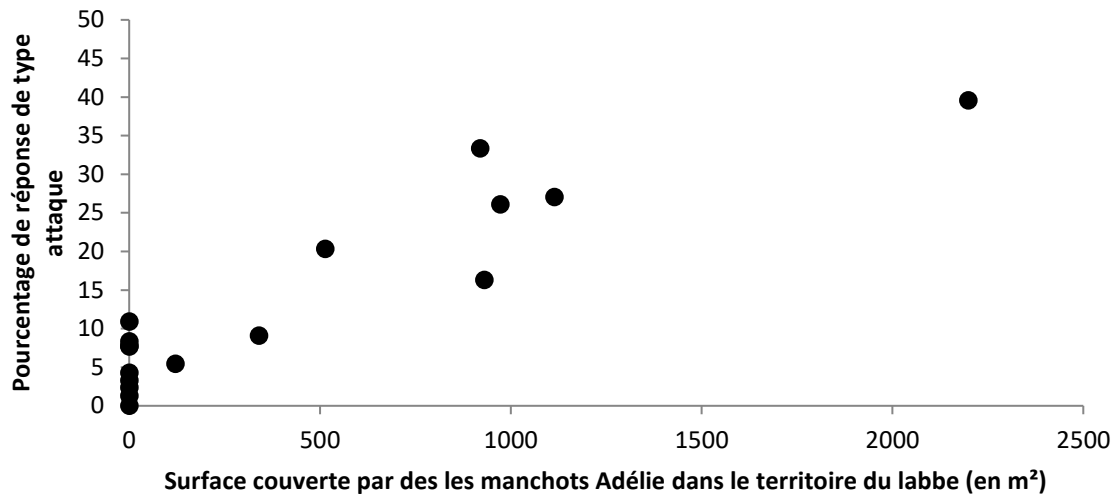


Figure 42. Relations entre la surface couverte par les manchots Adélie dans chaque territoire de labbe de McCormick étudié (en m²) et pourcentage de réponse de type attaque (en vol ou au sol) effectuée par les tenants du territoire.

Le lien entre la qualité du territoire et le succès reproducteur des individus est cependant plus difficile à établir (figure 43) et pourrait être approfondie grâce l'étude d'un plus grand nombre de nids simultanément. On peut tout de même noter que seuls des couples ayant des manchots Adélie dans leur territoire ont réussi à amener deux poussins jusqu'à l'envol. Le couple présentant la plus grande surface de manchots Adélie dans son territoire a échoué à amener leur poussin à l'envol (figure 43 point rouge). Le poussin était encore vivant le 25 janvier et une mort par inanition est peu probable au vu de la condition du poussin lorsqu'observé pour la dernière fois. De plus le cadavre de ce poussin n'a pas été retrouvé par la suite, pouvant laisser suspecter une prédation par d'autres labbes intrus.

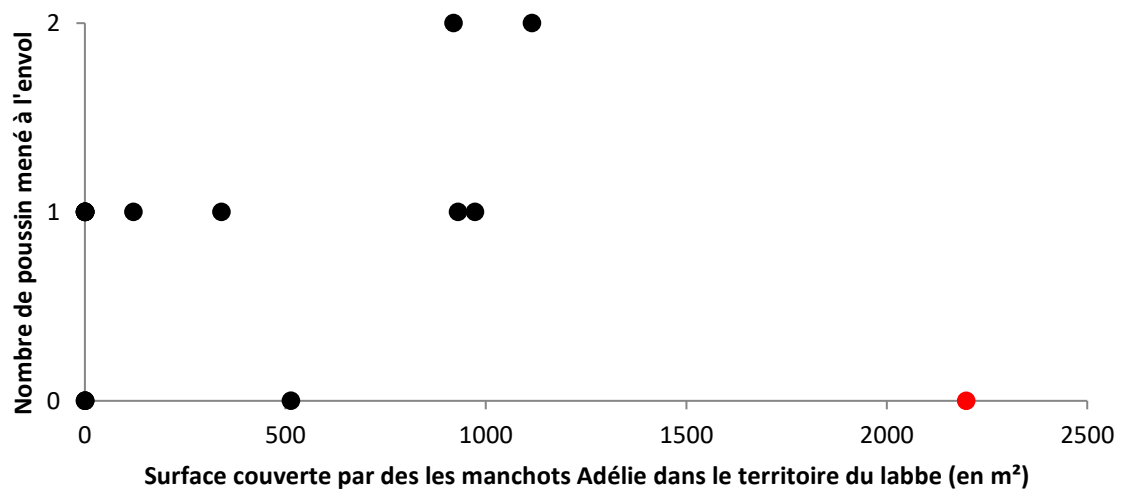


Figure 43. Relations entre la surface couverte par les manchots Adélie dans chaque territoire de labbe de McCormick étudié (en m²) et le nombre de poussin menés à l'envol par le couple tenant le territoire.

L'approche utilisée ici est l'étude de l'influence des proies sur une population de prédateurs (modélisation seulement de la population de prédateurs). Pour approfondir la compréhension du fonctionnement de ce système prédateur-proie il serait intéressant de formaliser mathématiquement la dynamique de ces deux populations simultanément en intégrant des fonctions liant explicitement des paramètres démographiques de la proie à ceux du prédateur. Cette approche sera notamment développée dans le cadre d'une thèse qui commencera prochainement sur l'effet du climat sur les interactions démographiques entre les labbes subantarctiques et ses deux espèces proies principales (pétrels fousseurs), dans le cadre de l'ANR DEMOCOM (resp. O. Gimenez).

2.3. Importance écologique des événements extrêmes

Une des conséquences du changement climatique récent, en plus du changement de la moyenne des conditions climatiques, est l'accroissement de la variabilité ainsi que de l'intensité et de la fréquence des événements climatiques extrêmes (Easterling et al. 2000; Ummenhofer et Meehl 2017). L'étude des événements climatiques extrêmes reste encore un réel challenge du fait de leur caractère de rareté par définition et de la difficulté rencontrée pour les modéliser et comprendre leurs effets écologiques à différentes échelles biologiques et spatio-temporelles. Au cœur des problématiques actuelles, l'explosion de la littérature à son sujet (e.g. numéro spécial de *Philosophical Transactions of the Royal Society B* n° 1723) associée à l'absence d'un consensus sur la définition même de ce concept d'événement extrême (voir tableau 1 de Van de Pol et al. 2017), participe néanmoins aussi à la complication de son étude. La définition initiale provient du domaine de la climatologie, où un événement climatique est considéré comme extrême si son occurrence ne dépasse pas 5% de la fenêtre temporelle étudiée. Bien que facile d'application, cette définition est arbitraire et peut potentiellement sous-estimer les effets du climat sur les organismes, si ceux-ci subissent des effets très négatifs pour des conditions observées un peu plus régulièrement (légèrement au-dessus de ce seuil de 5%). Une autre définition est basée sur une perspective écologique. Gutschick et BassiriRad (2003) définissent ainsi un événement extrême (climatique ou non) sans relation avec sa rareté, mais suivant si la capacité d'un organisme ou d'une population à être en mesure de s'acclimater biologiquement est dépassée (donc avec un fort impact sur la valeur sélective) ou non. D'autres définitions biologiques ont été proposées avec par exemple celle de Bailey et van de Pol (2016) suggérant une réponse biologique liée au climat d'une manière non-linéaire et qui serait catégorisée comme extrême lorsqu'elle dépasserait un certain seuil négatif. Les événements extrêmes peuvent donc avoir des conséquences plus ou moins variables suivant leur intensité, de la disparition d'organismes jusqu'à celle d'une communauté, d'une espèce entière ou même encore la modification des limites écologiques d'un biome, et leur étude sera donc très dépendante du contexte du système

écologique étudié.

Pour illustrer le rôle écologique d'un évènement climatique extrême et la complexité de son impact, prenons l'exemple de la saison de reproduction 2013/2014 à Pointe Géologie, en Terre Adélie. Il a été reporté durant cette saison la présence d'un évènement climatique extrême de condition de glace de mer (étendue anormalement élevée durant toute la saison de reproduction avec aucune débâcle pendant l'été austral) ayant entraîné une réponse écologique extrême de toutes les espèces d'oiseaux marins de Pointe Géologie (succès reproducteur très faible : voir Barbraud et al. 2015). Cette saison a été particulièrement catastrophique pour les manchots Adélie qui sont très dépendants de la fonte et de l'ouverture de la glace de mer en face de la colonie pour accéder à leur principale ressource (krill *Euphausia* spp.). Aucun poussin de manchots Adélie n'a survécu cette saison, alors qu'en général 15 000 à 30 000 poussins sont produits annuellement. Cette forte mortalité a été liée à i) un abandon des œufs par les manchots Adélie suite à des périodes de jeûne trop longues lors de l'incubation, ii) une sous-alimentation des poussins due à des fréquences de nourrissage trop faible, et iii) un épisode inhabituel de précipitations sous forme de pluie suivi de vent froid ayant entraîné une hypothermie (Barbraud et al. 2015, Ropert-Coudert et al. 2014). Pendant la saison de reproduction, les labbes de McCormick se nourrissent principalement d'œufs et de poussins de manchots Adélie prédatés activement ou charognés. Cependant, la mortalité soudaine et massive des poussins de manchots aurait empêché leur utilisation progressive par les labbes pendant l'élevage de leurs poussins, qui est la période la plus demandeuse en énergie (voir figure 44). Cette cascade trophique aurait entraîné un succès reproducteur anormalement faible pour les labbes de McCormick cette saison là (Barbraud et al. 2015). Suivant le travail de modélisation de traits vitaux du Chapitre 5, le nombre moyen de poussins produits annuellement par un labbe de McCormick sur la période étudiée (1996-2016) est de 0.76. Pour l'année extrême 2013/2014, ce nombre fût de 0.18, soit 4 fois plus faible.

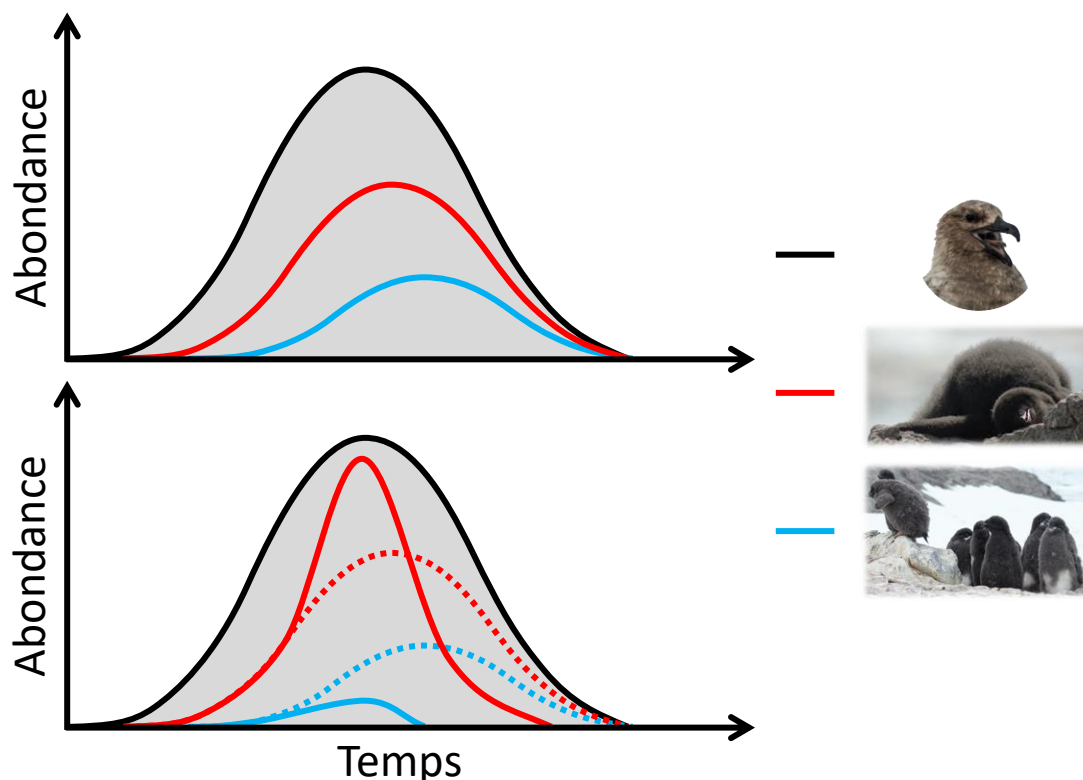


Figure 44. Concordance (en haut) et non-concordance (en bas) de la demande en énergie des labbes de McCormick (courbe noire aire grisée) et de la disponibilité en proies : œufs et poussins de manchots Adélie morts (courbe rouge) et vivant (courbe bleue).

Photos © N. Pacoureaux

Dû principalement aux conditions de glace de mer de nouveau exceptionnelles lors de la saison de reproduction 2016/2017, le succès reproducteur des manchots Adélie fut de nouveau très proche de 0 (Ropert-Coudert et al. 2018). Cependant, lors de cette saison là le succès reproducteur des labbes de McCormick fut alors en moyenne de 0.77 poussin par individu. Ainsi, pour un évènement climatique extrême de nature similaire (forte concentration de glace de mer), on observe la même réponse biologique des manchots Adélie mais deux réponses de leur prédateur totalement différentes. Même si la mortalité *in fine* des poussins de manchots Adélie est similaire, la phénologie de la réponse biologique pourrait ici être la clé pour déterminer si les labbes expérimentent une réponse écologique extrême ou non. Le taux d'échecs sur œufs pour les manchots Adélie ne dépasse généralement pas 20% (année classique 2010/2011 dans la figure 39), comme en 2016/2017. Cependant en 2013/2014, presque 40% des couples ont échoués au stade de l'incubation. Le nombre de poussins de manchots Adélie disponible a donc été très faible par la suite, contrairement à l'année 2016/2017 (voir figure 45).

L'utilisation des conditions de glace de mer pendant la saison de reproduction comme proxy pour le succès reproducteur des manchots Adélie semble donc appropriée, mais pourrait être trop restreinte pour tirer des conclusions sur le succès reproducteur des labbes de McCormick.

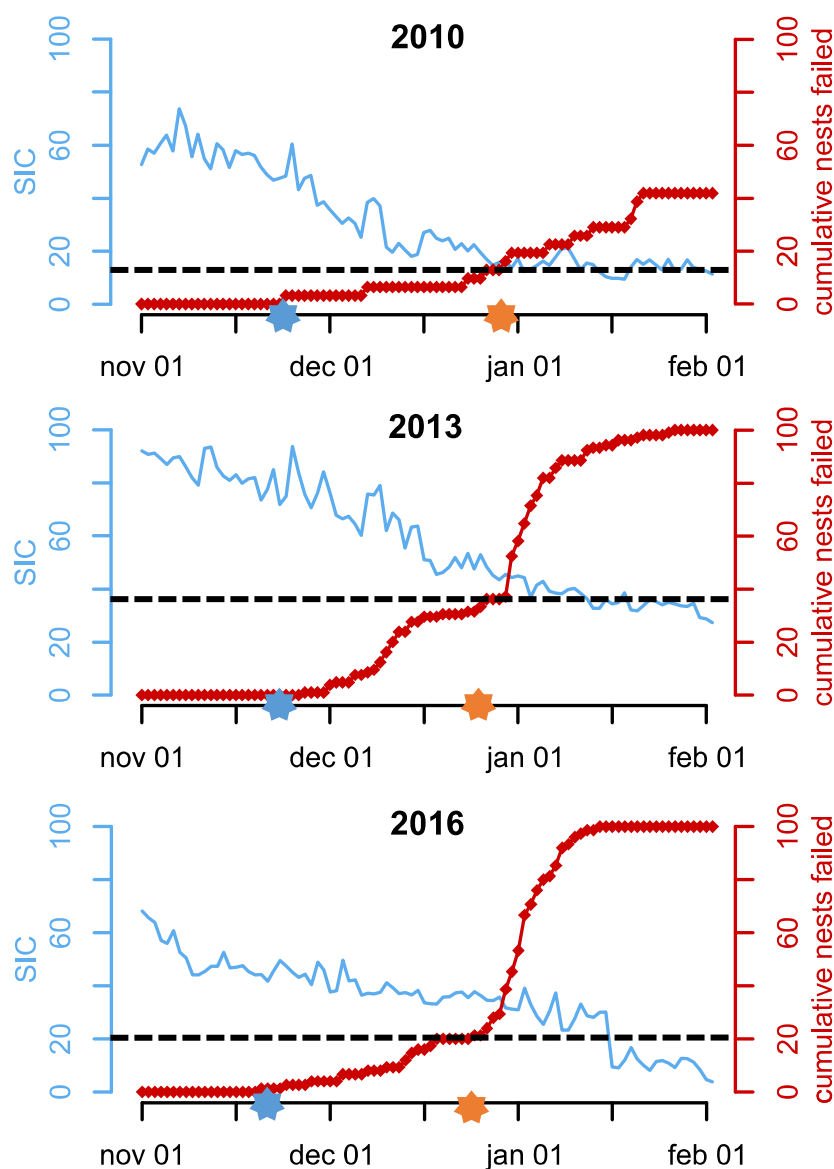


Figure 45. Tendances journalières du pourcentage de concentration de glace (courbe bleue) et de nombre de nids de manchots Adélie en échec reproducteur en pourcentage (courbe rouge). Les étoiles bleues et oranges représentent respectivement la date médiane de la période d'incubation et d'éclosion. (figure adaptée de Barreau 2018, non publié CEBC-CNRS)

Les conséquences biologiques des événements extrêmes sont souvent étudiées sur les traits démographiques des populations mais très rarement en tenant compte de l'hétérogénéité individuelle (voir Lescroël et al. 2014). van de Pol et al. (2017) attirent l'attention sur la nécessité de comprendre l'influence de l'hétérogénéité individuelle, et notamment suivant le concept de qualité, comme rôle tampon dans la réponse de la dynamique d'une population face aux effets des événements extrêmes. Cependant, lorsque l'on considère les deux groupes d'hétérogénéité latente dans la population, le nombre de poussins produits par un individu de bonne qualité pour la saison 2013/2014 est de 0.30, soit 3 fois plus élevé que pour un individu de moins bonne qualité. Cette différence de réponse entre les individus pourrait donc aider à tamponner la réponse à l'échelle de la population, comme suggéré par van de Pol et al. (2017). Cette différence

entre groupes d'hétérogénéité est beaucoup moins visible concernant la saison 2016/2017, avec en moyenne 1 poussin produit par individu de bonne qualité et 0.9 pour les individus de moins bonne qualité. La saison de reproduction 2016/2017 semble donc plus favorable pour les labbes de McCormick que la saison 2013/2014, et les différences de qualité entre individus semblent aussi moins s'exprimer (Tavecchia et al. 2005, Barbraud and Weimerskirch 2005). Pour explorer cette hypothèse, nous avons modélisé la relation entre le succès reproducteur des deux groupes d'hétérogénéité de labbes de McCormick entre 1996/1997 et 2016/2017 et une série temporelle représentant le nombre d'item de proies de manchots Adélie (œufs et poussins perdus : description du calcul dans la légende de la figure 46). Si l'on retire la saison 2013/2014 des séries temporelles (triangle

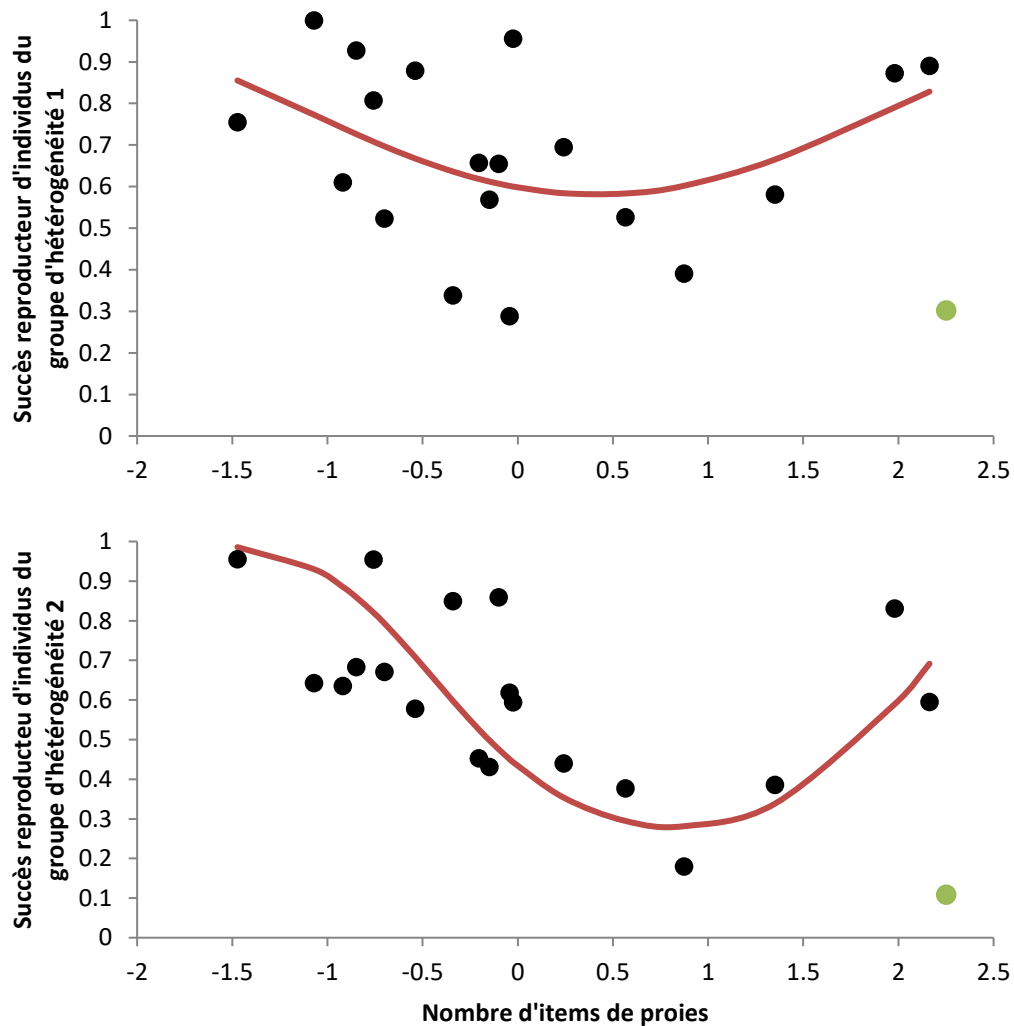


Figure 46. Relation entre le nombre d'items de proies disponibles et le succès reproducteur de labbes de McCormick de Pointe Géologie du groupe d'hétérogénéité latente 1 (en haut) et 2 (en bas) entre 1996 et 2016. La ligne rouge représente une relation quadratique. Les points représentent les succès reproducteurs de chaque année. Le point vert représente le succès reproducteur pour l'année 2013. Le nombre d'items de proie disponibles a été calculé en faisant la différence entre les performances reproductrices potentielles maximales des manchots Adélie (deux fois le nombre de couples reproducteurs car les manchots Adélie pondent deux œufs) moins le nombre de poussins ayant survécu à la fin de la saison de reproduction (dernier comptage début février au moment des premiers départs de poussins)

vert), un modèle quadratique indique une relation significative en forme de cloche inversée. Des conditions de proies favorables au succès reproducteur des labbes seraient donc soit en rapport avec la quantité et la qualité, soit avec la quantité et la disponibilité. La quantité et la qualité signifierait un nombre élevé de poussins de manchots en bonnes conditions, et donc très nutritifs, toujours présents en fin de saison de reproduction. La quantité et la disponibilité signifierait un nombre d'échecs de reproduction élevés pour les manchots et qui entrainerait une très forte abondance d'œufs et de cadavres de poussins facilement accessibles pour les labbes, car les manchots en échec abandonnent leur nid et donc la défense anti-prédateur de la colonie est moins efficace. Ainsi, ces résultats exploratoires suggèrent que lorsque les conditions environnementales (ici l'abondance des ressources alimentaires) sont intermédiaires, la différence de qualité entre les individus semble s'exprimer plus fortement.

3. Dynamique de population

L'écologie des populations a pour but fondamental de déterminer les facteurs influençant la dynamique d'une population dans le temps et l'espace. Cependant, l'étude de la dynamique des populations sauvages n'est pas une tâche aisée du fait de l'influence de nombreux facteurs (environnement, densité-dépendance, interaction interspécifique, etc...). De plus, la structure de la population peut aussi jouer un rôle important dans sa dynamique, notamment car les individus répondront de façons différentes à des facteurs climatiques ou densité-dépendants (Coulson et al. 2001). Il peut ainsi être nécessaire d'étudier les processus sous-jacents (des traits vitaux et fonctionnels) pour déterminer leurs importances et la façon dont ils structurent les populations (approche démographique). Ce dernier point est particulièrement important car le fait qu'un trait vital ou fonctionnel soit influencé par un facteur (climatique par exemple) n'implique pas forcément un effet sur la dynamique de la population. De nombreuses études mettent ainsi en garde la généralisation à la population de conclusions tirées de l'analyse d'un unique trait vital (souvent la survie), de changements phénologiques, physiologiques, comportementaux, ou en ne prenant en compte qu'une partie du cycle de vie des individus (Benton et al. 2006; Ådahl et al. 2006; Barbraud et al. 2008; McLean et al. 2016; Visser et al. 2016; Tavecchia et al. 2016).

3.1. Comparaison des résultats à l'échelle de la population

Dans cette partie de la discussion générale nous reviendrons sur nos études de la dynamique de population de labbes de McCormick suivant deux méthodes (séries temporelles et modèle matriciel) et comparerons les similarités et divergences de résultats obtenus. Dans le Chapitre 2, nous avons utilisé un ensemble de modèles (densité-

indépendants et densité-dépendants) pour décrire la dynamique de la population et inclure de façon hiérarchique des séries temporelles d'abondance de proies et de différents facteurs climatiques. Grâce à une approche bayésienne d'inférence multi-modèle, nous avons pu mettre en évidence une influence de la densité-dépendance, de l'abondance des proies ainsi que du climat local. Les mécanismes inférés semblent opérer soit directement, soit avec un délai de plusieurs années sur la taille de la population reproductrice. Dans le Chapitre 3, nous utilisons des modèles multi-états de capture-marquage-recapture associés à un jeu de données composé de suivis d'individus d'âges connus, qui permet l'estimation de plusieurs traits-vitaux (survie, reproduction, succès reproducteur avec un poussin, ou avec deux poussins) et de leurs variations dans le temps. La détermination des facteurs (climat, proie, densité-dépendance) influant et la quantification de leurs relations âge dépendante avec les différents traits vitaux nous permet de construire le cycle de vie complet de cette population et d'y intégrer les connaissances issues de nos résultats. Ensuite, nous utilisons un modèle matriciel de type Leslie pour projeter la dynamique temporelle et la structure de la population en fonction de différentes conditions climatiques et d'abondance de proies.

Les traits vitaux les plus impactés sont les paramètres liés à la reproduction, les classes d'âges les plus sensibles étant les plus jeunes. On retrouve des effets de densité-dépendance sur la reproduction ainsi que des effets du climat et de l'abondance des proies sur le succès reproducteur et la survie juvénile. Ultimement, la taille de la population et le nombre d'individus reproducteurs sont tous deux affectés par l'abondance de proies et par les faibles valeurs de concentration de glace, mais de façon plus sévère pour la taille totale de la population. Pour cette analyse, il faut garder à l'esprit que l'on projette la population (en structure et en taille) à l'équilibre. La dynamique transiente de la population n'a ici pas été analysée avec notre modèle matriciel (voir Hastings 2004; McDonald et al. 2016; Stott 2016 pour étude sur dynamique transiente de population).

L'effet de régulation négative de la population reproductrice par elle-même trouvé grâce à l'analyse de la série temporelle du nombre de couples reproducteurs a été retrouvé dans l'étude via le modèle matriciel. En effet, la probabilité de se reproduire des individus de plus de 7 ans est négativement impactée par la taille de la population reproductrice. La densité-dépendance négative dans cette probabilité de reproduction était cohérente avec la tendance temporelle négative trouvée pour ce trait vital associé à une augmentation de la taille de la population sur la période étudiée. Cette relation, projetée à l'échelle de la population, exerce une forte influence sur la taille de la population reproductrice par rapport à la taille de la population totale (figure 4 Chapitre 3). Notre population projetée présentait une taille à l'équilibre stable, probablement car la densité-dépendance agissait de manière relativement simple (une unique relation mathématique avec un seul trait

vital affecté). La présence de la densité-dépendance dans certains traits ou de façon complexe (e.g. dans de multiples traits avec des relations à la densité opposées) peut en effet très rapidement engendrer une dynamique chaotique de la population (multiple points d'attractions) (voir figure 5 Neubert et Caswell 2000).

Un effet des conditions de glace a été trouvé dans les deux études avec une forte sensibilité aux conditions extrêmes de glace. Les potentielles causes d'une dissimilarité dans la forme de la relation observée sont discutées dans le Chapitre 2 et la partie 2.3 de la Discussion générale. L'absence d'effet du nombre de couples reproducteurs de manchots Adélie sur la dynamique de la population reproductrice (Chapitre 2) semble cependant plus paradoxale. Cependant, ce résultat paraît cohérent avec ceux du modèle matriciel de population, où la variation du nombre de couples reproducteurs de manchots Adélie ne semble avoir qu'un effet très réduit sur la taille de la population reproductrice de labbes de McCormick (figure 4 Chapitre 3). L'abondance des proies avait un effet positif sur la probabilité de reproduction des adultes mais négatif sur la probabilité d'être en succès reproducteur chez les adultes et les jeunes. Ainsi, l'effet net sur la croissance de la population pourrait être très réduit et indétectable par l'analyse de la série temporelle.

En étudiant l'effet de différents traits fonctionnels sur les traits démographiques de plantes en cours de développement, Visser et al. (2016) ont relevé des impacts s'annulant à l'échelle de la population lorsqu'un même trait avait des effets opposés sur différents stades de vie. L'analyse de 40 ans de données individuelles d'une population de mésanges charbonnières a permis à Reed et al. (2013) de mettre en évidence un changement directionnel dans la phénologie de ponte des individus en réponse à l'augmentation des températures, et entraînant un décalage de la période d'abondance des ressources avec leur période de reproduction originelle. Cependant, bien que cette non-concordance de ressources avec la période de reproduction entraîne une baisse de l'aptitude phénotypique des individus, les auteurs ne relèvent aucun effet sur la dynamique de la population. Ils suggèrent qu'un relâchement de la compétition (due au décalage phénologique) bénéficierait aux mésanges charbonnières et contrecarrerait l'effet négatif à l'échelle de la population. La présence d'effets densité-dépendants participerait aussi à tamponner l'influence négative du changement climatique.

Aucun effet de la température, ni du nombre de poussins morts de manchots empereurs n'a été identifié sur les traits vitaux, contrairement à l'évidence de leurs effets sur la croissance de la population (grâce à l'analyse la série temporelle des couples reproducteurs). Une explication potentielle pourrait provenir de la nature des données utilisées dans les deux études. Les données analysées avec le modèle de capture-marquage-recapture sont composées de suivis d'individus marqués dans leur première année de vie et ignorent donc les potentiels immigrants qui seraient venus à Pointe

Géologie pour se reproduire. La série temporelle utilisée dans l'autre analyse était basée sur un comptage des couples reproducteurs donc intégrant les individus recrutés localement et aussi les immigrants. Un taux d'immigration positivement relié à une de deux covariables citées plus haut pourrait expliquer la dissimilarité des résultats observés entre les deux analyses (Grøtan et al. 2009; Tavecchia et al. 2016).

3.2. Impact potentiel de l'hétérogénéité individuelle sur la dynamique des populations

L'étude de l'hétérogénéité individuelle est un domaine en pleine croissance et le nombre de publications reportant des liens avec les taux vitaux des populations ne cesse d'augmenter. Cependant, les avancées concernant l'étude de l'impact de l'hétérogénéité individuelle sur la dynamique d'une population restent encore majoritairement liées à des travaux théoriques. La difficulté majeure à la progression de ces recherches est le manque de connaissance sur les mécanismes par lesquels la qualité s'exprime en milieu naturel, notamment sur son hérédité, et la difficulté à la formaliser au travers de modèles (Robert et al. 2003; Metcalf et Pavard 2007; Vindenes et al. 2008; Smallegange et Coulson 2013; Vindenes et Langangen 2015; Hamel et al. 2018). Nous avons identifié la présence d'hétérogénéité latente dans plusieurs traits démographiques des labbes de McCormick et subantarctiques et quantifié sa conséquence sur des caractéristiques d'histoire de vie à l'échelle de la vie des individus. Même si nous pensons que cette hétérogénéité latente pourrait avoir des conséquences sur la dynamique de population (notamment dans la capacité de la population à tamponner les événements extrêmes), discuter des potentiels effets de l'hétérogénéité à l'échelle de nos populations serait trop spéculatif pour le moment. Vindenes et Langangen (2015) ont montré que des biais dans le taux de croissance de la population ainsi que dans de nombreux paramètres (temps de génération, variance démographique...) pouvaient émerger lorsque l'hétérogénéité est ignorée (des résultats similaires ont été trouvés par Vindenes et al. 2008). D'autres études s'attachant à quantifier les effets de l'hétérogénéité reportent généralement des changements dans le taux de croissance de la population et une augmentation de sa taille et de sa stabilité à l'équilibre (Bjørnstad et Hansen 1994; Fox et Kendall 2002; Fox 2005; Vindenes et al. 2008; Kendall et al. 2011; Stover et al. 2012; Acker et al. 2014; Noonburg et al. 2015).

4. Adaptation à la variabilité environnementale

Peu d'organismes vivent dans un environnement constant. Par conséquent, les organismes doivent en permanence répondre aux nouvelles conditions environnementales, ou s'éteindre. L'adaptation des organismes au changement

environnemental se fait en majorité par deux mécanismes : une différenciation génétique, i.e. un ajustement phénotypique au cours des générations résultant d'une sélection par l'environnement sur des traits héréditaires (et donc avec un changement du génotype), ou la plasticité phénotypique, changement phénotypique au sein même d'une génération induite par l'environnement mais sans changement du génotype. L'étude de ces deux modes d'adaptations des organismes reçoit un intérêt croissant, motivé en grande partie par la nécessité d'évaluer le potentiel de réponse évolutive au changement climatique (Réale et al. 2003; Berteaux et al. 2004; Chevin et al. 2010; Charmantier et Gienapp 2014; Blanckenhorn 2018). Lorsque la variabilité de l'environnement est trop élevée (i.e. non prédictible), et compromet donc une adaptation à un « type » d'environnement, une stratégie consiste à s'adapter au changement en lui-même (étalement du risque ou bet-hedging, voir Introduction partie 2.1.2). Cette stratégie permet de minimiser les coûts lors de conditions défavorables mais se fait au détriment de la valeur sélective générale. La sélection naturelle peut donc favoriser une réduction de la valeur sélective moyenne si celle-ci est associée à une décroissance de la variation environnementale (en minimisant les risques liés aux conditions extrêmes). Cette stratégie se distingue de la plasticité phénotypique car celle-ci sélectionne un phénotype optimal pour une gamme d'environnements donnés alors que la stratégie de bet-hedging sélectionne un phénotype qui ne sera ni optimal ni en échec dans tous types d'environnements.

4.1. Bet-hedging : labbes de McCormick vs labbes subantarctiques

L'étude du bet-hedging dans des populations naturelles n'est que très peu documentée car il s'agit d'un processus adaptatif opérant sur de longues échelles temporelles. Une alternative pour étudier le bet-hedging est de comparer différentes populations d'une même espèce mais vivant dans des milieux présentant différents degrés de variabilité environnementale (Frederiksen et al. 2005; Grosbois et al. 2006, 2009; Suryan et al. 2009; Nevoux et al. 2010). Nous comparons dans le Chapitre 5 deux populations d'espèces différentes mais phylogénétiquement très proches (avec de fréquents cas d'hybridation donnant systématiquement une descendance viable), présentant des besoins écologiques similaires et une stratégie d'histoire de vie longévive. Nous pensons donc ici nous affranchir presque entièrement d'un potentiel biais phylogénétique. Nous avons mis en évidence l'expression de différentes tactiques d'histoire de vie entre les deux populations vivant dans deux environnements à la variabilité contrastée.

La population de labbes de McCormick répond à la très forte variabilité des conditions environnementales en Antarctique et aux événements climatiques extrêmes par une stratégie de type bet-hedging. Cette stratégie se traduit par une survie adulte élevée et peu variable mais un succès reproducteur relativement faible et variable, en

comparaison de la population de labbes subantarctiques vivant dans un milieu moins variable et reposant sur une plus grande gamme de proies disponibles. Si l'on considère la présence de groupes d'hétérogénéité individuelle dans ces deux populations on observe un continuum d'efficacité de reproduction indépendamment de la population d'appartenance des individus (figure 47).

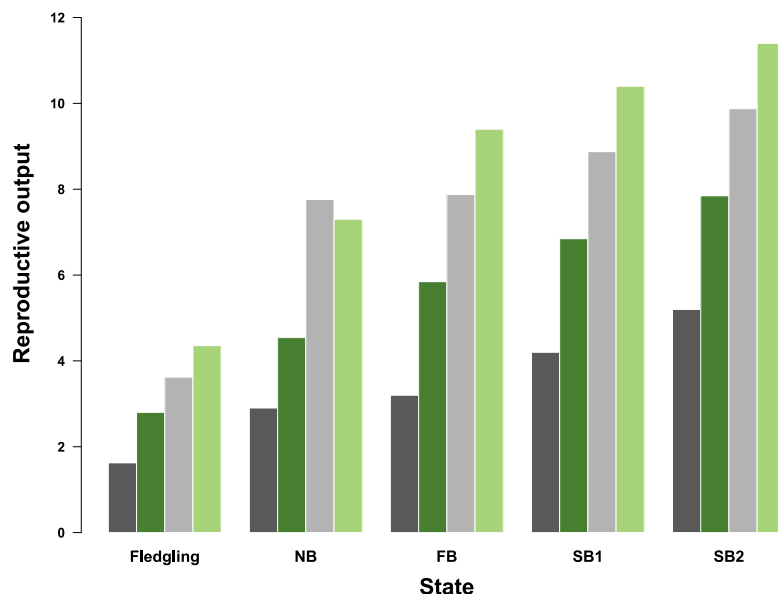


Figure 47. Taux d'efficacité de reproduction attendu pour un poussin (*Fledgling*) et un adulte dans chaque état (*NB* : non-reproducteur ; *FB* : en échec reproducteur ; *SB1* : succès reproducteur 1 poussin ; *SB2* : succès reproducteur 2 poussins) appartenant à la population de labbe de McCormick de Pointe Géologie, Antarctique, et de labbe subantarctique de l'île Mayes, Îles Kerguelen. Les différents groupes d'hétérogénéité latente dans chaque population sont représentés par des couleurs plus claires (groupes 1) et plus foncées (groupes 2).

4.2. Continuum des stratégies d'histoire de vie entre populations

Saether et al. (1996) divisent les espèces d'oiseaux selon trois catégories : les espèces à fort potentiel reproducteur (forte efficacité de reproduction mais survie faible), celles de type survivante (forte survie mais faible efficacité de reproduction) et celle avec une survie encore plus élevée mais dont l'efficacité de reproduction est variable, car impactée par les variations stochastiques des conditions environnementales. Par la suite différents travaux ont révélé l'existence d'un continuum « lent-rapide » des traits d'histoires de vie plus que des stratégies bien distinctes (Saether et Bakke 2000; Bennett et Owens 2002). A un extrême de ce continuum se trouvent les espèces caractérisées par un âge de première reproduction précoce, une large taille de ponte et une forte mortalité. A l'autre bout du continuum se trouvent des espèces produisant peu de jeunes (souvent un seul), un âge tardif de première reproduction et une survie adulte très élevée. De plus, de nombreuses études relèvent l'existence de variations de traits d'histoire de vie entre différentes populations d'une même espèce (Weimerskirch 2001; Johnson et al. 2010). L'addition de deux autres jeux de données concernant une population de labbes de

McCormick près de la base de Rothera (île Adélaïde, Antarctique ; 67°34'S, 68°08'O) ; population stable d'environ 15-25 couples reproducteurs) et une population de labbes subantarctiques sur l'île de Bird Island (Géorgie du Sud, île subantarctique, 54°00'S, 38°03'O ; population d'environ 450 couples reproducteurs ayant augmenté jusqu'au années 90 puis en déclin, et stable désormais), ainsi que la comparaison de leurs taux de survie et de reproduction (voir appendix 5 pour la méthodologie et la description des jeux de données) nous permet de renforcer l'idée de l'existence de ce même continuum de variation de traits d'histoire de vie entre populations d'une même espèce (voir figure 48). Le nombre d'années de suivi pour les labbes de Géorgie du Sud (depuis 2011) et la petite taille de la population suivie à Rothera (20-25 individus) limite la précision des estimations des paramètres vitaux, mais ces deux suivis sont toujours en cours et permettront d'affiner ces résultats dans quelques années.

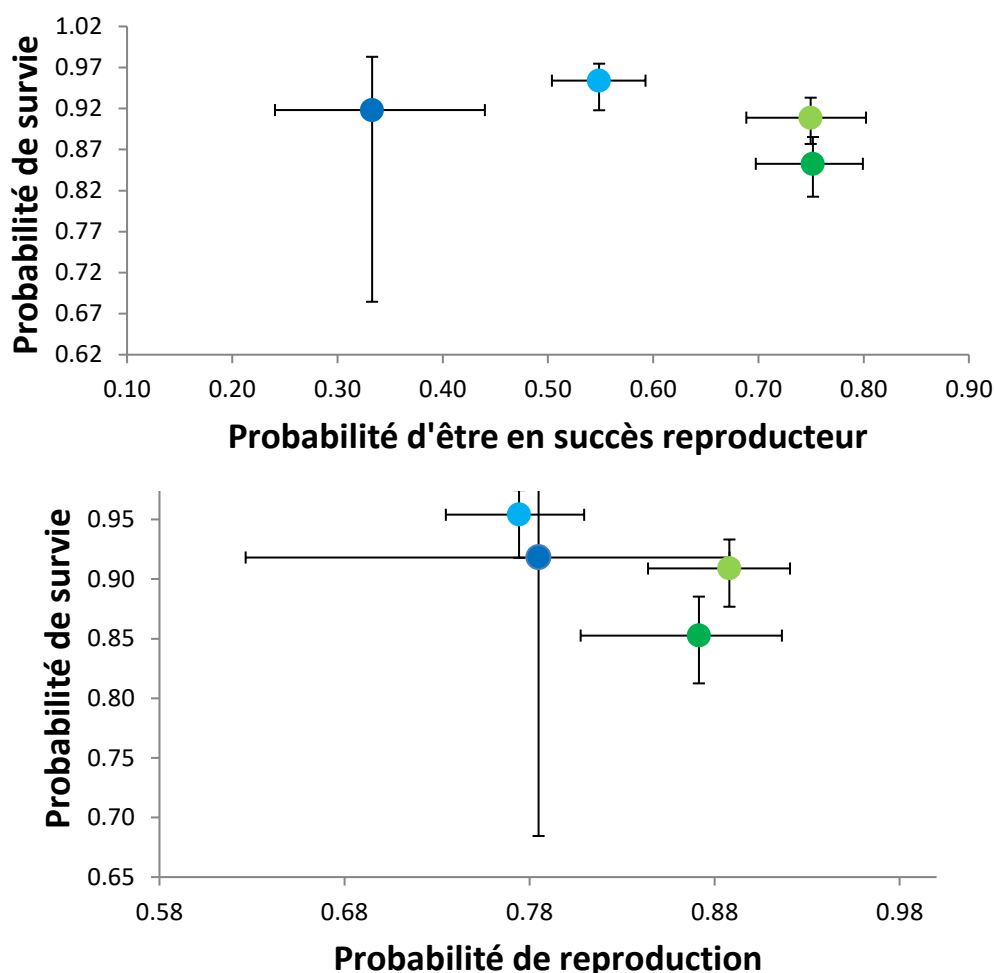


Figure 41. Probabilité de survie d'individus précédemment reproducteurs (1 ou 2 poussins) en fonction de leur probabilité de reproduction (en haut) et de leur probabilité d'être en succès reproducteur (en bas) pour les populations de labbes de McCormick de Pointe Géologie (bleu clair) et de Rothera (bleu foncé), et de labbes subantarctiques de l'île Mayes (vert clair) et de Géorgie (vert foncé). Ces estimateurs sont tirés des modèles sélectionnés (présentant la meilleure structure de probabilité de capture) selon leur AIC.

Les deux populations de labbes de McCormick présentent une survie plus forte et une reproduction plus faible que les populations de labbes subantarctiques. Ceci suggère donc une stratégie de bet-hedging plus développée chez les deux populations antarctique que chez les deux populations subantarctiques. Les facteurs environnementaux à l'origine de ces différences de stratégies pourraient liés aux types de proies disponibles. Les labbes de McCormick de Pointe Géologie et de Rothera se nourrissent sur peu de ressources (manchots Adélie à Pointe Géologie et poissons et/ou krill à Rothera) alors que les labbes subantarctiques de Mayes et de Géorgie ont à disposition plusieurs espèces de pétrels fouisseurs. De plus en Géorgie, les otaries (au travers des placentas disponibles lors de la naissance et de la mortalité des petits) représentent une ressource significative pour les labbes en début de saison de reproduction. En plus de cette diversité plus élevée, la stabilité des ressources est aussi plus grande à Mayes et en Géorgie. En Antarctique les proies sont fortement liées aux conditions de glaces de mer, qui peut différer énormément suivant les saisons et les années (Widmann et al. 2015; Thomas 2017). Il est aussi observé plus de conditions climatiques extrêmes en Antarctique (détachement de partie de continent/iceberg, absence de débâcle, débâcle précoce ou pendant l'hiver, pluie, blizzard) qu'en milieu subantarctique (éventuellement tempête).

Lorsque les composantes environnementales influençant la valeur sélective sont seulement en partie prédictible, il est attendu l'expression de traits résultant d'une combinaison entre plasticité phénotypique et stratégie de bet-hedging (Halkett et al. 2004; Wong et Ackerly 2005). Les traits facilement réversibles, comme les traits comportementaux sont ceux qui changeront le plus rapidement pour s'adapter continuellement à l'environnement. Ceux requérant une échelle temporelle d'évolution plus longue et étant plus difficilement réversibles, comme les traits morphologiques (Van Buskirk 2002; Relyea 2003; Hoverman et Relyea 2007), pourraient être moins sensibles à la variation temporelle. Le maintien d'une large gamme de techniques pour se nourrir chez les labbes subantarctiques et de McCormick pourrait ainsi constituer le résultat d'une adaptation à la variabilité de conditions environnementales rencontrées dans leur aire de distribution biogéographique (pendant la période de reproduction mais aussi sur leur site d'hivernage) ainsi qu'en réponse à la stochasticité environnementale.

Conclusion

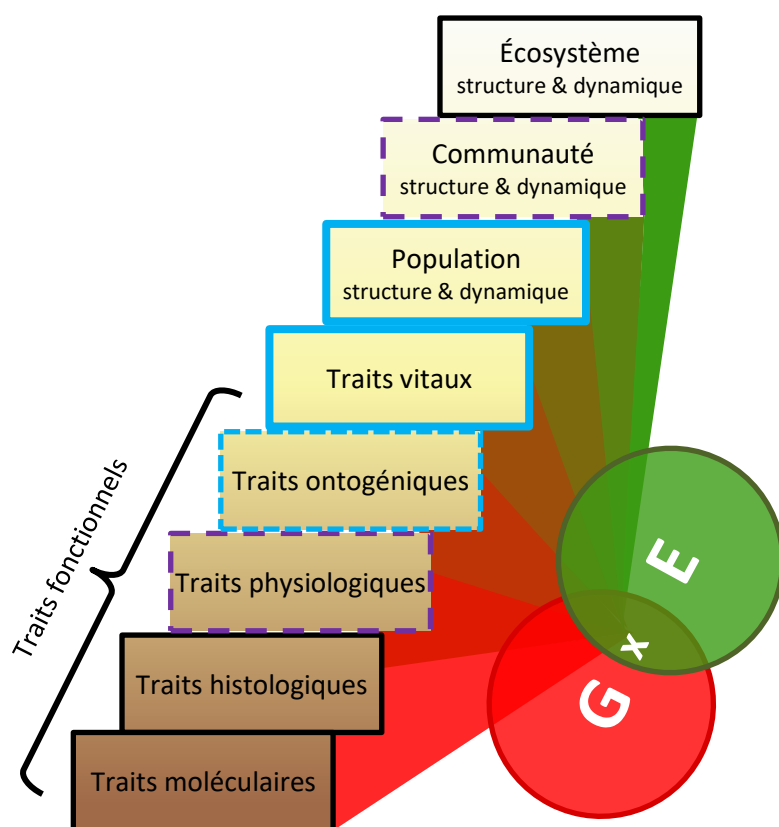
Dans cette thèse, nous avons exploré l'influence de différents facteurs, liés au climat, aux proies ou intrinsèques à la population chez deux espèces longévives de prédateurs marins supérieurs. La multiplicité des facteurs influents, ainsi que leurs interactions, sur une grande diversité de traits vitaux rend compte de la complexité des mécanismes pouvant structurer une population et façonner sa dynamique. Par exemple, l'utilisation seule de la glace de mer, non combinée avec des variables directement interprétables biologiquement pour les proies (manchots) aurait certainement fortement limité le degré de compréhension du système proie-prédateur à Pointe Géologie, et le potentiel de généralisation à d'autres systèmes. De plus, alors que l'intuition pourrait amener à penser que les interactions liées à l'abondance des proies seraient strictement positives, l'hétérogénéité individuelle semble jouer un rôle très important dans la réponse à l'échelle populationnelle.

Ce travail de thèse représente une avancée en soi sur la connaissance des labbes, pour lesquels peu d'études basées sur des jeux de données à long-terme sont pour l'instant disponibles (surtout dans l'hémisphère sud). Cette thèse représente ainsi la première utilisation des jeux de données complets de suivis individuels et populationnels de labbes à Kerguelen et à Pointe Géologie.

Selon Frederiksen et al. (2014) : « Il apparaît clair qu'une modélisation et des analyses démographiques minutieuses peuvent répondre à une large gamme de questions très pertinentes en écologie appliquée, de manière spécifique et générique » (*It should thus be clear that careful demographic analysis and modelling can answer a large range of highly relevant questions in applied ecology, both specific and generic*). La faible disponibilité de jeux de données de haute qualité est selon ces auteurs le principal facteur limitant la portée de ces méthodes de modélisation démographique, soulignant alors le potentiel des études comparatives entre espèces similaires. Par la diversité des mécanismes abordés et des approches utilisées, par l'effort de généralisation des résultats obtenus dans cette thèse et par l'accessibilité de ceux-ci (publications des données et des codes utilisés au travers d'articles scientifiques et de ce manuscrit), ce travail peut représenter une avancée constructive dans le domaine de l'écologie des populations. Comme souligné tout au long de cette thèse, l'échelle du vivant semble mieux représentée par un continuum que par des compartiments séparés. Les inférences issues de thèse n'ont pu être formulées qu'à la lumière de l'écologie et de la biologie évolutive, en liant la variabilité observée aux conditions biotiques et abiotiques actuelles, à différentes échelles d'études : individu, population, différentes populations d'une même espèce et entre espèces. En reprenant la figure de début (voir figure ci-dessous), cette thèse s'inscrit dans

les approches « Population », « Traits vitaux » et aborde les « Traits ontogéniques ».

De nombreuses hypothèses ont été abordées au cours des chapitres et de la discussion générale et peuvent former la base d'axes de recherches futures sur ces systèmes prédateurs-proies. De par la qualité et la couverture temporelle de ces jeux de données ainsi que l'existence de données complémentaires (physiologie, comportement, spatiale...) et sur les autres compartiments biologiques (notamment les proies), les possibilités de recherches futures sont extrêmement nombreuses. Ultimement, l'objectif serait donc pour ces systèmes de lier ce travail avec le compartiment de « Communauté » et d'approfondir les traits fonctionnels « ontogéniques » et « physiologiques ».



Niveaux d'approches pour l'étude du vivant (influence **G**énétique x **E**nvironnement). Les compartiments en bleu sont ceux abordés dans cette thèse et ceux en violet représentent les potentiels axes de recherche future. (figure adaptée de Salguero-Gomez et al. 2018)

Références

- Aars J, Ims RA (2002) Intrinsic and climatic determinants of population demography: the winter dynamics of tundra voles. *Ecology* 83:3449–3456
- Abadi F, Gimenez O, Jakober H, et al (2012) Estimating the strength of density dependence in the presence of observation errors using integrated population models. *Ecol Model* 242:1–9
- Acker P, Robert A, Bourget R, Colas B (2014) Heterogeneity of reproductive age increases the viability of semelparous populations. *Funct Ecol* 28:458–468
- Adams ES (2001) Approaches to the study of territory size and shape. *Annu Rev Ecol Syst* 32:277–303
- Adams NJ (1982) Subantarctic Skua prey remains as an aid for rapidly assessing the status of burrowing petrels at Prince Edward Island. *Mar Ornithol* 10:97–102
- Aikio P, Kojola I (2014) Reproductive rate and calf body mass in a north-boreal reindeer herd: effects of NAO and snow conditions. In: *Annales Zoologici Fennici*. JSTOR, pp 507–514
- Ainley DG, Clarke ED, Arrigo K, et al (2005) Decadal-scale changes in the climate and biota of the Pacific sector of the Southern Ocean, 1950s to the 1990s. *Antarct Sci* 17:171–182. doi: 10.1017/S0954102005002567
- Ainley DG, Ribic CA, Wood RC (1990) A Demographic Study of the South Polar Skua *Catharacta maccormicki* at Cape Crozier. *J Anim Ecol* 59:1. doi: 10.2307/5155
- Akaike H (1974) A new look at the statistical model identification. *Autom Control IEEE Trans On* 19:716–723
- Albon SD, Clutton-Brock TH, Guinness FE (1987) Early Development and Population Dynamics in Red Deer. II. Density-Independent Effects and Cohort Variation. *J Anim Ecol* 56:69. doi: 10.2307/4800
- Albon SD, Stien A, Irvine RJ, et al (2002) The role of parasites in the dynamics of a reindeer population. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 269:1625–1632
- Alerstam T, Hedenström A, Åkesson S (2003) Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos* 103:247–260
- Allee WC (1931) *Animal aggregations*
- Anderson ORJ, Phillips RA, Shore RF, et al (2009) Diet, individual specialisation and breeding of brown skuas (*Catharacta antarctica lonnbergi*): an investigation using stable isotopes. *Polar Biol* 32:27–33
- Andersson M (1976) Population ecology of the long-tailed skua (*Stercorarius longicaudus* Vieill.). *J Anim Ecol* 537–559
- Andersson M, Norberg R (1981) Evolution of reversed sexual size dimorphism and role partitioning among predatory birds, with a size scaling of flight performance. *Biol J Linn Soc* 15:105–130
- Andersson MB (1994) *Sexual selection*. Princeton University Press
- Andrewartha HC, Birch LC (1954) *The abundance and distribution of animals*. Chicago University Press Chicago
- Angerbjörn A, Tannerfeldt M, Erlinge S (1999) Predator–prey relationships: arctic foxes and lemmings. *J Anim Ecol* 68:34–49
- Araya-Ajoy YG, Bolstad GH, Brommer J, et al (2018) Demographic measures of an individual's “pace of life”: fecundity rate, lifespan, generation time, or a composite variable? *Behav Ecol Sociobiol* 72:75
- Arnason AN (1972) Parameter estimates from mark-recapture experiments on two populations subject to migration and death. *Res Popul Ecol* 13:97–113
- Arnason AN (1973) The estimation of population size, migration rates and survival in a stratified population. *Res Popul Ecol* 15:1–8
- Arnqvist G, Rowe L (2005) *Sexual conflict*. Princeton University Press Princeton NJ
- Ashmole NP (1963) The regulation of

- numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103:458–473
- Auger-Méthé M, Field C, Albertsen CM, et al (2016) State-space models' dirty little secrets: even simple linear Gaussian models can have estimation problems. *Sci Rep* 6:26677
- Bailey LD, van de Pol M (2016) Tackling extremes: challenges for ecological and evolutionary research on extreme climatic events. *J Anim Ecol* 85:85–96
- Baker SC, Barbraud C (2001) Foods of the south polar skua *Catharacta maccormicki* at Ardery Island, Windmill Islands, Antarctica. *Polar Biol* 24:59–61
- Ballerini T, Tavecchia G, Olmastroni S, et al (2009) Nonlinear effects of winter sea ice on the survival probabilities of Adélie penguins. *Oecologia* 161:253–265. doi: 10.1007/s00442-009-1387-9
- Barbraud C, Bertrand A, Bouchón M, et al (2017) Density dependence, prey accessibility and prey depletion by fisheries drive Peruvian seabird population dynamics. *Ecography*
- Barbraud C, Delord K (2006) Population census of blue petrels *Halobaena caerulea* at Mayes Island, Iles Kerguelen. *Antarct Sci* 18:199–204
- Barbraud C, Delord K, Weimerskirch H (2015) Extreme ecological response of a seabird community to unprecedented sea ice cover. *R Soc Open Sci* 2:140456–140456. doi: 10.1098/rsos.140456
- Barbraud C, Gavrilov M, Mizin Y, Weimerskirch H (2011a) Comparison of emperor penguin declines between Pointe Géologie and Haswell Island over the past 50 years. *Antarct Sci* 23:461–468. doi: 10.1017/S0954102011000356
- 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. *J Appl Ecol* 45:1460–1467
- Barbraud C, Rivalan P, Inchausti P, et al (2011b) Contrasted demographic responses facing future climate change in Southern Ocean seabirds: Seabird demography and climate change. *J Anim Ecol* 80:89–100. doi: 10.1111/j.1365-2656.2010.01752.x
- Barbraud C, Weimerskirch H (2001) Emperor penguins and climate change. *Nature* 411:183–186. doi: 10.1038/35075554
- Barbraud C, Weimerskirch H (2003) Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 270:2111–2116
- Barbraud C, Weimerskirch H (2005) Environmental conditions and breeding experience affect costs of reproduction in blue petrels. *Ecology* 86:682–692
- Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, et al (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471:51
- Barraquand F, Høye TT, Henden J-A, et al (2014) Demographic responses of a site-faithful and territorial predator to its fluctuating prey: long-tailed skuas and arctic lemmings. *J Anim Ecol* 83:375–387. doi: 10.1111/1365-2656.12140
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2014) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R Package Version 1:1–23
- Bearhop S, Phillips RA, Thompson DR, et al (2000) Variability in mercury concentrations of great skuas *Catharacta skua*: the influence of colony, diet and trophic status inferred from stable isotope signatures. *Mar Ecol Prog Ser* 195:261–268
- Beaumont HJ, Gallie J, Kost C, et al (2009) Experimental evolution of bet hedging. *Nature* 462:90
- Beauplet G, Barbraud C, Dabin W, et al (2006) Age-specific survival and reproductive performances in fur seals: evidence of senescence and individual quality. *Oikos* 112:430–441
- Bell G (1980) The costs of reproduction and their consequences. *Am Nat* 116:45–76
- Bellows TS (1981) The descriptive properties of some models for density dependence. *J Anim Ecol* 139–156
- Benincà E, Huisman J, Heerkloss R, et al

- (2008) Chaos in a long-term experiment with a plankton community. *Nature* 451:822
- Bennett PM, Owens IP (2002) Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems and extinction
- Benton TG, Plaistow SJ, Coulson TN (2006) Complex population dynamics and complex causation: devils, details and demography. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 273:1173–1181
- Berec L, Angulo E, Courchamp F (2007) Multiple Allee effects and population management. *Trends Ecol Evol* 22:185–191
- Berger KM, Conner MM (2008) Recolonizing wolves and mesopredator suppression of coyotes: impacts on pronghorn population dynamics. *Ecol Appl* 18:599–612
- Bergeron P, Baeta R, Pelletier F, et al (2011) Individual quality: tautology or biological reality? *J Anim Ecol* 80:361–364
- Berman M, Gaillard J-M, Weimerskirch H (2009) Contrasted patterns of age-specific reproduction in long-lived seabirds. *Proc R Soc B Biol Sci* 276:375–382. doi: 10.1098/rspb.2008.0925
- Berryman AA (2004) Limiting factors and population regulation. *Oikos* 105:667–670
- Berryman AA (1999) *Principles of Population Dynamics and Their Application*. Stanley Thornes
- Berryman AA, Lima Arce M, Hawkins BA (2002) Population regulation, emergent properties, and a requiem for density dependence. *Oikos* 99:600–606
- Berteaux D, Réale D, McAdam AG, Boutin S (2004) Keeping pace with fast climate change: can arctic life count on evolution? *Integr Comp Biol* 44:140–151
- Berven KA (1981) Mate choice in the wood frog, *Rana sylvatica*. *Evolution* 35:707–722
- Besbeas P, Freeman SN, Morgan BJ (2005) The potential of integrated population modelling. *Aust N Z J Stat* 47:35–48
- Biro PA, Abrahams MV, Post JR, Parkinson EA (2006) Behavioural trade-offs between growth and mortality explain evolution of submaximal growth rates. *J Anim Ecol* 75:1165–1171
- Bjørkvoll E, Lee AM, Grøtan V, et al (2016) Demographic buffering of life histories? Implications of the choice of measurement scale. *Ecology* 97:40–47
- Bjørnstad ON, Grenfell BT (2001) Noisy Clockwork: Time Series Analysis of Population Fluctuations in Animals. *Science* 293:638–643. doi: 10.1126/science.1062226
- Bjørnstad ON, Hansen TF (1994) Individual variation and population dynamics. *Oikos* 69:167–171
- Blanckenhorn WU (2018) Behavioral, plastic, and evolutionary responses to a changing world. *Insect Behav Mech Ecol Evol Consequences* 292
- Blévin P, Carravieri A, Jaeger A, et al (2013) Wide range of mercury contamination in chicks of Southern Ocean seabirds. *PLoS One* 8:e54508
- Boissy A (1995) Fear and fearfulness in animals. *Q Rev Biol* 70:165–191
- Bolnick DI, Amarasekare P, Araújo MS, et al (2011) Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol Evol* 26:183–192
- Bonardi A, Corlatti L, Bragalanti N, Pedrotti L (2016) The roles of weather and density dependence on population dynamics of Alpine-dwelling red deer. *Integr Zool*. doi: 10.1111/1749-4877.12237
- Bonduriansky R, Maklakov A, Zajitschek F, Brooks R (2008) Sexual selection, sexual conflict and the evolution of ageing and life span. *Funct Ecol* 22:443–453
- Bonner JT (1965) *Size and cycles: an essay on the structure of biology*. Princeton University Press
- Bouma MJ, van der Kaay HJ (1996) The El Niño Southern Oscillation and the historic malaria epidemics on the Indian subcontinent and Sri Lanka: an early warning system for future epidemics? *Trop Med Int Health* 1:86–96
- Boyd I, Wanless S, Camphuysen CJ (2006) Top predators in marine ecosystems: their role

- in monitoring and management. Cambridge University Press
- Bradley JS, Wooller RD, Skira IJ (2000) Intermittent breeding in the short-tailed shearwater *Puffinus tenuirostris*. *J Anim Ecol* 69:639–650
- Bradshaw CJ, Davis LS, Lalas C, Harcourt RG (2000) Geographic and temporal variation in the condition of pups of the New Zealand fur seal (*Arctocephalus forsteri*): evidence for density dependence and differences in the marine environment. *J Zool* 252:41–51
- Bretagnolle V, Mougeot F, Thibault J-C (2008) Density dependence in a recovering osprey population: demographic and behavioural processes. *J Anim Ecol* 77:998–1007. doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01418.x
- Brook BW, Sodhi NS, Bradshaw CJ (2008) Synergies among extinction drivers under global change. *Trends Ecol Evol* 23:453–460
- Brooke M de L (2004) The food consumption of the world's seabirds. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 271:S246–S248
- Brooke M de L, O'Connell TC, Wingate D, et al (2010) Potential for rat predation to cause decline of the globally threatened Henderson petrel *Pterodroma atrata*: evidence from the field, stable isotopes and population modelling. *Endanger Species Res* 11:47–59
- Brothers N, Duckworth AR, Safina C, Gilman EL (2010) Seabird bycatch in pelagic longline fisheries is grossly underestimated when using only haul data. *PLoS One* 5:e12491
- Brownie C, Hines JE, Nichols JD, et al (1993) Capture-recapture studies for multiple strata including non-Markovian transitions. *Biometrics* 1173–1187
- Buckland ST, Newman KB, Thomas L, Koesters NB (2004) State-space models for the dynamics of wild animal populations. *Ecol Model* 171:157–175
- Bulmer MG (1975) The statistical analysis of density dependence. *Biometrics* 901–911
- Bulmer MG (1985) Selection for iteroparity in a variable environment. *Am Nat* 126:63–71
- Burnham KP (1987) Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. American Fisheries Society
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer Science & Business Media
- Burton RW (1968) Breeding biology of the brown skua, *Catharacta skua* lonnbergi (Mathews), at Signy Island, South Orkney Islands. *Br Antarct Surv Bull* 15:
- Bustnes JO, Anker-Nilssen T, Erikstad KE, et al (2013) Changes in the Norwegian breeding population of European shag correlate with forage fish and climate. *Mar Ecol Prog Ser* 489:235–244
- Bustnes JO, Tveraa T, Varpe Ø, et al (2007) Reproductive performance and organochlorine pollutants in an Antarctic marine top predator: The south polar skua. *Environ Int* 33:911–918. doi: 10.1016/j.envint.2007.04.010
- Cai W, Borlace S, Lengaigne M, et al (2014) Increasing frequency of extreme El Niño events due to greenhouse warming. *Nat Clim Change* 4:111–116. doi: 10.1038/nclimate2100
- Calder C, Lavine M, Müller P, Clark JS (2003) Incorporating multiple sources of stochasticity into dynamic population models. *Ecology* 84:1395–1402
- Calder WA (1984) Size, function, and life history. Harv Univ Press 431
- Calow PP (2009) Encyclopedia of ecology and environmental management. John Wiley & Sons
- Calsbeek R, Sinervo B (2002) The ontogeny of territoriality during maturation. *Oecologia* 132:468–477. doi: 10.1007/s00442-002-0975-8
- Cam E, Aubry L (2011) Early development, recruitment and life history trajectory in long-lived birds. *J Ornithol* 152:187–201. doi: 10.1007/s10336-011-0707-0
- Cam E, Aubry LM, Authier M (2016) The conundrum of heterogeneities in life history studies. *Trends Ecol Evol* 31:872–886

- Cam E, Hines JE, Monnat J-Y, et al (1998) Are adult nonbreeders prudent parents? The kittiwake model. *Ecology* 79:2917–2930
- Cam E, Link WA, Cooch EG, et al (2002) Individual covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. *Am Nat* 159:96–105
- Capotondi A, Wittenberg AT, Newman M, et al (2015) Understanding ENSO diversity. *Bull Am Meteorol Soc* 96:921–938
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, et al (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59
- Carlos CJ (2016a) How many genera of Stercorariidae are there? *Rev Bras Ornitol-Braz J Ornithol* 24:191–195
- Carlos CJ (2016b) How many genera of Stercorariidae are there? *Rev Bras Ornitol-Braz J Ornithol* 24:191–195
- Carneiro APB, Manica A, Phillips RA (2016) Long-term changes in population size, distribution and productivity of skuas (*Stercorarius* spp.) at Signy Island, South Orkney Islands. *Polar Biol* 39:617–625. doi: 10.1007/s00300-015-1817-6
- Carneiro APB, Manica A, Phillips RA (2014) Foraging behaviour and habitat use by brown skuas *Stercorarius lonnbergi* breeding at South Georgia. *Mar Biol* 161:1755–1764
- Carneiro APB, Polito MJ, Sander M, Trivelpiece WZ (2010) Abundance and spatial distribution of sympatrically breeding *Catharacta* spp. (skuas) in Admiralty Bay, King George Island, Antarctica. *Polar Biol* 33:673–682. doi: 10.1007/s00300-009-0743-x
- Carravieri A, Cherel Y, Brault-Favrou M, et al (2017) From Antarctica to the subtropics: Contrasted geographical concentrations of selenium, mercury, and persistent organic pollutants in skua chicks (*Catharacta* spp.). *Environ Pollut* 228:464–473
- Carter M (1995) HANDBOOK OF AUSTRALIAN, NEW ZEALAND & ANTARCTIC BIRDS (HANZAB). VOLUME 1, PART A, RATITES TO PETRELS; PART B, PELICANS TO DUCKS; Marchant, S. & Higgins, PJ (Coordinators). *Mar Ornithol* 23:168–171
- Casado E, SUÁREZ-SEOANE S, Lamelin J, Ferrer M (2008) The regulation of brood reduction in Booted Eagles *Hieraaetus pennatus* through habitat heterogeneity. *Ibis* 150:788–798
- Caswell H (2006) Applications of Markov chains in demography. In: MAM2006: Markov Anniversary Meeting. Boson Books Raleigh, pp 319–334
- Caswell H (2001) Matrix population models. Wiley Online Library
- Caswell H (2009) Stage, age and individual stochasticity in demography. *Oikos* 118:1763–1782
- Catchpole EA, Freeman SN, Morgan BJ, Harris MP (1998) Integrated recovery/recapture data analysis. *Biometrics* 33–46
- Catry P, Adams N, Furness RW (1997) Partnerships and mechanisms of divorce in the great skua. *Anim Behav* 54:1475–1482
- Catry P, Phillips RA, Furness RW (1999) Evolution of reversed sexual size dimorphism in skuas and jaegers. *The Auk* 158–168
- Catry P, Ratcliffe N, Furness RW (1998) The influence of hatching date on different life-history stages of great skuas *Catharacta skua*. *J Avian Biol* 299–304
- Caughley G (1977) Analysis of vertebrate populations
- Caughley G (1966) Mortality patterns in mammals. *Ecology* 47:906–918
- Cazelles B, Chavez M, McMichael AJ, Hales S (2005) Nonstationary influence of El Nino on the synchronous dengue epidemics in Thailand. *PLoS Med* 2:e106
- Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, et al (2015) Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci Adv* 1:e1400253
- Cerfonteyn M, Ryan PG (2016) Have burrowing petrels recovered on Marion Island two decades after cats were eradicated? Evidence from sub-Antarctic skua prey remains. *Antarct Sci* 28:51–57

- Chambert T, Rotella JJ, Higgs MD, Garrott RA (2013) Individual heterogeneity in reproductive rates and cost of reproduction in a long-lived vertebrate. *Ecol Evol* 3:2047–2060
- Chantepie S, Teplitsky C, Pavard S, et al (2016) Age-related variation and temporal patterns in the survival of a long-lived scavenger. *Oikos* 125:167–178
- Charlesworth B (1980) Evolution in age-structured populations. Cambridge University Press Cambridge
- Charmantier A, Gienapp P (2014) Climate change and timing of avian breeding and migration: evolutionary versus plastic changes. *Evol Appl* 7:15–28
- Charnov EL (1993) Life history invariants: some explorations of symmetry in evolutionary ecology. Oxford University Press, USA
- Charnov EL, Ernest SM (2006) The offspring-size/clutch-size trade-off in mammals. *Am Nat* 167:578–582
- Charnov EL, Orians GH, Hyatt K (1976) Ecological implications of resource depression. *Am Nat* 110:247–259
- Cherel Y (2008) Isotopic niches of emperor and Adélie penguins in Adélie Land, Antarctica. *Mar Biol* 154:813–821. doi: 10.1007/s00227-008-0974-3
- Chevin L-M, Lande R, Mace GM (2010) Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS Biol* 8:e1000357
- Choquet R, Lebreton J-D, Gimenez O, et al (2009a) U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture–REcapture data. *Ecography* 32:1071–1074
- Choquet R, Rouan L, Pradel R (2009b) Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models. In: Thomson DL, Cooch EG, Conroy MJ (eds) Modeling Demographic Processes In Marked Populations. Springer US, Boston, MA, pp 845–865
- Clark JS, Bjørnstad ON (2004) Population time series: process variability, observation errors, missing values, lags, and hidden states. *Ecology* 85:3140–3150
- Clarke AS, Boinski S (1995) Temperament in nonhuman primates. *Am J Primatol* 37:103–125
- Clutton-Brock T, Sheldon BC (2010) Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends Ecol Evol* 25:562–573. doi: 10.1016/j.tree.2010.08.002
- Clutton-Brock TH (1984) Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *Am Nat* 123:212–229
- Clutton-Brock TH, Isvaran K (2007) Sex differences in ageing in natural populations of vertebrates. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 274:3097–3104
- Cole LC (1954) The population consequences of life history phenomena. *Q Rev Biol* 29:103–137
- Comiso JC, Parkinson CL, Gersten R, Stock L (2008) Accelerated decline in the Arctic sea ice cover. *Geophys Res Lett* 35:
- Connan M, Mayzaud P, Trouvé C, et al (2008) Interannual dietary changes and demographic consequences in breeding blue petrels from Kerguelen Islands. *Mar Ecol Prog Ser* 373:123–135
- Conner MM, White G (1999) Effects of individual heterogeneity in estimating the persistence of small populations. *Nat Resour Model* 12:109–127
- Cormack RM (1964) Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51:429–438
- Cornwallis CK, Birkhead TR (2007) Experimental evidence that female ornamentation increases the acquisition of sperm and signals fecundity. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 274:583–590
- Cottin M, Raymond B, Kato A, et al (2012) Foraging strategies of male Adélie penguins during their first incubation trip in relation to environmental conditions. *Mar Biol* 159:1843–1852. doi: 10.1007/s00227-012-1974-x

- Coulson JC (1968) Differences in the quality of birds nesting in the centre and on the edges of a colony. *Nature* 217:478–479
- Coulson T, Catchpole EA, Albon SD, et al (2001) Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science* 292:1528–1531
- Courchamp F, Berec L, Gascoigne J (2008) Allee effects in ecology and conservation. Oxford University Press
- Courchamp F, Clutton-Brock T, Grenfell B (1999) Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends Ecol Evol* 14:405–410
- Cox WA, Thompson III FR, Cox AS, Faaborg J (2014) Post-fledging survival in passerine birds and the value of post-fledging studies to conservation. *J Wildl Manag* 78:183–193
- Croxall JP, Reid K, Prince PA (1999) Diet, provisioning and productivity responses of marine predators to differences in availability of Antarctic krill. *Mar Ecol Prog Ser* 177:115–131
- Croxall JP, Trathan PN, Murphy EJ (2002) Environmental Change and Antarctic Seabird Populations. *Science* 297:1510–1514. doi: 10.1126/science.1071987
- Cubaynes S, Doherty PF, Schreiber EA, Gimenez O (2011) To breed or not to breed: a seabird's response to extreme climatic events. *Biol Lett* 7:303–306. doi: 10.1098/rsbl.2010.0778
- Cubaynes S, Doherty PF, Schreiber EA, Gimenez O (2010) To breed or not to breed: a seabird's response to extreme climatic events. *Biol Lett rsbl20100778*
- Cubaynes S, MacNulty DR, Stahler DR, et al (2014) Density-dependent intraspecific aggression regulates survival in northern Yellowstone wolves (*Canis lupus*). *J Anim Ecol* 83:1344–1356
- Curio E (1983) Why do young birds reproduce less well? *Ibis* 125:400–404
- Curry JA, Schramm JL, Ebert EE (1995) Sea ice-albedo climate feedback mechanism. *J Clim* 8:240–247
- Cury PM, Boyd IL, Bonhommeau S, et al (2011) Global Seabird Response to Forage Fish Depletion--One-Third for the Birds. *Science* 334:1703–1706. doi: 10.1126/science.1212928
- Cushing DH (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. In: *Advances in marine biology*. Elsevier, pp 249–293
- Cuthbert RJ, Louw H, Lurling J, et al (2013) Low burrow occupancy and breeding success of burrowing petrels at Gough Island: a consequence of mouse predation. *Bird Conserv Int* 23:113–124
- Dammhahn M, Almeling L (2012) Is risk taking during foraging a personality trait? A field test for cross-context consistency in boldness. *Anim Behav* 84:1131–1139
- Danchin É, Giraldeau L-A, Cézilly F (2005) *Écologie comportementale: cours et questions de réflexion*. Dunod
- Daunt F, Afanasyev V, Adam A, et al (2007) From cradle to early grave: juvenile mortality in European shags *Phalacrocorax aristotelis* results from inadequate development of foraging proficiency. *Biol Lett* 3:371–374. doi: 10.1098/rsbl.2007.0157
- Davies NB (1978) Territorial defence in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins. *Anim Behav* 26:138–147
- Davis LS, McCaffrey FT (1986) Survival analysis of eggs and chicks of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *The Auk* 379–388
- Dawson NM, Macleod CD, Smith M, Ratcliffe N (2011) Interactions with Great Skuas *Stercorarius skua* as a factor in the long-term decline of an Arctic Skua *Stercorarius parasiticus* population. *Ibis* 153:143–153
- de Grissac S, Bartumeus F, Cox SL, Weimerskirch H (2017) Early-life foraging: Behavioral responses of newly fledged albatrosses to environmental conditions. *Ecol Evol* 7:6766–6778. doi: 10.1002/ece3.3210
- de Valpine P, Hastings A (2002) Fitting population models incorporating process

- noise and observation error. *Ecol Monogr* 72:57–76
- Delean S, Brook BW, Bradshaw CJA (2013) Ecologically realistic estimates of maximum population growth using informed Bayesian priors. *Methods Ecol Evol* 4:34–44. doi: 10.1111/j.2041-210x.2012.00252.x
- Dell'Arte GL, Laaksonen T, Norrdahl K, Korpimäki E (2007) Variation in the diet composition of a generalist predator, the red fox, in relation to season and density of main prey. *Acta Oecologica* 31:276–281
- Delord K, Barbraud C, Bost CA, et al (2014) Atlas of top predators from French Southern Territories in the Southern Indian Ocean. CNRS
- Delord K, Cherel Y, Barbraud C, et al (2018) High variability in migration and wintering strategies of brown skuas (*Catharacta antarctica lonnbergi*) in the Indian Ocean. *Polar Biol* 41:59–70
- Den Boer PJ (1990) Density limits and survival of local populations in 64 carabid species with different powers of dispersal. *J Evol Biol* 3:19–48
- Den Boer PJ (1968) Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheor* 18:165–194
- Den Boer PJ, Reddingius J (1989) On the stabilization of animal numbers. Problems of testing. *Oecologia* 79:143–149
- Dennis B (2002) Allee effects in stochastic populations. *Oikos* 96:389–401
- Dennis B, Ponciano JM, Lele SR, et al (2006) Estimating density dependence, process noise, and observation error. *Ecol Monogr* 76:323–341
- Dennis B, Taper ML (1994) Density Dependence in Time Series Observations of Natural Populations: Estimation and Testing. *Ecol Monogr* 64:205–224. doi: 10.2307/2937041
- Des Roches S, Post DM, Turley NE, et al (2018) The ecological importance of intraspecific variation. *Nat Ecol Evol* 2:57
- Descamps S, Boutin S, Berteaux D, Gaillard J-M (2008) Age-specific variation in survival, reproductive success and offspring quality in red squirrels: evidence of senescence. *Oikos* 117:1406–1416
- Devictor V, Van Swaay C, Brereton T, et al (2012) Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nat Clim Change* 2:121
- Dhondt AA, Kempenaers B, Adriaensen F (1992) Density-dependent clutch size caused by habitat heterogeneity. *J Anim Ecol* 64:643–648
- Dilley BJ, Schramm M, Ryan PG (2017) Modest increases in densities of burrow-nesting petrels following the removal of cats (*Felis catus*) from Marion Island. *Polar Biol* 40:625–637
- Dingemanse NJ, Dochtermann NA (2013) Quantifying individual variation in behaviour: mixed-effect modelling approaches. *J Anim Ecol* 82:39–54
- Dingle H (2014) Migration: The biology of life on the move. Oxf Univ Press Oxf U K 326
- Drake JM (2005) Population effects of increased climate variation. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 272:1823–1827
- Ducklow HW, Baker K, Martinson DG, et al (2007) Marine pelagic ecosystems: the west Antarctic Peninsula. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 362:67–94
- Dugatkin LA (2013) Principles of animal behavior: Third international student edition. WW Norton & Company
- Durant JM, Hjermann DØ, Ottersen G, Stenseth NC (2007) Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Clim Res* 33:271–283
- Duriez O, Ens BJ, Choquet R, et al (2012) Comparing the seasonal survival of resident and migratory oystercatchers: carry-over effects of habitat quality and weather conditions. *Oikos* 121:862–873
- Easterling DR, Meehl GA, Parmesan C, et al (2000) Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *science* 289:2068–2074
- Eberhardt LL (1970) Correlation, regression,

- and density dependence. *Ecology* 51:306–310
- Eberhardt LL, Breiwick JM, Demaster DP (2008) Analyzing population growth curves. *Oikos* 117:1240–1246
- Eckmann J-P, Ruelle D (1985) Ergodic theory of chaos and strange attractors. In: *The Theory of Chaotic Attractors*. Springer, pp 273–312
- Eicken H (1992) The role of sea ice in structuring Antarctic ecosystems. In: *Weddell Sea Ecology*. Springer, pp 3–13
- Eklund CR (1961) Distribution and Life History Studies of the South-Polar Skua. *Bird-Band* 32:187. doi: 10.2307/4510894
- Emlen JM (1970) Age specificity and ecological theory. *Ecology* 51:588–601
- Emmerson L, Southwell C (2008) Sea ice cover and its influence on Adélie penguin reproductive performance. *Ecology* 89:2096–2102
- Emmerson L, Southwell C (2011) Adélie penguin survival: age structure, temporal variability and environmental influences. *Oecologia* 167:951–965. doi: 10.1007/s00442-011-2044-7
- Erikstad K, Reiertsen T, Barrett R, et al (2013) Seabird-fish interactions: the fall and rise of a common guillemot *Uria aalge* population. *Mar Ecol Prog Ser* 475:267–276. doi: 10.3354/meps10084
- Erikstad KE, Fauchald P, Tveraa T, Steen H (1998) On the cost of reproduction in long-lived birds: the influence of environmental variability. *Ecology* 79:1781–1788
- Estes JA, Peterson CH, Steneck RS, et al (2010) Some Effects of Apex Predators in Higher-Latitude Coastal Oceans. *Trophic Cascades Predat Prey Chang Dyn Nat* 37–53
- Fay R (2017) De l’envol à la première reproduction: aspects écologiques et évolutifs des traits d’histoire de vie de jeunes oiseaux marins longévifs. Thesis, Université de La Rochelle
- Fay R, Weimerskirch H, Delord K, Barbraud C (2015) Population density and climate shape early-life survival and recruitment in a long-lived pelagic seabird. *J Anim Ecol* 84:1423–1433. doi: 10.1111/1365-2656.12390
- Fernandez C, Azkona P, Donazar JA (1998) Density-dependent effects on productivity in the Griffon Vulture *Gyps fulvus*: the role of interference and habitat heterogeneity. *Ibis* 140:64–69
- Ferrer M, Donazar JA (1996) Density-dependent fecundity by habitat heterogeneity in an increasing population of Spanish imperial eagles. *Ecology* 77:69–74
- Ferreras P, Beltrán JF, Aldama JJ, Delibes M (1997) Spatial organization and land tenure system of the endangered Iberian lynx (*Lynx pardinus*). *J Zool* 243:163–189
- Fienberg SE (1972) The multiple recapture census for closed populations and incomplete 2k contingency tables. *Biometrika* 59:591–603
- Finch CE Longevity, senescence, and the genome. 1990. Univ Chic Press Chic
- Fisher RA (1930) The genetical theory of natural selection, 272 pp. Oxford: Clarendon Press
- Flores H, Atkinson A, Kawaguchi S, et al (2012a) Impact of climate change on Antarctic krill. *Mar Ecol Prog Ser* 458:1–19. doi: 10.3354/meps09831
- Flores H, van Franeker JA, Siegel V, et al (2012b) The Association of Antarctic Krill *Euphausia superba* with the Under-Ice Habitat. *PLoS ONE* 7:e31775. doi: 10.1371/journal.pone.0031775
- Foley P (1994) Predicting Extinction Times from Environmental Stochasticity and Carrying Capacity. *Conserv Biol* 8:124–137. doi: 10.1046/j.1523-1739.1994.08010124.x
- Forcada J, Trathan PN (2009) Penguin responses to climate change in the Southern Ocean. *Glob Change Biol* 15:1618–1630. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01909.x
- Forchhammer MC, Clutton-Brock TH, Lindström J, Albon SD (2001) Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate: *Cohort*

- variations in Soay ewes*. *J Anim Ecol* 70:721–729. doi: 10.1046/j.0021-8790.2001.00532.x
- Forslund P, Pärt T (1995) Age and reproduction in birds—hypotheses and tests. *Trends Ecol Evol* 10:374–378
- Fortin M, Bost C-A, Maes P, Barbraud C (2013) The demography and ecology of the European shag *Phalacrocorax aristotelis* in Mor Braz, France. *Aquat Living Resour* 26:179–185
- Fowler CW (1981) Density dependence as related to life history strategy. *Ecology* 62:602–610
- Fox DR, Ridsdill-Smith J (1995) Tests for density dependence revisited. *Oecologia* 103:435–443
- Fox GA (2005) Extinction risk of heterogeneous populations. *Ecology* 86:1191–1198
- Fox GA, Kendall BE (2002) Demographic stochasticity and the variance reduction effect. *Ecology* 83:1928–1934
- Fox GA, Kendall BE, Fitzpatrick JW, Woolfenden GE (2006) Consequences of heterogeneity in survival probability in a population of Florida scrub-jays. *J Anim Ecol* 75:921–927
- Franch-Gras L, García-Roger EM, Serra M, Carmona MJ (2017) Adaptation in response to environmental unpredictability. *Proc R Soc B* 284:20170427
- Fraser MW (1984) Foods of subantarctic skuas on Inaccessible Island. *Ostrich* 55:192–195
- Fraser WR, Trivelpiece WZ (1996) Factors Controlling the Distribution of Seabirds: Winter-Summer Heterogeneity in the Distribution of Adélie Penguin Populations. In: Ross RM, Hofmann EE, Quetin LB (eds) *Foundations for Ecological Research West of the Antarctic Peninsula*. American Geophysical Union, pp 257–272
- Freckleton RP, Watkinson AR, Green RE, Sutherland WJ (2006) Census error and the detection of density dependence: Census error and density dependence. *J Anim Ecol* 75:837–851. doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01121.x
- Frederiksen M, Edwards M, Mavor R, Wanless S (2007) Regional and annual variation in black-legged kittiwake breeding productivity is related to sea surface temperature. *Mar Ecol Prog Ser* 350:137–143. doi: 10.3354/meps07126
- 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. *J Anim Ecol* 75:1259–1268
- Frederiksen M, Harris MP, Wanless S (2005) Inter-population variation in demographic parameters: a neglected subject? *Oikos* 111:209–214
- Frederiksen M, Lebreton J-D, Pradel R, et al (2014) REVIEW: Identifying links between vital rates and environment: a toolbox for the applied ecologist. *J Appl Ecol* 51:71–81. doi: 10.1111/1365-2664.12172
- Frenot Y, Chown SL, Whinam J, et al (2005) Biological invasions in the Antarctic: extent, impacts and implications. *Biol Rev* 80:45–72
- Frenot Y, Gloaguen JC, Massé L, Lebouvier M (2001) Human activities, ecosystem disturbance and plant invasions in subantarctic Crozet, Kerguelen and Amsterdam Islands. *Biol Conserv* 101:33–50
- Fretwell SD (1972) *Populations in a seasonal environment*. Princeton University Press
- Fromentin J-M, Myers RA, Bjørnstad ON, et al (2001) Effects of density-dependent and stochastic processes on the regulation of cod populations. *Ecology* 82:567–579
- Fujiwara M, Takada T (2017) Environmental Stochasticity. In: eLS. American Cancer Society, pp 1–8
- Furness AI, Lee K, Reznick DN (2015) Adaptation in a variable environment: Phenotypic plasticity and bet-hedging during egg diapause and hatching in an annual killifish. *Evolution* 69:1461–1475
- Furness R (1978) Movements and mortality rates of Great Skuas ringed in Scotland. *Bird Study* 25:229–238
- Furness RW (1983) Variations in size and

- growth of Great Skua *Catharacta skua* chicks in relation to adult age, hatching date, egg volume, brood size and hatching sequence. *J Zool* 199:101–116
- Furness RW (2007) Responses of seabirds to depletion of food fish stocks. *J Ornithol* 148:247–252. doi: 10.1007/s10336-007-0152-2
- Furness RW (1987) The Skuas. Calton: T. & A. D. Poyser.
- Furness RW (2015) Density dependence in seabirds: Great Skuas *Stercorarius skua* start to breed at a younger age when conditions are better. *Ringing Migr* 30:43–50. doi: 10.1080/03078698.2015.1059631
- Furness RW, Camphuysen K (1997) Seabirds as monitors of the marine environment. *IceS J Mar Sci* 54:726–737
- Furness RW, Tasker ML (2000) Seabird-fishery interactions: quantifying the sensitivity of seabirds to reductions in sandeel abundance, and identification of key areas for sensitive seabirds in the North Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 202:253–264
- Gadgil M, Bossert WH (1970) Life historical consequences of natural selection. *Am Nat* 104:1–24
- Gaillard J-M, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG (1998) Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends Ecol Evol* 13:58–63
- Gaillard J-M, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG, et al (2000) Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annu Rev Ecol Syst* 367–393
- Gaillard JM, Lemaître JF, Berger V, et al (2016) Axes of variation in life histories. *Encycl Evol Biol Elsevier* 312–23
- Gaillard J-M, Pontier D, Allaine D, et al (1989) An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos* 59–76
- Gaillard J-M, Viallefont A, Loison A, Festa-Bianchet M (2004) Assessing senescence patterns in populations of large mammals. *Anim Biodivers Conserv* 27:47–58
- Gaillard J-M, Yoccoz NG (2003) Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology* 84:3294–3306
- Gaillard J-M, Yoccoz NG, Lebreton J-D, et al (2005) Generation time: a reliable metric to measure life-history variation among mammalian populations. *Am Nat* 166:119–123
- Garrott RA, Bruggeman JE, Becker MS, et al (2007) Evaluating prey switching in wolf–ungulate systems. *Ecol Appl* 17:1588–1597
- Gaston KJ, Lawton JH (1987) A test of statistical techniques for detecting density dependence in sequential censuses of animal populations. *Oecologia* 74:404–410
- Gause GF (1934) Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science* 79:16–17
- Gelman A, Rubin DB (1992) Inference from Iterative Simulation Using Multiple Sequences. *Stat Sci* 7:457–472. doi: 10.1214/ss/1177011136
- Genevois F, Buffard E (1994) Sites de nidification et caractéristiques des terriers chez deux espèces de pétrels sympatriques aux Iles Kerguelen: le pétrel bleu *Halobaena caerulea* et le prion de Belcher *Pachyptila belcheri*. *Alauda* 62:123–134
- Gilg O, Sittler B, Hanski I (2009) Climate change and cyclic predator–prey population dynamics in the high Arctic. *Glob Change Biol* 15:2634–2652. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01927.x
- Gilg O, Sittler B, Sabard B, et al (2006) Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. *Oikos* 113:193–216
- Gill JA, Norris K, Potts PM, et al (2001) The buffer effect and large-scale population regulation in migratory birds. *Nature* 412:436
- Gillespie JH (1977) Natural selection for variances in offspring numbers: a new evolutionary principle. *Am Nat* 111:1010–1014
- Gilpin M, Soulé G (1986) Minimum viable populations: Processes of extinction.

- Conserv Biol Sci Scarcity Divers Sinauer Assoc Sunderland MA
- Jimenez O, Cam E, Gaillard J-M (2017) Individual heterogeneity and capture-recapture models: what, why and how? *Oikos*
- Godfray HCJ (1987) The evolution of clutch size in parasitic wasps. *Am Nat* 129:221–233
- Gosling SD (2001) From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychol Bull* 127:45
- Gould WR, Nichols JD (1998) Estimation of Temporal Variability of Survival in Animal Populations. *Ecology* 79:2531. doi: 10.2307/176841
- Goutte A, Bustamante P, Barbraud C, et al (2014a) Demographic responses to mercury exposure in two closely related Antarctic top predators. *Ecology* 95:1075–1086
- Goutte A, Charrassin J, Cherel Y, et al (2014b) Importance of ice algal production for top predators: new insights using sea-ice biomarkers. *Mar Ecol Prog Ser* 513:269–275. doi: 10.3354/meps10971
- Goutte A, Meillère A, Barbraud C, et al (2018) Demographic, endocrine and behavioral responses to mirex in the South polar skua. *Sci Total Environ* 631:317–325
- Gradinger RR, Bluhm BA (2004) In-situ observations on the distribution and behavior of amphipods and Arctic cod (*Boreogadus saida*) under the sea ice of the High Arctic Canada Basin. *Polar Biol* 27:595–603
- Graham MH (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84:2809–2815
- Grange S, Barnier F, Duncan P, et al (2015) Demography of plains zebras (*Equus quagga*) under heavy predation. *Popul Ecol* 57:201–214. doi: 10.1007/s10144-014-0469-7
- Graunt J (1662) Natural and Political Observations Mentioned in a Following Index, and Made Upon the Bills of Mortality. Lond John Martyn James Allestry
- Gremer JR, Venable DL (2014) Bet hedging in desert winter annual plants: optimal germination strategies in a variable environment. *Ecol Lett* 17:380–387
- Grosbois V, Harris MP, Anker-Nilssen T, et al (2009) Modeling survival at multi-population scales using mark–recapture data. *Ecology* 90:2922–2932
- Grosbois V, HENRY P-Y, Blondel J, et al (2006) Climate impacts on Mediterranean blue tit survival: an investigation across seasons and spatial scales. *Glob Change Biol* 12:2235–2249
- Gross MR (1996) Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends Ecol Evol* 11:92–98
- Grøtan V, Sæther B-E, Engen S, et al (2009) Spatial and temporal variation in the relative contribution of density dependence, climate variation and migration to fluctuations in the size of great tit populations. *J Anim Ecol* 78:447–459
- Grünkorn T, Potiek A, Looft V, et al (2014) Territory quality affects the relative importance of habitat heterogeneity and interference competition in a long-lived territorial songbird. *J Avian Biol* 45:15–21
- Guilyardi E (2006) El Niño–mean state–seasonal cycle interactions in a multi-model ensemble. *Clim Dyn* 26:329–348
- Guinet C, Roux JP, Bonnet M, Mison V (1998) Effect of body size, body mass, and body condition on reproduction of female South African fur seals (*Arctocephalus pusillus*) in Namibia. *Can J Zool* 76:1418–1424
- Gustafsson L, Sutherland WJ (1988) The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature* 335:813–815
- Gutschick VP, BassiriRad H (2003) Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants: toward a unified definition and evaluation of their consequences. *New Phytol* 160:21–42
- Hagelin JC, Miller GD (1997) Nest-Site Selection in South Polar Skuas: Balancing Nest Safety and Access to Resources. *The Auk* 114:638–645. doi: 10.2307/4089283
- Hahn S, Peter H-U (2003) Feeding

- territoriality and the reproductive consequences in brown skuas *Catharacta antarctica lonnbergi*. *Polar Biol* 26:552–559. doi: 10.1007/s00300-003-0522-z
- Hahn S, Reinhardt K, Ritz MS, et al (2007) Oceanographic and climatic factors differentially affect reproduction performance of Antarctic skuas. *Mar Ecol Prog Ser* 334:287–297
- Haldane JBS (1941) New paths in genetics. *New Paths Genet*
- Halkett F, Harrington R, Hullé M, et al (2004) Dynamics of production of sexual forms in aphids: theoretical and experimental evidence for adaptive “coin-flipping” plasticity. *Am Nat* 163:E112–E125
- Hallett TB, Coulson T, Pilkington JG, et al (2004) Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather. *Nature* 430:71
- Halpern BS, Selkoe KA, Micheli F, Kappel CV (2007) Evaluating and ranking the vulnerability of global marine ecosystems to anthropogenic threats. *Conserv Biol* 21:1301–1315
- Halsband-Lenk C, Carlotti F, Greve W (2004) Life-history strategies of calanoid congeners under two different climate regimes: a comparison. *ICES J Mar Sci* 61:709–720
- Hämäläinen A, Immonen E, Tarka M, Schuett W (2018) Evolution of sex-specific pace-of-life syndromes: causes and consequences. *Behav Ecol Sociobiol* 72:50
- Hamann J, Cooke F (1987) Age effects on clutch size and laying dates of individual female lesser snow geese *Anser caerulescens*. *Ibis* 129:527–532
- Hamel S, Côté SD, Gaillard J-M, Festa-Bianchet M (2009) Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better. *J Anim Ecol* 78:143–151
- Hamel S, Gaillard J-M, Douhard M, et al (2018) Quantifying individual heterogeneity and its influence on life-history trajectories: different methods for different questions and contexts. *Oikos* 127:687–704
- Hamel S, Gaillard J-M, Yoccoz NG, et al (2010) Fitness costs of reproduction depend on life speed: empirical evidence from mammalian populations. *Ecol Lett* 13:915–935
- Hamer KC, Furness R t, Caldow RWG (1991) The effects of changes in food availability on the breeding ecology of great skuas *Catharacta skua* in Shetland. *J Zool* 223:175–188
- Hamilton WD (1966) The moulding of senescence by natural selection. *J Theor Biol* 12:12–45
- Harley CD, Randall Hughes A, Hultgren KM, et al (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecol Lett* 9:228–241
- Harrison XA, Blount JD, Inger R, et al (2011) Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals: Carry-over effects in animal populations. *J Anim Ecol* 80:4–18. doi: 10.1111/j.1365-2656.2010.01740.x
- Hartemink N, Caswell H (2018) Variance in animal longevity: contributions of heterogeneity and stochasticity. *Popul Ecol* 1–11
- Harvey PH, Zammuto RM (1985) Patterns of mortality and age at first reproduction in natural populations of mammals. *Nature* 315:319
- Hastings A (2004) Transients: the key to long-term ecological understanding? *Trends Ecol Evol* 19:39–45
- Haugen TO, Winfield IJ, Vøllestad LA, et al (2007) Density dependence and density independence in the demography and dispersal of pike over four decades. *Ecol Monogr* 77:483–502
- Heldmaier G (1989) Seasonal acclimatization of energy requirements in mammals: functional significance of body weight control, hypothermia, torpor and hibernation. *Energy Transform Cells Org* 130–139
- Hemmings AD (1989) Communally breeding skuas: breeding success of pairs, trios and groups of *Catharacta lonnbergi* on the Chatham Islands, New Zealand. *J Zool* 218:393–405
- Hemmings AD (1984) Aspects of the breeding

- biology of McCormick's skua *Catharacta maccormicki* at Signy Island, South Orkney Islands. *Br Antarct Surv Bull* 65:65–79
- Hénaux V, Bregnballe T, Lebreton J-D (2007) Dispersal and recruitment during population growth in a colonial bird, the great cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis*. *J Avian Biol* 38:44–57
- Henle K, Sarre S, Wiegand K (2004) The role of density regulation in extinction processes and population viability analysis. *Biodivers Conserv* 13:9–52
- Hepp GR, Kennamer RA (2012) Warm is better: incubation temperature influences apparent survival and recruitment of wood ducks (*Aix sponsa*). *PLoS One* 7:e47777
- Herrando-Pérez S, Delean S, Brook BW, Bradshaw CJ (2012) Density dependence: an ecological Tower of Babel. *Oecologia* 170:585–603
- Hipfner JM (2008) Matches and mismatches: ocean climate, prey phenology and breeding success in a zooplanktivorous seabird. *Mar Ecol Prog Ser* 368:295–304
- Hixon MA, Johnson DW (2009) Density Dependence and Independence. In: John Wiley & Sons, Ltd (ed) *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK
- Hixon MA, Pacala SW, Sandin SA (2002) Population regulation: historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems. *Ecology* 83:1490–1508
- Hofer H, East ML (2008) Siblicide in Serengeti spotted hyenas: a long-term study of maternal input and cub survival. *Behav Ecol Sociobiol* 62:341–351. doi: 10.1007/s00265-007-0421-3
- Hoffmann AA, Sgrò CM (2011) Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* 470:479
- Holveck M-J, Riebel K (2009) Low-quality females prefer low-quality males when choosing a mate. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* rspb20091222
- Horswill C, Matthiopoulos J, Green JA, et al (2014) Survival in macaroni penguins and the relative importance of different drivers: individual traits, predation pressure and environmental variability. *J Anim Ecol* 83:1057–1067. doi: 10.1111/1365-2656.12229
- Hougaard P (1984) Life table methods for heterogeneous populations: distributions describing the heterogeneity. *Biometrika* 71:75–83
- Hoverman JT, Relyea RA (2007) How flexible is phenotypic plasticity? Developmental windows for trait induction and reversal. *Ecology* 88:693–705
- Hunt J, Bussiere LF, Jennions MD, Brooks R (2004) What is genetic quality? *Trends Ecol Evol* 19:329–333
- Hunter I, Croxall JP, Prince PA (1982) The distribution and abundance of burrowing seabirds (*Procellariiformes*) at Bird Island, South Georgia: Introduction and methods. *BAS Bull* 56:49–67
- Ihle M, Kempenaers B, Forstmeier W (2015) Fitness benefits of mate choice for compatibility in a socially monogamous species. *PLoS Biol* 13:e1002248
- IPCC (2014) Climate change 2014: synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)], IPCC, Geneva, Switzerland
- Jaeger A, Lebarbenchon C, Bourret V, et al (2018) Avian cholera outbreaks threaten seabird species on Amsterdam Island. *PLoS One* 13:e0197291
- Jenouvrier S, Aubry LM, Barbraud C, et al (2018) Interacting effects of unobserved heterogeneity and individual stochasticity in the life history of the southern fulmar. *J Anim Ecol* 87:212–222
- Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H (2003) Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. *J Anim Ecol* 72:576–587
- Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H (2005) Long-term contrasted responses to climate of two antarctic seabird species. *Ecology* 86:2889–2903

- Jenouvrier S, Caswell H, Barbraud C, et al (2009) Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an emperor penguin population. *Proc Natl Acad Sci pnas*. 0806638106
- Jenouvrier S, Holland M, Stroeve J, et al (2012) Effects of climate change on an emperor penguin population: analysis of coupled demographic and climate models. *Glob Change Biol* 18:2756–2770. doi: 10.1111/j.1365-2486.2012.02744.x
- Jenouvrier S, Holland M, Stroeve J, et al (2014) Projected continent-wide declines of the emperor penguin under climate change. *Nat Clim Change* 4:715–718. doi: 10.1038/nclimate2280
- Jenouvrier S, Péron C, Weimerskirch H (2015) Extreme climate events and individual heterogeneity shape life-history traits and population dynamics. *Ecol Monogr* 85:605–624
- Jensen H, Svorkmo-Lundberg T, Ringsby TH, Sæther B-E (2006) Environmental Influence and Cohort Effects in a Sexual Ornament in the House Sparrow, *Passer domesticus*. *Oikos* 114:212–224
- Johnson DH, Burnham KP, Nichols JD (1986) The role of heterogeneity in animal population dynamics
- Johnson HE, Mills LS, Stephenson TR, Wehausen JD (2010) Population-specific vital rate contributions influence management of an endangered ungulate. *Ecol Appl* 20:1753–1765
- Johnston SE, Gratten J, Berenos C, et al (2013) Life history trade-offs at a single locus maintain sexually selected genetic variation. *Nature* 502:93
- Johnston SL, Grune T, Bell LM, et al (2006) Having it all: historical energy intakes do not generate the anticipated trade-offs in fecundity. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 273:1369–1374
- Jolly GM (1965) Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52:225–247
- Jones OR, Gaillard J-M, Tuljapurkar S, et al (2008) Senescence rates are determined by ranking on the fast-slow life-history continuum. *Ecol Lett* 11:664–673
- Jones OR, Scheuerlein A, Salguero-Gómez R, et al (2014) Diversity of ageing across the tree of life. *Nature* 505:169
- Jouventin P, Guillotin M (1979) Socio-écologie du skua Antarctique à Pointe Géologie
- Julien JR, Gauthier G, Morrison RIG, Bêty J (2013) Survival Rate of the Long-Tailed Jaeger at Alert, Ellesmere Island, Nunavut. *The Condor* 115:543–550
- Jungwirth A, Josi D, Walker J, Taborsky M (2015) Benefits of coloniality: communal defence saves anti-predator effort in cooperative breeders. *Funct Ecol* 29:1218–1224
- Kass N, Montalti D, Hospitaleche CA (2018) Comparison of the skull of Brown Skua (*Catharacta antarctica lonnbergi*) and South Polar Skua (*Catharacta maccormicki*): differentiation source identification and discriminant analysis. *Polar Biol* 41:1049–1053
- Katzner TE, Ivy JAR, Bragin EA, et al (2011) Conservation implications of inaccurate estimation of cryptic population size. *Anim Conserv* 14:328–332
- Kendall BE, Fox GA, Fujiwara M, Nogueira TM (2011) Demographic heterogeneity, cohort selection, and population growth. *Ecology* 92:1985–1993
- Kent A, Hawkins SJ, Doncaster CP (2003) Population consequences of mutual attraction between settling and adult barnacles. *J Anim Ecol* 72:941–952
- Kim S-Y, Torres R, Rodriguez C, Drummond H (2007) Effects of breeding success, mate fidelity and senescence on breeding dispersal of male and female blue-footed boobies. *J Anim Ecol* 76:471–479
- Kirkwood TB (1977) Evolution of ageing. *Nature* 270:301
- Knappe J (2008) Estimability of density dependence in models of time series data. *Ecology* 89:2994–3000

- Knape J, de Valpine P (2012) Are patterns of density dependence in the Global Population Dynamics Database driven by uncertainty about population abundance? *Ecol Lett* 15:17–23
- Kokko H, Harris MP, Wanless S (2004) Competition for breeding sites and site-dependent population regulation in a highly colonial seabird, the common guillemot *Uria aalge*. *J Anim Ecol* 73:367–376
- Kokko H, Sutherland WJ (1998) Optimal floating and queuing strategies: consequences for density dependence and habitat loss. *Am Nat* 152:354–366
- Kovacs KM, Lydersen C, Overland JE, Moore SE (2011) Impacts of changing sea-ice conditions on Arctic marine mammals. *Mar Biodivers* 41:181–194. doi: 10.1007/s12526-010-0061-0
- Kramer AM, Dennis B, Liebhold AM, Drake JM (2009) The evidence for Allee effects. *Popul Ecol* 51:341
- Krebs CJ (1972) The experimental analysis of distribution and abundance. *Ecol N Y* Harper Row
- Krietsch J, Esefeld J, Braun C, et al (2016) Long-term dataset reveals declines in breeding success and high fluctuations in the number of breeding pairs in two skua species breeding on King George Island. *Polar Biol* 39:573–582. doi: 10.1007/s00300-015-1808-7
- Kuussaari M, Bommarco R, Heikkinen RK, et al (2009) Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends Ecol Evol* 24:564–571
- Lack D (1947) The significance of clutch-size. *Ibis* 89:302–352
- Lack D (1968) Bird migration and natural selection. *Oikos* 1–9
- Lack D (1954) The natural regulation of animal numbers. The Clarendon Press; Oxford
- Lack DL (1966) Population studies of birds. Clarendon P.
- Lande R, Engen S, Saether B-E, et al (2002) Estimating density dependence from population time series using demographic theory and life-history data. *Am Nat* 159:321–337
- Lande R, Engen S, Saether B-E (2003) Stochastic population dynamics in ecology and conservation. Oxford University Press on Demand
- Lavers JL, Wilcox C, Donlan CJ (2010) Bird demographic responses to predator removal programs. *Biol Invasions* 12:3839–3859
- Le Guen C, Kato A, Raymond B, et al. (in press) Reproductive performance and foraging behaviour share a common sea-ice concentration optimum in Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Glob. Change Biol.*
- Le Morvan P, Mougin JL, Prévost J (1967) Ecologie du skua antarctique (*Stercorarius skua Maccormicki*) dans l'Archipel de Pointe Géologie (Terre Adélie). Expéditions Polaires Françaises. Paris
- Lebreton J-D (2009) Assessing Density-Dependence: Where Are We Left? In: Modeling Demographic Processes in Marked Populations. Springer, pp 19–32
- Lebreton J-D, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol Monogr* 62:67–118
- Lebreton J-D, Gimenez O (2013) Detecting and estimating density dependence in wildlife populations. *J Wildl Manag* 77:12–23
- Lebreton JD, Pradel R (2002) Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *J Appl Stat* 29:353–369
- Lee T, McPhaden MJ (2010) Increasing intensity of El Niño in the central-equatorial Pacific. *Geophys Res Lett* 37:
- Lenormand T, Roze D, Rousset F (2009) Stochasticity in evolution. *Trends Ecol Evol* 24:157–165
- Lescroël A, Ballard G, Grémillet D, et al (2014) Antarctic climate change: extreme events disrupt plastic phenotypic response in Adélie penguins. *PloS One* 9:e85291

- 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. *J Anim Ecol* 78:798–806. doi: 10.1111/j.1365-2656.2009.01542.x
- Leslie PH (1945) On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 183–212
- Levins R (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Am Entomol* 15:237–240
- Levins R (1968) Evolution in changing environments: some theoretical explorations. Princeton University Press
- Lewis EG (1942) On the generation and growth of a population. In: *Mathematical Demography*. Springer, pp 221–225
- Lewis S, Sherratt TN, Hamer KC, Wanless S (2001) Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature* 412:816–819. doi: 10.1038/35090566
- Lewison R, Oro D, Godley BJ, et al (2012) Research priorities for seabirds: improving conservation and management in the 21st century. *Endanger Species Res* 17:93–121
- Lewontin RC (1965) Selection for colonizing ability. In: *The Genetics of Colonizing Species: Proceedings of the First International Union of Biological Sciences Symposia on General Biol.* Academic Press, pp 77–94
- Lidicker WZ (2010) The Allee effect: its history and future importance. *Open Ecol J* 3:71–82
- Lincoln FC (1930) Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns
- Lindström J (1999) Early development and fitness in birds and mammals. *Trends Ecol Evol* 14:343–348
- Lindström J, Kokko H (2002) Cohort effects and population dynamics. *Ecol Lett* 5:338–344
- Loeb V, Siegel V, Holm-Hansen O, et al (1997) Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature* 387:897–900
- Løkkeborg S (2011) Best practices to mitigate seabird bycatch in longline, trawl and gillnet fisheries—efficiency and practical applicability. *Mar Ecol Prog Ser* 435:285–303
- Lomnicki A (1978) Individual differences between animals and the natural regulation of their numbers. *J Anim Ecol* 461–475
- Lotka AJ (1926) Elements of physical biology. *Sci Prog Twent Century* 1919-1933 21:341–343
- Lüdecke D (2018) Sjstats: statistical functions for regression models (Version 0.16.0). doi: 10.5281/zenodo.1284472 (URL: <http://doi.org/10.5281/zenodo.1284472>), <URL: <https://CRAN.R-project.org/package=sjstats>>.
- Madsen T, Shine R (1999) The adjustment of reproductive threshold to prey abundance in a capital breeder. *J Anim Ecol* 68:571–580
- Maher CR, Lott DF (1995) Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Anim Behav* 49:1581–1597
- Maher CR, Lott DF (2000) A review of ecological determinants of territoriality within vertebrate species. *Am Midl Nat* 143:1–29
- Malthus T (1798) An essay on the principle of population (J. Johnson, London)
- Malzof SL, Quintana RD (2008) Diet of the south polar skua *Catharacta maccormicki* and the brown skua *C. antarctica lonnbergi* at Cierva Point, Antarctic Peninsula. *Polar Biol* 31:827–835. doi: 10.1007/s00300-008-0421-4
- Manton KG, Stallard E, Vaupel JW (1981) Methods for comparing the mortality experience of heterogeneous populations. *Demography* 18:389–410
- Marone L, Olmedo M, Valdés DY, et al (2017) Diet switching of seed-eating birds wintering in grazed habitats of the central Monte Desert, Argentina. *The Condor* 119:673–682

- Martín CA, Alonso JC, Alonso JA, et al (2007) Sex-biased juvenile survival in a bird with extreme size dimorphism, the great bustard *Otis tarda*. *J Avian Biol* 38:335–346
- Martin K (1995) Patterns and mechanisms for age-dependent reproduction and survival in birds. *Am Zool* 35:340–348
- MATLAB version 9.4.0.813654 and Symbolic Math Toolbox 8.1 (2018) The MathWorks, Inc., Natick, Massachusetts, United States
- May R (1999) Unanswered questions in ecology. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 354:1951–1959
- May RM (1973) Stability in randomly fluctuating versus deterministic environments. *Am Nat* 107:621–650
- May RM (1975) Biological populations obeying difference equations: Stable points, stable cycles, and chaos. *J Theor Biol* 51:511–524. doi: 10.1016/0022-5193(75)90078-8
- Mayr E (1982) The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance. Harvard University Press
- McCleery RH, Perrins CM, Sheldon BC, Charmantier A (2008) Age-specific reproduction in a long-lived species: the combined effects of senescence and individual quality. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 275:963–970
- McDonald DB (1989a) Cooperation under sexual selection: age-graded changes in a lekking bird. *Am Nat* 134:709–730
- McDonald DB (1989b) Correlates of male mating success in a lekking bird with male-male cooperation. *Anim Behav* 37:1007–1022
- McDonald JL, Franco M, Townley S, et al (2017) Divergent demographic strategies of plants in variable environments. *Nat Ecol Evol* 1:0029. doi: 10.1038/s41559-016-0029
- McDonald JL, Stott I, Townley S, Hodgson DJ (2016) Transients drive the demographic dynamics of plant populations in variable environments. *J Ecol* 104:306–314
- Mcintyre CL, Schmidt JH (2012) Ecological and environmental correlates of territory occupancy and breeding performance of migratory Golden Eagles *Aquila chrysaetos* in interior Alaska. *Ibis* 154:124–135
- McLaughlin JF, Hellmann JJ, Boggs CL, Ehrlich PR (2002) Climate change hastens population extinctions. *Proc Natl Acad Sci* 99:6070–6074
- McMahon CR, Burton HR (2005) Climate change and seal survival: evidence for environmentally mediated changes in elephant seal, *Mirounga leonina*, pup survival. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 272:923–928
- McNamara JM, Houston AI (1996) State-dependent life histories. *Nature* 380:215
- McNamara JM, Houston AI, Barta Z, et al (2009) Deterioration, death and the evolution of reproductive restraint in late life. *Proc R Soc B Biol Sci* 276:4061–4066. doi: 10.1098/rspb.2009.0959
- McPeck MA, Rodenhouse NL, Holmes RT, Sherry TW (2001) A general model of site-dependent population regulation: population-level regulation without individual-level interactions. *Oikos* 94:417–424
- McQuillan MA, Rice AM (2015) Differential effects of climate and species interactions on range limits at a hybrid zone: potential direct and indirect impacts of climate change. *Ecol Evol* 5:5120–5137
- Medawar PB (1952) An unsolved problem of biology. College
- Meltofte H, Høye TT (2007) Reproductive response to fluctuating lemming density and climate of the Long-tailed Skua *Stercorarius longicaudus* at Zackenberg, Northeast Greenland, 1996–2006. *Dan Orn Foren Tidsskr* 101:109–119
- Melvin EF, Parrish JK (2001) Seabird bycatch. Trends Roadblocks Solut Univ Alsk Sea Grant Fairbanks Alsk
- Metcalf CJE, Pavard S (2007) Why evolutionary biologists should be demographers. *Trends Ecol Evol* 22:205–212
- Metcalf NB, Monaghan P (2001) Compensation for a bad start: grow now,

- pay later? *Trends Ecol Evol* 16:254–260
- Metz JA, Diekmann O (1986) The dynamics of physiologically structured populations. Springer
- Micol T, Jouventin P (2001b) Long-term population trends in seven Antarctic seabirds at Pointe Géologie (Terre Adélie). *Polar Biol* 24:175–185. doi: 10.1007/s003000000193
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Isl Wash DC
- Millon A, Petty SJ, Lambin X (2010) Pulsed resources affect the timing of first breeding and lifetime reproductive success of tawny owls. *J Anim Ecol* 79:426–435
- Moczek AP, Emlen DJ (2000) Male horn dimorphism in the scarab beetle, *Onthophagus taurus*: do alternative reproductive tactics favour alternative phenotypes? *Anim Behav* 59:459–466
- Monaghan P (2008) Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 363:1635–1645. doi: 10.1098/rstb.2007.0011
- Moncorps S, Chapuis J-L, Haubrex D, Bretagnolle V (1998) Diet of the brown skua *Catharacta skua lönnbergi* on the Kerguelen archipelago: comparisons between techniques and between islands. *Polar Biol* 19:9–16
- Montevecchi WA, Myers RA (1995) Prey harvests of seabirds reflect pelagic fish and squid abundance on multiple spatial and temporal scales. *Mar Ecol Prog Ser* 1–9
- Morris WF, Doak DF (2002) Quantitative conservation biology. Sinauer Sunderland Mass USA
- Morris WF, Doak DF (2004) Buffering of life histories against environmental stochasticity: accounting for a spurious correlation between the variabilities of vital rates and their contributions to fitness. *Am Nat* 163:579–590
- Mougeot F, Bretagnolle V (2000a) Predation risk and moonlight avoidance in nocturnal seabirds. *J Avian Biol* 31:376–386
- Mougeot F, Bretagnolle V (2000b) Predation as a cost of sexual communication in nocturnal seabirds: an experimental approach using acoustic signals. *Anim Behav* 60:647–656
- Mougeot F, Genevois F, Bretagnolle V (1998) Predation on burrowing petrels by the brown skua (*Catharacta skua lönnbergi*) at Mayes Island, Kerguelen. *J Zool* 244:429–438
- Murdoch WW (1994) Population regulation in theory and practice. *Ecology* 75:271–287
- Murdoch WW, Walde SJ (1989) Analysis of insect population dynamics. *More Exact Ecol* Blackwell Oxf 113–140
- Murphy GI (1968) Pattern in life history and the environment. *Am Nat* 102:391–403
- Nager RG (2006) The challenges of making eggs. *Ardea* 94:323–346
- Naimi B (2015) usdm: Uncertainty analysis for species distribution models, R package version 1.1-12
- Nakagawa S, Johnson PC, Schielzeth H (2017) The coefficient of determination R^2 and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded. *J R Soc Interface* 14:20170213
- NERC Centre for Population Biology, Imperial College (2010) The Global Population Dynamics Database
- Neubert MG, Caswell H (2000) Density-dependent vital rates and their population dynamic consequences. *J Math Biol* 41:103–121
- Nevoux M, Barbraud C (2006) Relationships between sea ice concentration, sea surface temperature and demographic traits of thin-billed prions. *Polar Biol* 29:445–453
- Nevoux M, Forcada J, Barbraud C, et al (2010) Bet-hedging response to environmental variability, an intraspecific comparison. *Ecology* 91:2416–2427
- Nevoux M, Weimerskirch H, Barbraud C (2007) Environmental variation and experience-related differences in the demography of the long-lived black-browed

- albatross. *J Anim Ecol* 76:159–167. doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01191.x
- Newton I (1979) Population ecology of raptors. A&C Black
- Newton I (1998) Population limitation in birds. Acad. Press, London
- Newton I (2006) Can conditions experienced during migration limit the population levels of birds? *J Ornithol* 147:146–166. doi: 10.1007/s10336-006-0058-4
- Newton I (1989) Lifetime reproduction in birds. Academic Press
- Nicholson AJ (1933) The balance of animal populations. *J Anim Ecol* 2:131–178
- Niel C, Lebreton J-D (2005) Using Demographic Invariants to Detect Overharvested Bird Populations from Incomplete Data. *Conserv Biol* 19:826–835. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00310.x
- Nijhout HF, Emlen DJ (1998) Competition among body parts in the development and evolution of insect morphology. *Proc Natl Acad Sci* 95:3685–3689
- Noonburg EG, Chen A, Shima JS, Swearer SE (2015) Demographic heterogeneity and the dynamics of open populations. *Ecology* 96:1159–1165
- Norman FI, Ward SJ (1990) Foods of the south polar skua at Hop Island, Rauer group, East Antarctica. *Polar Biol* 10:489–493
- Norris DR (2005) Carry-over effects and habitat quality in migratory populations. *Oikos* 109:178–186
- Norris R. D, Marra PP (2007) Seasonal interactions, habitat quality, and population dynamics in migratory birds. *The Condor* 109:535. doi: 10.1650/8350.1
- Nussey DH, Coulson T, Festa-Bianchet M, Gaillard J-M (2008) Measuring senescence in wild animal populations: towards a longitudinal approach. *Funct Ecol* 22:393–406. doi: 10.1111/j.1365-2435.2008.01408.x
- Nussey DH, Kruuk LE, Donald A, et al (2006) The rate of senescence in maternal performance increases with early-life fecundity in red deer. *Ecol Lett* 9:1342–1350
- Nussey DH, Kruuk LE, Morris A, et al (2009) Inter-and intrasexual variation in aging patterns across reproductive traits in a wild red deer population. *Am Nat* 174:342–357
- Öberg M, Arlt D, Pärt T, et al (2015) Rainfall during parental care reduces reproductive and survival components of fitness in a passerine bird. *Ecol Evol* 5:345–356
- Ollason JC, Dunnet GM (1978) Age, experience and other factors affecting the breeding success of the Fulmar, *Fulmarus glacialis*, in Orkney. *J Anim Ecol* 961–976
- Olsen KM, Larsson H (1997) Skuas and Jaegers: A Guide to the Skuas and Jaegers of the World. Pica Press
- Orlowsky B, Seneviratne SI (2012) Global changes in extreme events: regional and seasonal dimension. *Clim Change* 110:669–696. doi: 10.1007/s10584-011-0122-9
- Oro D (2014) Seabirds and climate: knowledge, pitfalls, and opportunities. *Front Ecol Evol* 2:79
- Oro D (2008) Living in a ghetto within a local population: an empirical example of an ideal despotic distribution. *Ecology* 89:838–846
- Oro D, Hernández N, Jover L, Genovart M (2014) From recruitment to senescence: food shapes the age-dependent pattern of breeding performance in a long-lived bird. *Ecology* 95:446–457
- Oro D, Torres R, Rodríguez C, Drummond H (2010) Climatic influence on demographic parameters of a tropical seabird varies with age and sex. *Ecology* 91:1205–1214
- Orzack SH, Tuljapurkar S (1989) Population dynamics in variable environments. VII. The demography and evolution of iteroparity. *Am Nat* 133:901–923
- Pacoureau N, Authier M, Delord K, Barbraud C (2018) Population response of an apex Antarctic consumer to its prey and climate fluctuations. *Oecologia* 1–13
- Pardo D, Barbraud C, Authier M, Weimerskirch H (2013) Evidence for an age-

- dependent influence of environmental variations on a long-lived seabird's life-history traits. *Ecology* 94:208–220
- Pardo D, Jenouvrier S, Weimerskirch H, Barbraud C (2017) Effect of extreme sea surface temperature events on the demography of an age-structured albatross population. *Phil Trans R Soc B* 372:20160143
- Parkinson CL, Cavalieri DJ (2012) Antarctic sea ice variability and trends, 1979–2010
- Parmelee DF (1988) The hybrid skua: a southern ocean enigma. *Wilson Bull* 100:345–356
- Parmelee DF, Pietz PJ (1987) Philopatry, mate and nest-site fidelity in the brown skuas of Anvers Island, Antarctica. *The Condor* 89:916–919
- Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 37:637–669
- Pascual M, Rodó X, Ellner SP, et al (2000) Cholera dynamics and El Niño-southern oscillation. *Science* 289:1766–1769
- Pasinelli G, Schaub M, Häfliger G, et al (2011) Impact of density and environmental factors on population fluctuations in a migratory passerine: Population fluctuations in shrikes. *J Anim Ecol* 80:225–234. doi: 10.1111/j.1365-2656.2010.01754.x
- Payo-Payo A, Genovart M, Bertolero A, et al (2016) Consecutive cohort effects driven by density-dependence and climate influence early-life survival in a long-lived bird. *Proc R Soc B* 283:20153042
- Pearl R, Reed LJ (1920) On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation. *Proc Natl Acad Sci* 6:275–288
- Pelletier F, Garant D, Hendry AP (2009) Eco-evolutionary dynamics. *The Royal Society*
- Penteriani V, Balbontin J, Ferrer M (2003) Simultaneous effects of age and territory quality on fecundity in Bonelli's Eagle *Hieraaetus fasciatus*. *Ibis* 145:
- Penteriani V, Ferrer M, Delgado MM (2011) Floater strategies and dynamics in birds, and their importance in conservation biology: towards an understanding of nonbreeders in avian populations: Conservation biology needs floaters. *Anim Conserv* 14:233–241. doi: 10.1111/j.1469-1795.2010.00433.x
- Péron G, Crochet P-A, Choquet R, et al (2010) Capture–recapture models with heterogeneity to study survival senescence in the wild. *Oikos* 119:524–532
- Perrings C, Folke C, Holling CS, Jansson B-O (1997) Biodiversity loss: economic and ecological issues. Cambridge University Press
- Perry AL, Low PJ, Ellis JR, Reynolds JD (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. *science* 308:1912–1915
- Peter H-U, Kaiser M, Gebauer A (1990) Ecological and morphological investigations on south polar skuas (*Catharacta maccormicki*) and brown skuas (*Catharacta skua lonnbergi*) on Fildes Peninsula, King George Island, South Shetland Islands. *Zool Jb Syst Jena* 117:201–218
- Petersen CGJ (1896) The yearly immigration of young plaice in the Limfjord from the German sea. *Rept Dan Biol Sta* 6:1–48
- Pettorelli N, Weladji RB, Holand Ø, et al (2005) The relative role of winter and spring conditions: linking climate and landscape-scale plant phenology to alpine reindeer body mass. *Biol Lett* 1:24–26
- Pezzo F, Olmastroni S, Corsolini S, Focardi S (2001) Factors affecting the breeding success of the south polar skua *Catharacta maccormicki* at Edmonson Point, Victoria Land, Antarctica. *Polar Biol* 24:389–393. doi: 10.1007/s0030000000213
- Pfister CA (1998) Patterns of variance in stage-structured populations: evolutionary predictions and ecological implications. *Proc Natl Acad Sci* 95:213–218
- Phillips RA, Caldow RWG, Furness RW (1996) The influence of food availability on the breeding effort and reproductive success of Arctic Skuas *Stercorarius parasiticus*. *Ibis* 138:410–419

- Phillips RA, Dawson DA, Ross DJ (2002) Mating patterns and reversed size dimorphism in Southern skuas (*Stercorarius skua lonnbergi*). *The Auk* 119:858–863
- Phillips RA, Phalan B, Forster IP (2004) Diet and long-term changes in population size and productivity of brown skuas *Catharacta antarctica lonnbergi* at Bird Island, South Georgia. *Polar Biol* 27:. doi: 10.1007/s00300-004-0633-1
- Pianka ER (1970) On r-and K-selection. *Am Nat* 104:592–597
- Pianka ER, Parker WS (1975) Age-specific reproductive tactics. *Am Nat* 109:453–464
- Pietz PJ (1987) Feeding and Nesting Ecology of Sympatric South Polar and Brown Skuas. *The Auk* 104:617–627
- Pietz PJ, Parmelee DF (1994) Survival, site and mate fidelity in south polar skuas *Catharacta maccormicki* at Anvers Island, Antarctica. *Ibis* 136:32–38
- Pilastro A, Griggio M, Matessi G (2003) Male rock sparrows adjust their breeding strategy according to female ornamentation: parental or mating investment? *Anim Behav* 66:265–271
- Pitman RL, Durban JW (2012) Cooperative hunting behavior, prey selectivity and prey handling by pack ice killer whales (*Orcinus orca*), type B, in Antarctic Peninsula waters. *Mar Mammal Sci* 28:16–36
- Plard F, Bonenfant C, Delorme D, Gaillard JM (2012) Modeling reproductive trajectories of roe deer females: Fixed or dynamic heterogeneity? *Theor Popul Biol* 82:317–328
- Pledger S, Pollock KH, Norris JL (2003) Open Capture-Recapture Models with Heterogeneity: I. Cormack-Jolly-Seber Model. *Biometrics* 59:786–794
- Plummer M (2016) rjags: Bayesian Graphical Models using MCMC. R package version 4-5. <https://CRAN.R-project.org/package=rjags>
- Plummer M (2015) JAGS Version 4.0. 0 user manual
- Pollard E, Lakhani KH, Rothery P (1987) The detection of density-dependence from a series of annual censuses. *Ecology* 68:2046–2055
- Pollock KH, Hines JE, Nichols JD (1985) Goodness-of-fit tests for open capture-recapture models. *Biometrics* 399–410
- Porter JM, Sealy SG (1982) Dynamics of seabird multispecies feeding flocks: age-related feeding behaviour. *Behaviour* 81:91–109
- Poveda G, Alvarez DM, Rueda OA (2011) Hydro-climatic variability over the Andes of Colombia associated with ENSO: a review of climatic processes and their impact on one of the Earth's most important biodiversity hotspots. *Clim Dyn* 36:2233–2249
- Pradel R (2005) Multievent: an extension of multistate capture–recapture models to uncertain states. *Biometrics* 61:442–447
- Pradel R, Wintrebert CM, Gimenez O (2003) A proposal for a goodness-of-fit test to the Arnason-Schwarz multisite capture-recapture model. *Biometrics* 59:43–53
- Preston BT, Jalme MS, Hingrat Y, et al (2011) Sexually extravagant males age more rapidly. *Ecol Lett* 14:1017–1024
- Prévost J (1963) Densités de peuplement et biomasses des vertébrés terrestres de l'archipel de pointe géologie, Terre Adélie
- Procter DL (1975) The problem of chick loss in the South Polar Skua *Catharacta maccormicki*. *Ibis* 117:452–459
- Promislow DE (1992) Costs of sexual selection in natural populations of mammals. *Proc R Soc Lond B* 247:203–210
- Pryor ME (1968) The Avifauna of Haswell Island, Antarctica. In: Jr OLA (ed) *Antarctic Bird Studies*. American Geophysical Union, pp 57–82
- Pyle P, Sydeman WJ, Hester M (2001) Effects of age, breeding experience, mate fidelity and site fidelity on breeding performance in a declining population of Cassin's auklets. *J Anim Ecol* 70:1088–1097
- Quillfeldt P, Cherel Y, Delord K, Weimerkirch H (2015) Cool, cold or colder? Spatial segregation of prions and blue petrels is

- explained by differences in preferred sea surface temperatures. *Biol Lett* 11:20141090
- R Core Team (2015) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ratcliffe N (1993) The age-specific breeding performance of Great Skuas *Catharacta skua* on Shetland. Ph. D. thesis, University of Glasgow, Glasgow, Scotland
- Ratcliffe N, Furness RW, Hamer KC (1998) The interactive effects of age and food supply on the breeding ecology of great skuas. *J Anim Ecol* 67:853–862
- Réale D, Garant D, Humphries MM, et al (2010) Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 365:4051–4063
- Réale D, McAdam AG, Boutin S, Berteaux D (2003) Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 270:591–596
- Réale D, Reader SM, Sol D, et al (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol Rev* 82:291–318
- Rebke M, Coulson T, Becker PH, Vaupel JW (2010) Reproductive improvement and senescence in a long-lived bird. *Proc Natl Acad Sci* 107:7841–7846. doi: 10.1073/pnas.1002645107
- Redpath SM, Clarke R, Madders M, Thirgood SJ (2001) Assessing raptor diet: comparing pellets, prey remains, and observational data at hen harrier nests. *The Condor* 103:184–188
- Reed ET, Gauthier G, Giroux J-F (2004) Effects of spring conditions on breeding propensity of greater snow goose females. *Anim Biodivers Conserv* 27:35–46
- Reed TE, Harris MP, Wanless S (2015) Skipped breeding in common guillemots in a changing climate: restraint or constraint? *Front Ecol Evol* 3:. doi: 10.3389/fevo.2015.00001
- Reed TE, Waples RS, Schindler DE, et al (2010) Phenotypic plasticity and population viability: the importance of environmental predictability. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 277:3391–3400
- Regehr EV, Lunn NJ, Amstrup SC, Stirling IAN (2007) Effects of earlier sea ice breakup on survival and population size of polar bears in western Hudson Bay. *J Wildl Manag* 71:2673–2683
- Reid JM, Bignal EM, Bignal S, et al (2003) Environmental variability, life-history covariation and cohort effects in the red-billed chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. *J Anim Ecol* 72:36–46
- Reid JM, Bignal EM, Bignal S, et al (2010) Parent age, lifespan and offspring survival: structured variation in life history in a wild population. *J Anim Ecol* 79:851–862
- Reif V, Jungell S, Korpimäki E, et al (2004) Numerical response of common buzzards and predation rate of main and alternative prey under fluctuating food conditions. In: *Annales Zoologici Fennici*. JSTOR, pp 599–607
- Reinhardt K, Hahn S, Peter HU, Wemhoff H (2000) A review of the diets of Southern Hemisphere skuas. *Mar Ornithol* 28:7–19
- Relyea RA (2003) Predators come and predators go: the reversibility of predator-induced traits. *Ecology* 84:1840–1848
- Reznick D (1985) Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 257–267
- Reznick D, Butler IV MJ, Rodd H (2001) Life-history evolution in guppies. VII. The comparative ecology of high-and low-predation environments. *Am Nat* 157:126–140
- Reznick D, Endler JA (1982) The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution* 36:160–177
- Ricklefs RE (1990) *Ecology* (3rd edn). Freeman New York
- Ricklefs RE, Wikelski M (2002) The physiology/life-history nexus. *Trends Ecol Evol* 17:462–468

- Ritz MS, Millar C, Miller GD, et al (2008) Phylogeography of the southern skua complex—rapid colonization of the southern hemisphere during a glacial period and reticulate evolution. *Mol Phylogenet Evol* 49:292–303. doi: 10.1016/j.ympev.2008.07.014
- Rivalan P, Prevot-Julliard A-C, Choquet R, et al (2005) Trade-off between current reproductive effort and delay to next reproduction in the leatherback sea turtle. *Oecologia* 145:564–574
- Robert A, Sarrazin F, Couvet D (2003) Variation among individuals, demographic stochasticity, and extinction: response to Kendall and Fox. *Conserv Biol* 17:1166–1169
- Robin M, Chapuis J-L, Lebouvier M (2011) Remote sensing of vegetation cover change in islands of the Kerguelen archipelago. *Polar Biol* 34:1689
- Rode KD, Amstrup SC, Regehr EV (2010) Reduced body size and cub recruitment in polar bears associated with sea ice decline. *Ecol Appl* 20:768–782
- Rodenhouse NL, Sherry TW, Holmes RT (1997) Site-Dependent Regulation of Population Size: A New Synthesis. *Ecology* 78:2025. doi: 10.2307/2265942
- Rodríguez-Caro RC, Lima M, Anadón JD, et al (2016) Density dependence, climate and fires determine population fluctuations of the spur-thighed tortoise *Testudo graeca*. *J Zool*. doi: 10.1111/jzo.12379
- Roff DA (1992) The evolution of life histories. Chapman Hall
- Roland J, Matter SF (2013) Variability in winter climate and winter extremes reduces population growth of an alpine butterfly. *Ecology* 94:190–199
- Rolland V, Barbraud C, Weimerskirch H (2008) Combined effects of fisheries and climate on a migratory long-lived marine predator: Effects of fisheries and climate on seabirds. *J Appl Ecol* 45:4–13.
- Rolland V, Nevoux M, Barbraud C, Weimerskirch H (2009) Respective impact of climate and fisheries on the growth of an albatross population. *Ecol Appl* 19:1336–1346
- Robert-Coudert Y, Kato A, Meyer X, et al (2015) A complete breeding failure in an Adélie penguin colony correlates with unusual and extreme environmental events. *Ecography* 38:111–113
- Robert-Coudert Y, Kato A, Meyer X, et al (2014) A complete breeding failure in an Adélie penguin colony correlates with unusual and extreme environmental events. *Ecography* 38:111–113. doi: 10.1111/ecog.01182
- Robert-Coudert Y, Kato A, Shiomi K, et al (2018) Two Recent Massive Breeding Failures in an Adélie Penguin Colony Call for the Creation of a Marine Protected Area in D'Urville Sea/Mertz. *Front Mar Sci* 5:264
- Rotella JJ, Link WA, Chambert T, et al (2012) Evaluating the demographic buffering hypothesis with vital rates estimated for Weddell seals from 30 years of mark-recapture data: Demographic buffering in Weddell seals. *J Anim Ecol* 81:162–173. doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01902.x
- Rotella JJ, Link WA, Nichols JD, et al (2009) An evaluation of density-dependent and density-independent influences on population growth rates in Weddell seals. *Ecology* 90:975–984
- Roth G, Caswell H (2018) Occupancy time in sets of states for demographic models. *Theor Popul Biol* 120:62–77
- Royama T (1977) Population persistence and density dependence. *Ecol Monogr* 47:1–35
- Royama T (1981) Fundamental concepts and methodology for the analysis of animal population dynamics, with particular reference to univoltine species. *Ecol Monogr* 51:473–493
- Royama T (1992) Analytical Population Dynamics. Springer Science & Business Media
- Royama T (2012) Analytical population dynamics. Springer Science & Business Media
- Rubolini D, Romano M, Bonisoli Alquati A, Saino N (2006) Early maternal, genetic and

- environmental components of antioxidant protection, morphology and immunity of yellow-legged gull (*Larus michahellis*) chicks. *J Evol Biol* 19:1571–1584
- Rutz C, Bijlsma RG (2006) Food-limitation in a generalist predator. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 273:2069–2076
- Ryan PG, Whittington PA, Crawford RJ (2009) A tale of two islands: contrasting fortunes for Subantarctic skuas at the Prince Edward Islands. *Afr J Mar Sci* 31:431–437
- Sæther B-E (1990) Age-specific variation in reproductive performance of birds. *Curr Ornithol* 7:251–283
- Sæther B-E, Bakke Ø (2000) Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81:642–653
- Sæther B-E, Coulson T, Grøtan V, et al (2013) How life history influences population dynamics in fluctuating environments. *Am Nat* 182:743–759
- Sæther B-E, Engen S (2015) The concept of fitness in fluctuating environments. *Trends Ecol Evol* 30:273–281
- Saino N, Romano M, Ambrosini R, et al (2004) Timing of reproduction and egg quality covary with temperature in the insectivorous Barn Swallow, *Hirundo rustica*. *Funct Ecol* 18:50–57
- Salvanes AGV, Moberg O, Ebbesson LO, et al (2013) Environmental enrichment promotes neural plasticity and cognitive ability in fish. *Proc R Soc B* 280:20131331
- Sandvik H, Erikstad KE, Barrett RT, Yoccoz NG (2005) The effect of climate on adult survival in five species of North Atlantic seabirds. *J Anim Ecol* 74:817–831
- Sarachik ES, Cane MA (2010) The El Niño-southern oscillation phenomenon. Cambridge University Press
- Sarnelle O, Knapp RA (2004) Zooplankton recovery after fish removal: limitations of the egg bank. *Limnol Oceanogr* 49:1382–1392
- Sauer JR, Slade NA (1987) Size-based demography of vertebrates. *Annu Rev Ecol Syst* 18:71–90
- Schaffer WM (1974) Selection for optimal life histories: the effects of age structure. *Ecology* 55:291–303
- Schaub M, Abadi F (2011) Integrated population models: a novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. *J Ornithol* 152:227–237
- Schlatter RP, Sladen WJL (1971) NONBREEDING SOUTH POLAR SKUAS-STUDIES AT CAPE CROZIER, 1969-1971. *Antarct J U S* 6:103-+
- Schmidt NM, Ims RA, Høye TT, et al (2012) Response of an arctic predator guild to collapsing lemming cycles. *Proc R Soc B Biol Sci* 279:4417–4422.
- Schnabel ZE (1938) The estimation of the total fish population of a lake. *Am Math Mon* 45:348–352
- Schramm M (1983) Predation by subantarctic skuas *Catharacta antarctica* on burrowing petrels at Marion Island. *Afr J Antarct Res* 13:41–44
- Schultner J, Kitaysky AS, Gabrielsen GW, et al (2013) Differential reproductive responses to stress reveal the role of life-history strategies within a species. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 280:20132090
- Schwarz CJ, Schweigert JF, Arnason AN (1993) Estimating migration rates using tag-recovery data. *Biometrics* 177–193
- Seber GA (1965) A note on the multiple-recapture census. *Biometrika* 52:249–259
- Sergio F, Caro T, Brown D, et al (2008) Top Predators as Conservation Tools: Ecological Rationale, Assumptions, and Efficacy. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 39:1–19. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173545
- Sergio F, Schmitz OJ, Krebs CJ, et al (2014) Towards a cohesive, holistic view of top predation: a definition, synthesis and perspective. *Oikos* 123:1234–1243.
- Serrano D, Oro D, Ursua E, Tella JL (2005) Colony size selection determines adult survival and dispersal preferences: Allee

- effects in a colonial bird. *Am Nat* 166:E22–E31
- Sheldon BC (2000) Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends Ecol Evol* 15:397–402
- Shenk TM, White GC, Burnham KP (1998) Sampling-variance effects on detecting density dependence from temporal trends in natural populations. *Ecol Monogr* 68:445–463
- Shirihai H, Kirwan GM (2008) Complete guide to Antarctic wildlife. Princeton University Press
- Short RE, Balaban E (1994) The differences between the sexes. Cambridge University Press
- Sibly RM, Barker D, Denham MC, et al (2005) On the regulation of populations of mammals, birds, fish, and insects. *Science* 309:607–610
- Sibly RM, Calow P (1986) Physiological ecology of animals. Blackwell Scientific Publications
- Sih A, Bell A, Johnson JC (2004a) Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol Evol* 19:372–378
- Sih A, Bell AM, Johnson JC, Ziemba RE (2004b) Behavioral syndromes: an integrative overview. *Q Rev Biol* 79:241–277
- Sillmann J, Kharin VV, Zhang X, et al (2013a) Climate extremes indices in the CMIP5 multimodel ensemble: Part 1. Model evaluation in the present climate. *J Geophys Res Atmospheres* 118:1716–1733
- Sillmann J, Kharin VV, Zwiers FW, et al (2013b) Climate extremes indices in the CMIP5 multimodel ensemble: Part 2. Future climate projections. *J Geophys Res Atmospheres* 118:2473–2493
- Simons AM (2011) Modes of response to environmental change and the elusive empirical evidence for bet hedging. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* rspb20110176
- Sims M, Elston DA, Larkham A, et al (2007) Identifying when weather influences life-history traits of grazing herbivores. *J Anim Ecol* 76:761–770
- Sinclair ARE, Pech RP (1996) Density Dependence, Stochasticity, Compensation and Predator Regulation. *Oikos* 75:164.
- Sinclair JC (1980) Subantarctic Skua *Catharacta antarctica* predation techniques on land and at sea. *Cormorant* 8:3–6
- Slagsvold T, A. Sonerud G (2007) Prey size and ingestion rate in raptors: importance for sex roles and reversed sexual size dimorphism. *J Avian Biol* 38:650–661
- Slatkin M (1974) Hedging one's evolutionary bets. *Nature* 250:704–705
- Smallegange IM, Coulson T (2013) Towards a general, population-level understanding of eco-evolutionary change. *Trends Ecol Evol* 28:143–148
- Smith BR, Blumstein DT (2008) Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behav Ecol* 19:448–455
- Smith CC, Fretwell SD (1974) The optimal balance between size and number of offspring. *Am Nat* 108:499–506
- Smith MJ, White A, Lambin X, et al (2006) Delayed density-dependent season length alone can lead to rodent population cycles. *Am Nat* 167:695–704
- Smith RC, Baker KS, Fraser WR, et al (1995) The Palmer LTER: A long-term ecological research program at Palmer Station, Antarctica. *Oceanography* 8:77–86
- Soulé C, Dupouy-Camet J, Ancelle T, et al (1991) Trichinellosis: a zoonosis in evolution. Office International des Epizooties (OIE)
- Spear LB, Howell SN, Oedekoven CS, et al (1999) Kleptoparasitism by brown skuas on albatrosses and giant-petrels in the Indian Ocean. *The Auk* 545–548
- Spée M, Beaulieu M, Dervaux A, et al (2010) Should I stay or should I go? Hormonal control of nest abandonment in a long-lived bird, the Adélie penguin. *Horm Behav* 58:762–768. doi: 10.1016/j.yhbeh.2010.07.011
- Spellerberg IF (1971a) Aspects of McCormick Skua breeding biology. *Ibis* 113:357–363

- Spellerberg IF (1971b) Breeding behaviour of the McCormick Skua *Catharacta maccormicki*. *Ardea* 59:189–229
- Spellerberg IF (1969) Incubation temperatures and thermoregulation in the McCormick Skua. *The Condor* 71:59–67
- Spoon TR, Millam JR, Owings DH (2006) The importance of mate behavioural compatibility in parenting and reproductive success by cockatiels, *Nymphicus hollandicus*. *Anim Behav* 71:315–326
- St. Amant JLS (1970) The detection of regulation in animal populations. *Ecology* 51:823–828
- Stahl J-C, Mougin J-L (1986) La ségrégation alimentaire chez le Skua subantarctique *Stercorarius skua lönnbergi*. *Oiseau Rev Francaise Ornithol* 56:193–208
- Stammerjohn S, Massom R, Rind D, Martinson D (2012) Regions of rapid sea ice change: An inter-hemispheric seasonal comparison. *Geophys Res Lett* 39:
- Stearns SC (1976) Life-history tactics: a review of the ideas. *Q Rev Biol* 51:3–47
- Stearns SC (1992) The evolution of life histories. Oxford University Press Oxford
- Stearns SC (1983) The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in the mammals. *Oikos* 173–187
- Stearns SC (1989) Trade-offs in life-history evolution. *Funct Ecol* 3:259–268
- Stearns SC, Kawecki TJ (1994) Fitness Sensitivity and the Canalization of Life-History Traits. *Evolution* 48:1438. doi: 10.2307/2410238
- Steiner UK, Tuljapurkar S, Orzack SH (2010) Dynamic heterogeneity and life history variability in the kittiwake. *J Anim Ecol* 79:436–444
- Stenseth N, Ottersen G, Hurrell JW, Belgrano A (2004) Marine ecosystems and climate variation: The North Atlantic. A comparative perspective. OUP Oxford
- Stenseth NC, Mysterud A, Ottersen G, et al (2002) Ecological Effects of Climate Fluctuations. *Science* 297:1292–1296. doi: 10.1126/science.1071281
- Stephens PA, Sutherland WJ (1999) Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends Ecol Evol* 14:401–405
- Stephens PA, Sutherland WJ, Freckleton RP (1999) What is the Allee effect? *Oikos* 185–190
- Stott I (2016) Perturbation analysis of transient population dynamics using matrix projection models. *Methods Ecol Evol* 7:666–678
- Stover JP, Kendall BE, Fox GA (2012) Demographic heterogeneity impacts density-dependent population dynamics. *Theor Ecol* 5:297–309
- Studd EK, Boutin S, McAdam AG, et al (2015) Predators, energetics and fitness drive neonatal reproductive failure in red squirrels. *J Anim Ecol* 84:249–259
- Stuecker MF, Bitz CM, Armour KC (2017) Conditions leading to the unprecedented low Antarctic sea ice extent during the 2016 austral spring season: RECORD LOW 2016 ANTARCTIC SEA ICE EXTENT. *Geophys Res Lett* 44:9008–9019. doi: 10.1002/2017GL074691
- Suryan RM, Saba VS, Wallace BP, et al (2009) Environmental forcing on life history strategies: evidence for multi-trophic level responses at ocean basin scales. *Prog Oceanogr* 81:214–222
- Sutherland WJ (1996) From individual behaviour to population ecology. Oxford University Press on Demand
- Sutherland WJ, Newton I, Green R (2004) Bird ecology and conservation: a handbook of techniques. Oxford University Press
- Tarka M, Guenther A, Niemelä PT, et al (2018) Sex differences in life history, behavior, and physiology along a slow-fast continuum: a meta-analysis. *Behav Ecol Sociobiol* 72:132
- Tavecchia G, Coulson T, Morgan BJ, et al (2005) Predictors of reproductive cost in female Soay sheep. *J Anim Ecol* 74:201–213
- Tavecchia G, Tenan S, Pradel R, et al (2016)

- Climate-driven vital rates do not always mean climate-driven population. *Glob Change Biol* 22:3960–3966.
- Team RC (2018) R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing, Austria, 2015. ISBN 3-900051-07-0: URL <http://www.R-project.org>
- Thomas DN (2017) Sea ice. John Wiley & Sons
- Thompson PM, Ollason JC (2001) Lagged effects of ocean climate change on fulmar population dynamics. *Nature* 413:417–420
- Toïgo C, Gaillard J-M, Gauthier D, et al (2002) Female reproductive success and costs in an alpine capital breeder under contrasting environments. *Écoscience* 9:427–433.
- Török J, Hegyi G, Tóth L, Könczey R (2004) Unpredictable food supply modifies costs of reproduction and hampers individual optimization. *Oecologia* 141:432–443
- Trillmich F, Wolf JBW (2008) Parent–offspring and sibling conflict in Galápagos fur seals and sea lions. *Behav Ecol Sociobiol* 62:363–375. doi: 10.1007/s00265-007-0423-1
- Trivelpiece W, Butler RG, Volkman NJ (1980) Feeding territories of brown skuas (*Catharacta lonnbergi*). *The Auk* 669–676
- Trivelpiece W, Volkman NJ (1982) Feeding strategies of sympatric South Polar *Catharacta maccormicki* and Brown Skuas *C. lonnbergi*. *Ibis* 124:50–54
- Tudge C (1991) Global Ecology. The Natural History Museum
- Tuljapurkar S, Steiner UK, Orzack SH (2009) Dynamic heterogeneity in life histories. *Ecol Lett* 12:93–106
- Turchin P (1995) Population regulation: old arguments and a new synthesis. In: Population dynamics: new approaches and synthesis, Elsevier. Naomi Cappuccino and Peter W Price, pp 19–40
- Turchin P (1999) Population Regulation: A Synthetic View. *Oikos* 84:153–159.
- Turchin P (2003) Ecology: evolution in population dynamics. *Nature* 424:257
- Turrin C, Watts BD (2014) Intraspecific Intrusion at Bald Eagle Nests. *Ardea* 102:71–78. doi: 10.5253/078.102.0106
- Tyler NJ, Forchhammer MC, Øritsland NA (2008) Nonlinear effects of climate and density in the dynamics of a fluctuating population of reindeer. *Ecology* 89:1675–1686
- Ummenhofer CC, Meehl GA (2017) Extreme weather and climate events with ecological relevance: a review. *Phil Trans R Soc B* 372:20160135
- Van Buskirk J (2002) A comparative test of the adaptive plasticity hypothesis: relationships between habitat and phenotype in anuran larvae. *Am Nat* 160:87–102
- Van de Pol M, Jenouvrier S, Cornelissen JH, Visser ME (2017) Behavioural, ecological and evolutionary responses to extreme climatic events: challenges and directions. The Royal Society
- van de Pol M, Pen I, Heg D, Weissing FJ (2007) Variation in habitat choice and delayed reproduction: adaptive queuing strategies or individual quality differences? *Am Nat* 170:530–541
- van de Pol M, Verhulst S (2006) Age-dependent traits: a new statistical model to separate within-and between-individual effects. *Am Nat* 167:766–773
- Van de Pol M, Vindenes Y, Sæther B-E, et al (2010) Effects of climate change and variability on population dynamics in a long-lived shorebird. *Ecology* 91:1192–1204
- Van Noordwijk AJ, de Jong G (1986) Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *Am Nat* 128:137–142
- Vaupel JW, Manton KG, Stallard E (1979) The impact of heterogeneity in individual frailty on the dynamics of mortality. *Demography* 16:439–454
- Vaupel JW, Yashin AI (1985) Heterogeneity's ruses: some surprising effects of selection on population dynamics. *Am Stat* 39:176–185
- Vázquez DP, Gianoli E, Morris WF, Bozinovic F (2017) Ecological and evolutionary impacts

- of changing climatic variability. *Biol Rev* 92:22–42
- Vehtari A, Gelman A, Gabry J (2016) Pareto Smoothed Importance Sampling. *ArXiv150702646 Stat*
- Verhulst P-F (1838) Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corresp Math Phys* 10:113–126
- Vickery WL, Nudds TD (1984) Detection of density-dependent effects in annual duck censuses. *Ecology* 65:96–104
- Vickery WL, Nudds TD (1991) Testing for density-dependent effects in sequential censuses. *Oecologia* 85:419–423
- Vihma T (2014) Effects of Arctic sea ice decline on weather and climate: A review. *Surv Geophys* 35:1175–1214
- Vindenes Y, Engen S, Sæther B-E (2008) Individual heterogeneity in vital parameters and demographic stochasticity. *Am Nat* 171:455–467
- Vindenes Y, Langangen Ø (2015) Individual heterogeneity in life histories and eco-evolutionary dynamics. *Ecol Lett* 18:417–432
- Vinogradov AE (1998) Male reproductive strategy and decreased longevity. *Acta Biotheor* 46:157–160
- Viñuela J (1999) Sibling aggression, hatching asynchrony, and nestling mortality in the black kite (*Milvus migrans*). *Behav Ecol Sociobiol* 45:33–45
- Volterra V (1926) Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature Publishing Group*
- Votier SC, Bearhop S, Crane JE, et al (2007) Seabird predation by great skuas *Stercorarius skua*—intra-specific competition for food? *J Avian Biol* 38:234–246
- Votier SC, Bearhop S, MacCormick A, et al (2003) Assessing the diet of great skuas, *Catharacta skua*, using five different techniques. *Polar Biol* 26:20–26
- Votier SC, Birkhead TR, Oro D, et al (2008) Recruitment and survival of immature seabirds in relation to oil spills and climate variability. *J Anim Ecol* 77:974–983
- Wake DB, Vredenburg VT (2008) Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proc Natl Acad Sci*
- Wang Z, Norman FI (1993) Timing of breeding, breeding success and chick growth in South Polar Skuas (*Catharacta maccormicki*) in the eastern Larsemann Hills, Princess Elizabeth Land, East Antarctica. *Notornis* 40:189–203
- Wanless RM, Angel A, Cuthbert RJ, et al (2007) Can predation by invasive mice drive seabird extinctions? *Biol Lett* 3:241–244
- Wanless S, Wright PJ, Harris MP, Elston DA (2004) Evidence for decrease in size of lesser sandeels *Ammodytes marinus* in a North Sea aggregation over a 30-yr period. *Mar Ecol Prog Ser* 279:237–246
- Weimerskirch H (2001) Seabird demography and its relationship with the marine environment. In: *Biology of marine birds*. CRC press, pp 128–149
- Weimerskirch H, Tarrow A, Chastel O, et al (2015) Population-specific wintering distributions of adult south polar skuas over three oceans. *Mar Ecol Prog Ser* 538:229–237. doi: 10.3354/meps11465
- Weimerskirch H, Zotier R, Jouventin P (1989) The avifauna of the Kerguelen Islands. *Emu* 89:15–29
- White TCR (2001) Opposing paradigms: regulation or limitation of populations? *Oikos* 93:148–152
- White TCR (2008) The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. *Biol Rev* 83:227–248.
- Widmann M, Kato A, Raymond B, et al (2015) Habitat use and sex-specific foraging behaviour of Adélie penguins throughout the breeding season in Adélie Land, East Antarctica. *Mov Ecol* 3:.
- Wilbur HM, Rudolf VH (2006) Life-history evolution in uncertain environments: bet hedging in time. *Am Nat* 168:398–411
- Wildy EL, Chivers DP, Kiesecker JM, Blaustein AR (2001) The effects of food level and conspecific density on biting and cannibalism in larval long-toed

- salamanders, *Ambystoma macrodactylum*. *Oecologia* 128:202–209
- Williams GC (1966) Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am Nat* 100:687–690
- Williams GC (1957) Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution* 1957:398–411
- Williams TD (1994) Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biol Rev* 69:35–59
- Willmore KE, Young NM, Richtsmeier JT (2007) Phenotypic variability: its components, measurement and underlying developmental processes. *Evol Biol* 34:99–120
- Wilson AJ, Nussey DH (2010) What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends Ecol Evol* 25:207–214
- Wilson EO, MacArthur RH (1967) The theory of island biogeography. Princet NJ
- Wilson PR, Ainley DG, Nur N, et al (2001) Adélie penguin population change in the pacific sector of Antarctica: relation to sea-ice extent and the Antarctic Circumpolar Current. *Mar Ecol Prog Ser* 213:301–309
- Winemiller KO (2005) Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Can J Fish Aquat Sci* 62:872–885
- Wolda H (1995) The demise of the population regulation controversy? *Res Popul Ecol* 37:91–93
- Wolda H, Dennis B (1993) Density dependence tests, are they? *Oecologia* 95:581–591
- Wolf M, Van Doorn GS, Leimar O, Weissing FJ (2007) Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* 447:581
- Wong TG, Ackerly DD (2005) Optimal reproductive allocation in annuals and an informational constraint on plasticity. *New Phytol* 166:159–172
- Wood RC (1971) Population Dynamics of Breeding South Polar Skuas of Unknown Age. *The Auk* 88:805–814. doi: 10.2307/4083839
- Wunderle JM (1991) Age-specific foraging proficiency in birds. *Curr Ornithol* 8:273–324
- Young E (1994) Skua and penguin: predator and prey. Cambridge Univ. Press, Cambridge
- Young EC (1963a) Feeding habits of the south polar skua *Catharacta maccormicki*. *Ibis* 105:301–318
- Young EC (1963b) The breeding behaviour of the south polar skua *Catharacta maccormicki*. *Ibis* 105:203–233
- Young EC (1972) Territory establishment and stability in McCormick's Skua. *Ibis* 114:234–244
- Young EC (1978) Behavioural ecology of lonnbergi skuas in relation to environment on the Chatham Islands, New Zealand. *N Z J Zool* 5:401–416
- Young EC, Millar CD (2003) Siblicidal brood reduction in South Polar Skuas. *N Z J Zool* 30:79–93.
- Zabala J, Zuberogitia I (2014) Individual quality explains variation in reproductive success better than territory quality in a long-lived territorial raptor. *PLoS One* 9:e90254
- Zabel RW, Scheuerell MD, McClure MM, Williams JG (2006) The interplay between climate variability and density dependence in the population viability of Chinook salmon. *Conserv Biol* 20:190–200
- Zhang H, Vedder O, Becker PH, Bouwhuis S (2015) Age-dependent trait variation: the relative contribution of within-individual change, selective appearance and disappearance in a long-lived seabird. *J Anim Ecol* 84:797–807
- Zipan W, Norman FI (1993) Foods of the south polar skua *Catharacta maccormicki* in the eastern Larsemann Hills, Princess Elizabeth Land, East Antarctica. *Polar Biol* 13:255–262

APPENDIX 1: Chapitre 2

ESM Appendix 1: The stochastic Gompertz model: $r_{\max}$ priors

We used the comparative demographic approach (Niel and Lebreton 2005) to estimate priors for $r_{\max}$ for the south polar skua with the following formula:

$$r \approx \ln \left(\frac{(s \times \alpha - s + \alpha + 1) + \sqrt{(s - s \times \alpha - \alpha - 1)^2 - 4 \times s \times \alpha^2}}{2 \times \alpha} \right)$$

where s is the adult survival probability and α the mean age at first reproduction. Adult survival probabilities and age at first reproduction were taken from previous studies at Pointe Géologie (Jouventin and Guillotin 1979; Goutte et al. 2014) and other sites (Spellerberg 1971; Wood 1971; Ainley et al. 1990; Pietz and Parmelee 1994) and were respectively around 0.95, and around 5-6 years old. The resulting prior distribution for $r_{\max}$ was $N(0.0788, 0.005)$.

To assess the influence of the prior resulting from the comparative demographic approach, we ran the stochastic Gompertz model with direct (Direct DD) and delayed density-dependence (Delayed DD) with flatter and larger prior distributions to represent a lower potential maximum growth rate:

Table A1. Sensitivity analysis of the stochastic Gompertz model with different priors for $r_{\max}$

PSIS-LOO: Pareto smoothed importance sampling leave one out. Δ PSIS-LOO: PSIS-LOO difference between the model and the best model of the current selection step (in bold). elpd_PSIS-LOO: logpoint-wise predictive density. p_PSIS-LOO: a term that penalizes models with large numbers of parameters. s.e_LOO: approximate standard errors of the PSIS-LOO. HPD: Highest Posterior Density Interval.

Model	Prior on $r_{\max}$	PSIS-LOO	elpd_PSIS-LOO	p_PSIS-LOO	s.e_LOO	HPD_direct_DD	HPD_delayed_DD
Direct DD	$N(0.0788, 0.005)$	136.51	-68.26	2.35	7.75	0.001 — 0.030	
Direct DD	<i>unif</i> (0.0692,0.0886)	136.57	-68.28	2.38	7.77	0.002 — 0.030	
Direct DD	<i>unif</i> (0.0519,0.0886)	136.64	-68.32	2.40	7.77	-0.002 — 0.028	
Direct DD	<i>unif</i> (0.0346,0.0886)	136.64	-68.32	2.38	7.76	-0.006 — 0.026	
Delayed DD	$N(0.0788, 0.005)$	140.22	-70.11	3.35	7.53	-0.005 — 0.810	-0.022 — 0.800
Delayed DD	<i>unif</i> (0.0692,0.0886)	139.83	-69.91	3.19	7.52	-0.001 — 0.782	-0.025 — 0.765
Delayed DD	<i>unif</i> (0.0519,0.0886)	139.98	-69.99	3.25	7.50	0.005 — 0.798	-0.004 — 0.795
Delayed DD	<i>unif</i> (0.0346,0.0886)	140.07	-70.03	3.28	7.51	-0.001 — 0.807	0.008 — 0.823

References

- Ainley DG, Ribic CA, Wood RC (1990) A Demographic Study of the South Polar Skua *Catharacta maccormicki* at Cape Crozier. J Anim Ecol 59:1. doi: 10.2307/5155
- Goutte A, Bustamante P, Barbraud C, et al (2014) Demographic responses to mercury exposure in two closely related Antarctic top predators. Ecology 95:1075–1086
- Jouventin P, Guillotin M (1979) Socio-écologie du skua Antarctique à Pointe Géologie
- Niel C, Lebreton J-D (2005) Using

Demographic Invariants to Detect Overharvested Bird Populations from Incomplete Data. <i>Conserv Biol</i> 19:826–835. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00310.x	Antarctica. <i>Ibis</i> 136:32–38
Pietz PJ, Parmelee DF (1994) Survival, site and mate fidelity in south polar skuas <i>Catharacta maccormicki</i> at Anvers Island,	Spellerberg IF (1971) Aspects of McCormick Skua breeding biology. <i>Ibis</i> 113:357–363
	Wood RC (1971) Population Dynamics of Breeding South Polar Skuas of Unknown Age. <i>The Auk</i> 88:805–814. doi: 10.2307/4083839

ESM Appendix 2: Covariates and model selection

Prey covariates

Two prey covariates were selected corresponding to Antarctic meso-predators regularly consumed by south polar skuas in Pointe Géologie: the emperor penguin and the Adélie penguin.

Emperor penguins attend colonies from late March to December, with eggs hatching in late July and chicks fledging in December. Once arrived on the breeding grounds in October, south polar skuas feed regularly on dead emperor penguin chicks that are available at the surface of sea-ice occupied by the penguin colony during the breeding season (Pryor 1968). At Pointe Géologie, south polar skuas have been observed feeding on dead chicks of emperor penguins daily, from their arrival in October until sea-ice breaks up in January or February (C. Barbraud personal observation). The emperor penguin colony of Pointe Géologie has been monitored annually since 1962, hosting between 2500 and 3500 breeding pairs during the study period (see Barbraud et al. 2011 for the monitoring procedure). Emperor penguin breeding failure was assessed from May to December by daily counts of lost eggs and dead chicks (Barbraud et al. 2011). We thus used the number of dead chicks of emperor penguins as a measure of food availability for south polar skuas.

Adélie penguins arrive at their breeding colonies in mid-October and laying starts mid-November. First chicks hatch in mid-December and disperse at sea in late February. South polar skuas have been observed feeding daily on eggs and chicks of Adélie penguins during the breeding season at Pointe Géologie (Jouventin and Guillotin 1979; Micol and Jouventin 2001), which is also confirmed by $\delta^{15}\text{N}$ values measured in south polar skuas and Adélie penguins (Cherel 2008; Weimerskirch et al. 2015; Carravieri et al. 2017). Adélie penguin abundance has been monitored annually at Pointe Géologie (see Jenouvrier et al. 2006 for the monitoring procedure), and the number of breeding pairs (varying between 25000 and 54400 during the study period) was used to represent south polar skua prey availability during the breeding season.

Climate covariates

Sea ice concentration and air temperature

Antarctic top predators, such as seabirds, are affected by local conditions such as sea-ice cover and air temperature (Ainley et al. 1994; Barbraud and Weimerskirch 2001; Jenouvrier et al. 2005, 2006, 2012; Ribic et al. 2008; Chapman et al. 2011). Air temperature directly affects energetic costs of growth for juveniles and heat conservation for juveniles and adults of many organisms (Spellerberg 1969). In cold environments such as Antarctica, low temperatures increase energy expenditure and can potentially affect demographic traits of juveniles or adults. Air temperatures, taken daily at the Dumont d'Urville station, were provided by British Antarctic Survey (<https://legacy.bas.ac.uk/met/READER/data.html>).

Sea ice concentration impacts top predators indirectly through its effects on the abundance of under ice food resources used by air-breathing top predators (Nicol 2006; Tynan et al. 2010; Massom and Stammerjohn 2010; Barbraud et al. 2012; Constable et al. 2014). South polar skuas at Pointe Géologie feed only occasionally at sea in sea ice habitats (R. Phillips et al. unpublished data), but its two main preys, Adélie and emperor penguins are among the most sea-ice-dependent seabirds, feeding exclusively on ice-associated food resources (Antarctic krill *Euphausia superba*, crystal krill *Euphausia crystallorophias*, Antarctic silverfish *Pleuragramma antarcticum*, Antarctic lanternfish *Electrona antarctica*; Ridoux and Offredo 1989; Wienecke et al. 2000; Cherel 2008), whose abundance depends on sea ice concentration (Loeb et al. 1997; Smith et al. 2007; Koubbi et al. 2009; Flores et al. 2012).

Monthly sea ice concentration data on a 1° scale for the Dumont d'Urville Sea area (65°50'-66°50' N, 139°50'-140°50' E) were obtained from http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/.NCEP/.EMC/.CMB/.GLOBAL/.Reyn_SmithOIv2/.monthly/.sea_ice/index.html. This area corresponds to the main foraging area Adélie and emperor penguins breeding at Pointe Géologie (Wienecke et al. 2000; Zimmer et al. 2008; Widmann et al. 2015). Sea ice concentration is the fraction of area covered by sea ice.

Monthly SIC data and air temperatures were respectively averaged into two separate periods: late winter-spring (September-November) and summer (December-March). The first period corresponds to environmental conditions during the beginning of breeding cycle of skuas (arrival and occupation, laying and incubation). The second period reflected local natal climatic conditions experienced by chicks and feeding adults during the chick rearing period.

Wintering SSTa

During the non-breeding period south polar skuas from Pointe Géologie migrate directly to a well-defined area off eastern Japan (Weimerskirch et al. 2015). During the non-breeding period south polar skuas are suspected to be mainly kleptoparasitic and

feed on fishes (Spear and Ainley 1993; Weimerskirch et al. 2015). Since we did not have a direct estimate of food abundance for skuas in their wintering area, we used SSTa, which is known to indirectly affect seabird demography through its effects on oceanic food webs (Barbraud et al. 2012). Monthly SSTa data on a 1° scale were obtained at http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/.NCEP/.EMC/.CMB/.GLOBAL/.Reyn_SmithOIv2/.monthly/.ssta/, and were averaged over the wintering period (May to June) across the wintering core area (32°50′-44°50′ N, 139°50′-149°50′E: (Weimerskirch et al. 2015)).

Modelling the effect of covariates

Covariates were added in a non-interactive way with density-dependence:

$$x_{t+1} = r + (1 - DD) \times x_t + g(cov_t) + \varepsilon_{t+1}$$

where cov_t is the value of the covariate in year t and g is a function relating the covariate to x_{t+1} . Covariates were incorporated in the model in a linear or a quadratic way to test for nonlinear effects.

In the final model, interactions between potential selected covariates and density-dependence (*i.e.* structured density-dependence; (Stenseth 2002) were tested one by one using the following model :

$$x_{t+1} = r + (1 + \alpha * cov_{1,t}) \times x_t + g_2(cov_{2,t}) + \dots + \varepsilon_{t+1}$$

where α is a slope parameter determining how climate affects the strength of density dependence. All covariates were standardized to rescale data to have a mean of 0 and standard deviation of 1 (unit variance) over the study period.

Model selection

The goal of model selection is to compare a set of competing models, given a dataset, and to determine the “best” model. There are many ways of defining a best model and the approach chosen here was based on the performance of the model to fit to the data and its predictive ability. The performance of the model on predicting already obtained data was evaluated by the “leave one out” cross validation. This procedure trains the model on all but one part of data, and then checks how well the model predicts the left out part of data. This process is then completed for every data point. Model with the smallest PSIS-LOO (Pareto Smoothed Importance Sampling Leave One Out : Vehtari et al. 2016) value have better predictive performance. The estimated shape parameter $\hat{k}$ of the generalized Pareto distribution were checked to be inferior to 1 (Vehtari et al. 2016). To perform model selection, we started with a first set of candidate models to describe population dynamics, including the two density-independent models and the density-dependent model without covariates. Once the population model was determined, 70 models with density-dependence and an additive effect of one particular covariate (7

covariates with 5 lags linearly added and 7 covariates with 5 lags quadratically added) were fitted. We kept the model with the smallest PSIS-LOO. We then performed a new selection on the retained model with the same set of covariates but removing the already selected covariate (number of previous models – (1 linearly selected covariate * 5 lags) - (1 quadratically selected covariate * 5 lags)), and selected the best model in the same way. The procedure ended when covariate addition no longer lowered the PSIS-LOO or when models did not converge anymore, despite the increasing of Markov Chain Monte Carlo runs.

References

- Ainley DG, Ribic CA, Fraser WR (1994) Ecological Structure among Migrant and Resident Seabirds of the Scotia--Weddell Confluence Region. *J Anim Ecol* 63:347. doi: 10.2307/5553
- Barbraud C, Gavrilov M, Mizin Y, Weimerskirch H (2011) Comparison of emperor penguin declines between Pointe Géologie and Haswell Island over the past 50 years. *Antarct Sci* 23:461–468. doi: 10.1017/S0954102011000356
- Barbraud C, Rolland V, Jenouvrier S, et al (2012) Effects of climate change and fisheries bycatch on Southern Ocean seabirds: a review. *Mar Ecol Prog Ser* 454:285–307. doi: 10.3354/meps09616
- Barbraud C, Weimerskirch H (2001) Emperor penguins and climate change. *Nature* 411:183–186. doi: 10.1038/35075554
- Carravieri A, Cherel Y, Brault-Favrou M, et al (2017) From Antarctica to the subtropics: Contrasted geographical concentrations of selenium, mercury, and persistent organic pollutants in skua chicks (*Catharacta spp.*). *Environ Pollut* 228:464–473
- Chapman E, Hofmann E, Patterson D, et al (2011) Marine and terrestrial factors affecting Adélie-penguin *Pygoscelis adeliae* chick growth and recruitment off the western Antarctic Peninsula. *Mar Ecol Prog Ser* 436:273–289. doi: 10.3354/meps09242
- Cherel Y (2008) Isotopic niches of emperor and Adélie penguins in Adélie Land, Antarctica. *Mar Biol* 154:813–821. doi: 10.1007/s00227-008-0974-3
- Constable AJ, Melbourne-Thomas J, Corney SP, et al (2014) Climate change and Southern Ocean ecosystems I: how changes in physical habitats directly affect marine biota. *Glob Change Biol* 20:3004–3025. doi: 10.1111/gcb.12623
- Flores H, van Franeker JA, Siegel V, et al (2012) The Association of Antarctic Krill *Euphausia superba* with the Under-Ice Habitat. *PLoS ONE* 7:e31775. doi: 10.1371/journal.pone.0031775
- Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H (2006) Sea ice affects the population dynamics of Adélie penguins in Terre Adélie. *Polar Biol* 29:413–423. doi: 10.1007/s00300-005-0073-6
- Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H (2005) Long-term contrasted responses to climate of two antarctic seabird species. *Ecology* 86:2889–2903
- Jenouvrier S, Holland M, Stroeve J, et al (2012) Effects of climate change on an emperor penguin population: analysis of coupled demographic and climate models. *Glob Change Biol* 18:2756–2770. doi: 10.1111/j.1365-2486.2012.02744.x
- Jouventin P, Guillotin M (1979) Socio-écologie du skua Antarctique à Pointe Géologie
- Koubbi P, Duhamel G, Hecq J-H, et al (2009) Ichthyoplankton in the neritic and coastal zone of Antarctica and Subantarctic islands: A review. *J Mar Syst* 78:547–556. doi: 10.1016/j.jmarsys.2009.05.005

- 10.1016/j.jmarsys.2008.12.024
- Loeb V, Siegel V, Holm-Hansen O, et al (1997) Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature* 387:897–900
- Massom RA, Stammerjohn SE (2010) Antarctic sea ice change and variability – Physical and ecological implications. *Polar Sci* 4:149–186. doi: 10.1016/j.polar.2010.05.001
- Micol T, Jouventin P (2001) Long-term population trends in seven Antarctic seabirds at Pointe Géologie (Terre Adélie). *Polar Biol* 24:175–185. doi: 10.1007/s003000000193
- Nicol S (2006) Krill, currents, and sea ice: *Euphausia superba* and its changing environment. *Bioscience* 56:111–120
- Pryor ME (1968) The Avifauna of Haswell Island, Antarctica. In: Jr OLA (ed) *Antarctic Bird Studies*. American Geophysical Union, pp 57–82
- Ribic CA, Chapman E, Fraser WR, et al (2008) Top predators in relation to bathymetry, ice and krill during austral winter in Marguerite Bay, Antarctica. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 55:485–499. doi: 10.1016/j.dsr2.2007.11.006
- Ridoux V, Offredo C (1989) The diets of five summer breeding seabirds in Adélie Land, Antarctica. *Polar Biol* 9:137–145. doi: 10.1007/BF00297168
- Smith WO, Ainley DG, Cattaneo-Vietti R (2007) Trophic interactions within the Ross Sea continental shelf ecosystem. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 362:95–111. doi: 10.1098/rstb.2006.1956
- Spear L, Ainley DG (1993) Kleptoparasitism by Kermadec Petrels, Jaegers, and Skuas in the Eastern Tropical Pacific: Evidence of Mimicry by Two Species of *Pterodroma*. *The Auk* 110:222–233
- Spellerberg IF (1969) Incubation temperatures and thermoregulation in the McCormick Skua. *The Condor* 71:59–67
- Stenseth NC (2002) Ecological Effects of Climate Fluctuations. *Science* 297:1292–1296. doi: 10.1126/science.1071281
- Tynan CT, Ainley DG, Stirling I (2010) Sea ice: a critical habitat for polar marine mammals and birds. *Sea Ice* 395–424
- Vehtari A, Gelman A, Gabry J (2016) Pareto Smoothed Importance Sampling. *ArXiv150702646 Stat*
- Weimerskirch H, Tarrowx A, Chastel O, et al (2015) Population-specific wintering distributions of adult south polar skuas over three oceans. *Mar Ecol Prog Ser* 538:229–237. doi: 10.3354/meps11465
- Widmann M, Kato A, Raymond B, et al (2015) Habitat use and sex-specific foraging behaviour of Adélie penguins throughout the breeding season in Adélie Land, East Antarctica. *Mov Ecol* 3:. doi: 10.1186/s40462-015-0052-7
- Wienecke BC, Lawless R, Rodary D, et al (2000) Adélie penguin foraging behaviour and krill abundance along the Wilkes and Adélie land coasts, Antarctica. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 47:2573–2587
- Zimmer I, Wilson RP, Gilbert C, et al (2008) Foraging movements of emperor penguins at Pointe Géologie, Antarctica. *Polar Biol* 31:229–243. doi: 10.1007/s00300-007-0352-5

ESM Appendix 3: Model selection

Table A3. Models of south polar skua population dynamics excluding and including density-dependence and various environmental and prey effects. PSIS-LOO: Pareto smoothed importance sampling leave one out. Δ PSIS-LOO: PSIS-LOO difference between the model and the best model of the current selection step (in bold). elpd_PSIS-LOO: logpoint-wise predictive density. p_PSIS-LOO: a term that penalizes models with large numbers of parameters. s.e_LOO: approximate standard errors of the PSIS-LOO. Step 1: Selection of the base population model. Steps 2 to 4: Stepwise procedure for selection of covariates. Step 5: Test of the interactions between covariates and density-dependence (i.e. structured density-dependence).

Step	Base model	Covariate tested	Lag	PSIS-LOO	Δ PSIS-LOO	elpd_PSIS-LOO	p_PSIS-LOO	s.e_LOO
1	Random Walk			134.91	0.0	-67.46	1.05	6.93
	Density dependence (DD)			136.51	1.6	-68.26	2.35	7.75
	Exponential			136.72	1.8	-68.36	2.33	7.79
	Delayed DD			140.22	5.3	-70.11	3.35	7.53
	DD +	SIC_Winter-spring ²	6	128.95	0.0	-64.47	4.10	7.79
2	DD +	Ad ²	0	132.74	3.8	-66.38	3.71	8.09
	DD +	Temperature_Summer	1	133.43	4.5	-66.72	3.82	8.01
	DD +	Emperor	5	133.98	5.0	-66.99	2.79	6.28
	DD +	Emperor ²	6	135.32	6.4	-67.66	3.59	6.51
	DD +	Emperor	6	135.67	6.7	-67.83	2.82	6.70
	DD +	Emperor ²	5	136.25	7.3	-68.12	3.72	5.85
	DD +	SIC_Winter-spring	0	136.36	7.4	-68.18	2.69	6.92
	DD +	Ø	Ø	136.51	7.6	-68.25	2.35	7.75
	DD +	SSTa_wintering	5	136.69	7.7	-68.35	3.00	6.93
	DD + SIC_Winter-spring ² +	Emperor ²	0	125.44	0.0	-62.72	5.78	6.41
3	DD + SIC_Winter-spring ² +	Temperature_Summer	1	126.38	0.9	-63.19	5.43	8.44
	DD + SIC_Winter-spring ² +	Temperature_Winter-spring ²	1	127.02	1.6	-63.51	5.35	5.06
	DD + SIC_Winter-spring ² +	Temperature_Winter-spring	1	127.18	1.7	-63.59	4.75	6.02
	DD + SIC_Winter-spring ² +	Emperor	5	127.61	2.2	-63.81	4.62	7.05
	DD + SIC_Winter-spring ² +	SSTa_wintering	6	127.99	2.5	-63.99	4.84	7.01
	DD + SIC_Winter-spring ² +	Temperature_Winter-spring	5	128.43	3.0	-64.22	4.40	6.59
	DD + SIC_Winter-spring ² +	Emperor	0	128.54	3.1	-64.27	5.50	6.85
	DD + SIC_Winter-spring ² +	Ø	Ø	128.95	3.6	-64.47	4.10	7.79
	DD + SIC_Winter-spring ² +	Adelie ²	1	129.32	3.9	-64.66	5.20	6.94
	DD + SIC_Winter-spring ² + Emperor ² +	Temperature_Winter-spring	5	119.84	0.0	-59.92	5.42	5.12
	DD + SIC_Winter-spring ² + Emperor ² +	SSTa_wintering ²	6	122.99	3.2	-61.49	7.07	5.08
	DD + SIC_Winter-spring ² + Emperor ² +	Temperature_Winter-spring ²	1	123.10	3.3	-61.55	7.15	4.34
	DD + SIC_Winter-spring ² + Emperor ² +	Temperature_Winter-spring ²	5	123.13	3.3	-61.57	6.45	4.96
4	DD + SIC_Winter-spring ² + Emperor ² +	SSTa_wintering	6	124.21	4.4	-62.10	6.49	6.06
	DD + SIC_Winter-spring ² + Emperor ² +	Temperature_Summer ²	0	124.55	4.7	-62.27	8.43	5.79
	DD + SIC_Winter-spring ² + Emperor ² +	Temperature_Summer	1	124.90	5.1	-62.45	7.09	6.80
	DD + SIC_Winter-spring ² + Emperor ² +	Temperature_Winter-spring	1	124.98	5.1	-62.49	6.30	5.26
	DD + SIC_Winter-spring ² + Emperor ² +	SIC_Summer	1	125.31	5.5	-62.66	6.37	5.79
	DD + SIC_Winter-spring ² + Emperor ² +	Ø	Ø	125.44	5.6	-62.72	5.78	6.41
	DD + SIC_Winter-spring ² + Emperor ² + Temperature_Winter-springs			119.84	0.0	-59.92	5.42	5.12
	SIC_Winter-spring ² + Emperor ² +	DD(Temperature_Winter-springs _s)		135.11	15.3	-67.56	5.79	6.71
5	SIC_Winter-spring ² + Temperature_Winter-springs +	DD(Emperor ²)		135.63	15.8	-67.81	1.89	6.82
	Emperor ² + Temperature_Winter-springs +	DD(SIC_Winter-spring ²)		135.76	15.9	-67.88	1.78	6.75

ESM Appendix 4: Residuals of the final model and correlation plot between the density dependent parameter (DD) and the intrinsic growth rate ($r_{\max}$)

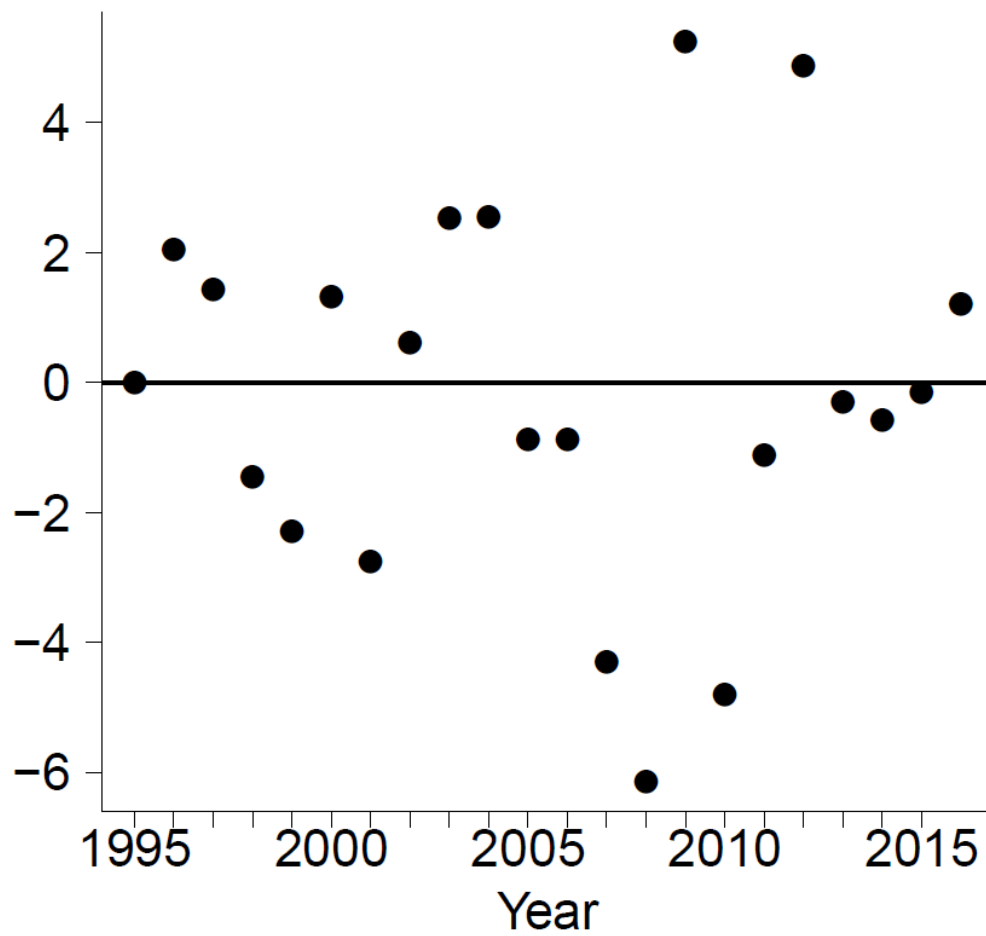


Figure A4-1. Residuals of the final population model of the number of south polar skua breeding pairs from 1995 to 2015.

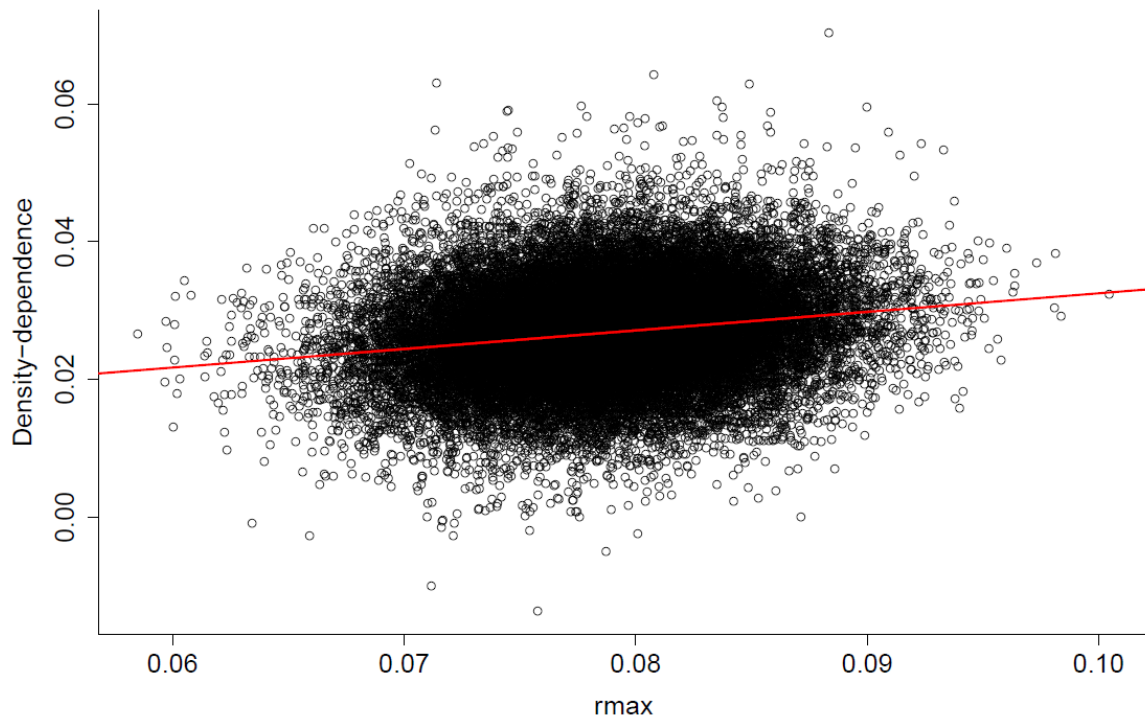


Figure A4-2. Correlation ($r = 0.18$) between the posterior of the density-dependence parameter and $r_{\max}$, the prior of the logarithm of λ (finite rate of increase of the population in one time step), for the final population model used to model the dynamics of the number of south polar skua breeding pairs from 1994 to 2015.

ESM Appendix 6: Codes

```
*****
Data
## Population observation:
  Nobs = annual number of breeding pairs
## Covariates:
  SIC_winter_spring = Sea-ice concentration in late winter-spring
  SIC_winter_spring_quad = (Sea-ice concentration in late winter-spring)2
  Temp_winter_spring = Air temperature in late winter-spring
  Emp = Number of dead chicks of emperor penguins
  Empquad = (Number of dead chicks of emperor penguins)2
*****
```

Exponential model :

```
# DI
cat("model {
# prior for initial population size #
log_lambda[1] <- log(mu.no)
lambda[1] <- exp(log_lambda[1])

for (i in 2:T){
# population size #
Nobs[i] ~ dnorm(lambda[i], tauproc)
# lambda #
lambda[i] <- exp(log_lambda[i])
log_lambda[i] <- r + log(Nobs[i-1])
}
# log-likelihood function #
log_lik[1] <- 1 # discarded for LOO calculation
for (i in 2:T) {
log_lik[i] <- logdensity.norm(Nobs[i], lambda[i], tauproc)
}

# priors for r #
r ~ dunif(-0.1, 0.8857144)

# priors for process variance #
sdproc ~ dunif(0,100)
tauproc <- sdproc ^ (-2)
}
",file = "DI_exponential.jag")
```

Random-Walk model :

```
cat("model {
# prior for initial population size #
log_lambda[1] <- log(mu.no)
lambda[1] <- exp(log_lambda[1])

for (i in 2:T){
# population size #
Nobs[i] ~ dnorm(lambda[i], tauproc)
# lambda #
lambda[i] <- exp(log_lambda[i])
```

```

log_lambda[i] <- log(Nobs[i-1])
}
# log-likelihood function #
log_lik[1] <- 1 # discarded for LOO calculation
for (i in 2:T) {
log_lik[i] <- logdensity.norm(Nobs[i], lambda[i], tauproc)
}

# priors for process variance #
sdproc ~ dunif(0,100)
tauproc <- sdproc ^ (-2)
}
",file = "DI_RW.jag")

```

Final model:

```

# DD
cat("model {
# prior for initial population size #
log_lambda[1] <- log(mu.no)
lambda[1] <- exp(log_lambda[1])
res[1] <- 1 # discarded for residuals representation

for (i in 2:T){
# residuals of model #
res[i] <- Nobs[i] - lambda[i]
# population size #
Nobs[i] ~ dnorm(lambda[i], tauproc)
# lambda #
lambda[i] <- exp(log_lambda[i])
log_lambda[i] <- rmax + beta * log(Nobs[i-1])
+ SIC_winter_spring_par * SIC_winter_spring [i-1]
+ SIC_winter_spring_par_quad * SIC_winter_spring_quad[i-1]
+ Temp_winter_spring_par * Temp_winter_spring [i-1]
+ Emp_par * Emp[i-1]
+ Emp_par_quad * Empquad[i-1]
}
# log-likelihood function #
log_lik[1] <- 1 # discarded for LOO calculation
for (i in 2:T) {
log_lik[i] <- logdensity.norm(Nobs[i], lambda[i], tauproc)
}

# priors for r and density-dependence #
rmax ~ dnorm(0.07879306, 40000)

beta ~ dt(0, 0.04, 7)
DD <- 1 - beta
# priors for process variance #
sdproc ~ dunif(0,100)
tauproc <- sdproc ^ (-2)

# priors covariates #
SIC_winter_spring_par ~ dt(0, 0.04, 7)
SIC_winter_spring_par_quad ~ dt(0, 0.04, 7)

```

```
Temp_winter_spring_par ~ dt(0, 0.04, 7)
Emp_par ~ dt(0, 0.04, 7)
  Emp_par_quad ~ dt(0, 0.04, 7)
}
",file = "DD.jag")
```

APPENDIX 2: Chapitre 3

Supplementary 1: Parametrization of the general model

Although the oldest individual in our data set was 39 years old, the maximum age class for all parameters was set to 28 years (individuals older than 28 years old all remain in that same age class) in order to have at least 10 individuals by age class (Figure S1-1).

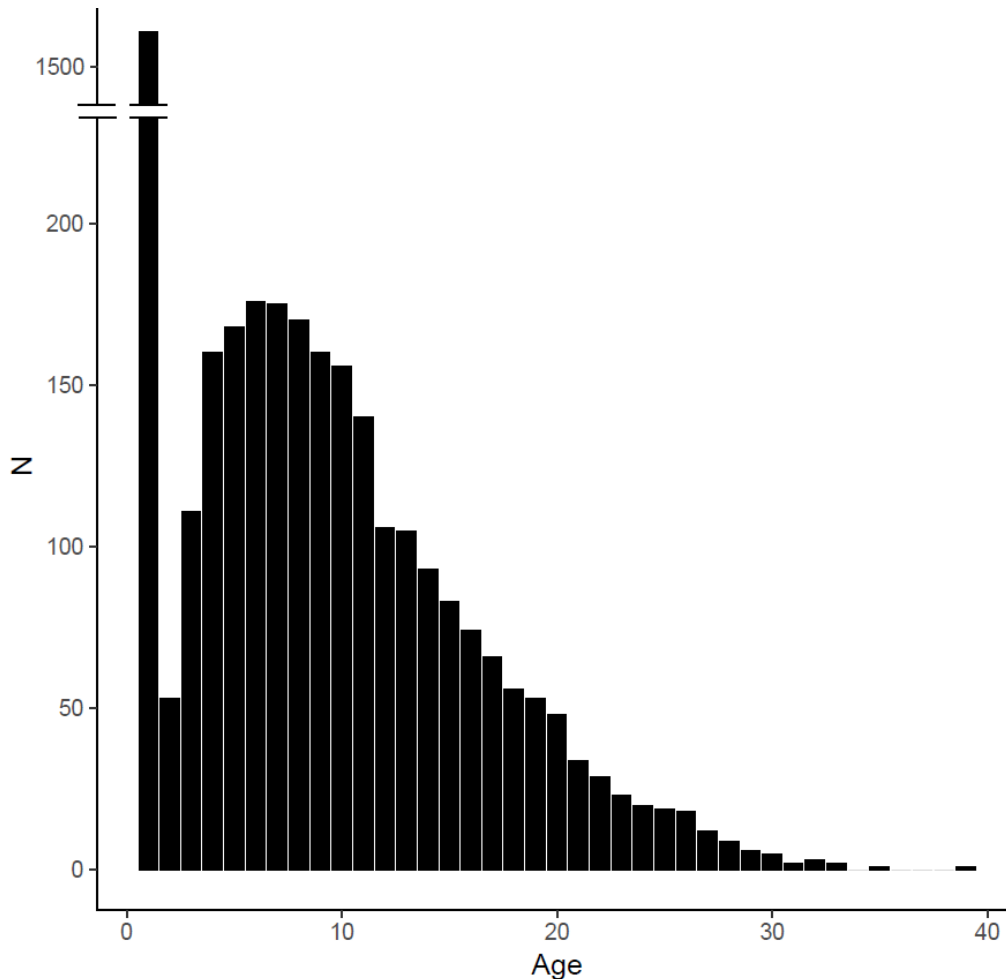


Figure S1-1. Number of south polar skuas per age classes over all the study period.

The initial state of individuals was constrained to the immature state (I) as all birds were banded as chick. Then immature individuals (I) have a probability to return at the colony (r) that was constrained to be constant due to the impossibility of estimating this parameter for all ages and to facilitate parameter identifiability due to relatively small sample sizes of returning individuals. As found in other south polar skua populations or in other closely related species (Furness 1987, Ainley et al. 1990), few individuals were seen at the colony the year after their fledging ($n=26$). Thus we decided to group estimated survival during the first 2 years of life. Then from age 3 to 28 and older, survival was fully age-dependent. All reproductive parameters were estimated starting from age 4, the

minimum observed age at first breeding. No individual was observed as a failed breeder at age 4 so we grouped the 4th and the 5th age classes for the breeding success probability and for the probability of successfully fledging two chicks. The probability of successfully fledging two chicks was also not correctly estimated for the last age class (28 years), so the 27th and the 28th age classes were grouped for this parameter. For all other age classes, the parameters were fully age-dependent. Recapture probability was modelled as age dependent to fit the progressive return of individuals at the breeding colony. Some breeding pairs established on remote islands difficult to access may have been missed some years due to logistical limitations, thus we expected individual heterogeneity in recapture probability (with some individuals having a low capture rates, some high). This may bias the estimation of demographic parameters and led us to explicitly take into account this heterogeneity which was modelled as a two-class scenario of recapture probability (Pledger et al. 2003, Péron et al. 2010).

Finally, as a reminder and before presenting our initial starting model; parameters modeled were apparent survival probability (S), probability of return to the colony (r), probability of breeding (β), probability of successful breeding (one or two chicks) (γ), probability of successful breeding with two chicks (δ), and the recapture probability (p). This gave our initial starting model in Table S1-1:

Table S1-1. Umbrella multistate capture-mark-recapture model. [$i : j$] indicates that age classes were grouped from age i to age j . [$i \rightarrow j$] indicates that age classes were separated between age i and age j . The two groups in recapture probability indicate the effect of heterogeneity.

Parameter	Age class
Survival probability (S)	[1:2].[3→28]
Return probability (r)	[1:28]
Breeding probability (β)	[1:3].[4→28]
Breeding success probability (γ)	[1:3].[4:5].[6→28]
Probability of fledging two chicks (δ)	[1:3].[4→26].[27:28]
Recapture probability (p)	group 1 [1→13].[14:28]
	group 2 [1→13].[14:28]

The recapture probabilities for the two groups are reported in Table S1-2:

Table S1-2. Recapture probabilities of the two heterogeneity groups in function of age.

	Age	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14:28
	mean	1.00	0.04	0.08	0.13	0.14	0.14	0.14	0.12	0.12	0.16	0.22	0.32	0.25	0.30
Group 1	s.e	0.00	0.02	0.03	0.04	0.04	0.04	0.04	0.04	0.04	0.05	0.05	0.06	0.06	0.04
	mean	1.00	0.01	0.06	0.16	0.30	0.37	0.48	0.58	0.71	0.76	0.85	0.87	0.82	0.93
Group 2	s.e	0.00	0.01	0.01	0.02	0.03	0.03	0.03	0.03	0.04	0.04	0.03	0.03	0.04	0.01

References

- Ainley, D. G., C. A. Ribic, and R. C. Wood. 1990. A Demographic Study of the South Polar Skua *Catharacta maccormicki* at Cape Crozier. *The Journal of Animal Ecology* 59:1.
- Furness, R. W. 1987. *The Skuas*. Calton: T. & A. D. Poyser.
- Péron, G., P.-A. Crochet, R. Choquet, R. Pradel, J.-D. Lebreton, and O. Gimenez. 2010. Capture–recapture models with heterogeneity to study survival senescence in the wild. *Oikos* 119:524–532.
- Pledger, S., K. H. Pollock, and J. L. Norris. 2003. Open Capture-Recapture Models with Heterogeneity: I. Cormack-Jolly-Seber Model. *Biometrics* 59:786–794.

Supplementary 2: Goodness-of-fit

Goodness-of-fit tests were performed for multistate models (Pradel et al. 2003) to ensure that the starting (general) model adequately fits the data, using the software U-Care, version 2.3.2 (Choquet et al. 2009). Goodness-of-fit tests indicated that some assumptions of the JollyMoVe (JMV) model for multistate data were not supported (Table S2-1). A closer inspection of the GOF tests indicated that the lack of fit was largely due to a transient or age effect (Test 3G.Sr: $\chi^2 = 315.41$, $df = 47$, $P < 0.001$; Pradel et al. 1997, 2005) and trap-dependence effect or heterogeneity in capture (Test M.ITEC: $\chi^2 = 248.79$, $df = 32$, $P < 0.001$; Gimenez et al. 2017). The transient effect was partly due to fledged individuals never seen again. When the first capture, corresponding to the fledging stage, was removed, the test 3G.SR became non-significant ($\chi^2 = 44.82$, $df = 71$ $P = 0.99$). When both the tests for the presence of transience and trap-dependence are significant, and only them, there is suspicion of heterogeneity in detection (Péron et al. 2010). By modeling age structure and heterogeneity in detection probability in our initial model, we took account for a part of this variance not captured by the JollyMoVe model. In addition, we estimated a variance inflation coefficient ($\hat{c}$), computed as the ratio between the sum of the χ^2 statistic and the sum of the degree of freedom of test components WBWA, 3G.Sm and M.LTEC, which was used in model selection (Burnham and Anderson 2002).

Table S2-1. Results from the GOF tests performed on the adult component of south polar skuas.

Test	χ^2	df	P-value
WBWA	156.8	149	0.31
3G.SR	315.4	47	<0.001
3G.Sm	410.1	257	<0.001
M.ITEC	248.8	32	<0.001
M.LTEC	4.3	3	0.23

References

- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer Science & Business Media.
- Choquet, R., J.-D. Lebreton, O. Gimenez, A.-M. Reboulet, and R. Pradel. 2009. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture-REcapture data. *Ecography* 32:1071–1074.
- Gimenez, O., E. Cam, and J.-M. Gaillard. 2017. Individual heterogeneity and capture-recapture models: what, why and how? *Oikos*.
- Péron, G., P.-A. Crochet, R. Choquet, R. Pradel, J.-D. Lebreton, and O. Gimenez. 2010. Capture-recapture models with heterogeneity to study survival senescence in the wild. *Oikos* 119:524–532.
- Pradel, R., O. Gimenez, and J.-D. Lebreton. 2005. Principles and interest of GOF tests for multistate capture-recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation* 28:189–204.
- Pradel, R., J. E. Hines, J.-D. Lebreton, and J. D. Nichols. 1997. Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics*:60–72.
- Pradel, R., C. M. Wintrebert, and O. Gimenez. 2003. A proposal for a goodness-of-fit test to the Arnason-Schwarz multisite capture-recapture model. *Biometrics* 59:43–53.

Supplementary 3: Modelling age-dependent variations

The threshold model selection approach presented below was used to model age-dependent variations in demographic parameters in the following sequence: detection probability, probability of fledging two chicks, probability of successfully breeding, probability of breeding and probability to survive.

Table S3-1. Results of the multi-model inference procedure used to select the best age model structure of south polar skuas demographic parameters in Pointe Géologie (1963-2014). Deviance: Deviance of the model. QAICc: Akaike's information criterion corrected for small sample size (calculated with a $c = 1.4$). k: number of parameters estimated. Symbols ":" and "_" indicate that age classes are respectively grouped separated, and symbol "i" indicates that the parameter is constant (all age classes grouped). Parameters modelled were apparent survival probability (S), probability of return to the colony (γ), probability of breeding (β), probability of successful breeding (one or two chicks) (δ), probability of successful breeding with two chicks (δ), and the recapture probability (p). Models in bold were the retained models.

	S	r	β	γ	δ	Deviance	QAICc	k
δ (one threshold)	a(1:2)+a(3_28)	i	a(1:3)+a(4_28)	a(1:3)+a(4:5)+a(6_28)	a(1:3)+a(4:28)	13488.97	9850.92	105
	-	-	-	-	a(1:3)+a(4:5)+a(6_28)	13488.31	9852.36	106
	-	-	-	-	a(1:3)+a(4:6)+a(7_28)	13488.20	9852.28	106
	-	-	-	-	a(1:3)+a(4:7)+a(8_28)	13486.12	9850.79	106
	-	-	-	-	a(1:3)+a(4:8)+a(9_28)	13487.00	9851.43	106
	-	-	-	-	a(1:3)+a(4:9)+a(10_28)	13487.11	9851.50	106
δ (two threshold)	a(1:2)+a(3_28)	i	a(1:3)+a(4_28)	a(1:3)+a(4:5)+a(6_28)	a(1:3)+a(4:7)+a(8_26)+a(27_28)	13485.89	9852.74	106
	-	-	-	-	a(1:3)+a(4:7)+a(8_25)+a(26_28)	13485.67	9852.74	107
	-	-	-	-	a(1:3)+a(4:7)+a(8_24)+a(25_28)	13485.54	9852.49	107
	-	-	-	-	a(1:3)+a(4:7)+a(8_23)+a(24_28)	13485.49	9852.45	107
	-	-	-	-	a(1:3)+a(4:7)+a(8_22)+a(23_28)	13485.19	9853.24	107
	-	-	-	-	a(1:3)+a(4:7)+a(8_21)+a(22_28)	13485.16	9853.22	107
γ (one threshold)	a(1:2)+a(3_28)	i	a(1:3)+a(4_28)	a(1:3)+a(4:28)	a(1:3)+a(4:7)+a(8_28)	13515.67	9823.63	83
	-	-	-	a(1:3)+a(4:5)+a(6_28)	-	13515.69	9825.73	84
	-	-	-	a(1:3)+a(4:6)+a(7_28)	-	13509.23	9821.11	84
	-	-	-	a(1:3)+a(4:7)+a(8_28)	-	13513.33	9824.04	84
	-	-	-	a(1:3)+a(4:8)+a(9_28)	-	13511.16	9822.49	84
	-	-	-	a(1:3)+a(4:9)+a(10_28)	-	13509.52	9821.32	84
γ (two threshold)	a(1:2)+a(3_28)	i	a(1:3)+a(4_28)	a(1:3)+a(4:6)+a(7_26)+a(27_28)	a(1:3)+a(4:7)+a(8_28)	13508.49	9822.67	85
	-	-	-	a(1:3)+a(4:6)+a(7_25)+a(26_28)	-	13508.86	9822.94	85
	-	-	-	a(1:3)+a(4:6)+a(7_24)+a(25_28)	-	13508.09	9822.38	85
	-	-	-	a(1:3)+a(4:6)+a(7_23)+a(24_28)	-	13507.54	9822.00	85
	-	-	-	a(1:3)+a(4:6)+a(7_22)+a(23_28)	-	13508.91	9822.97	85
	-	-	-	a(1:3)+a(4:6)+a(7_21)+a(22_28)	-	13508.85	9822.93	85
β (one threshold)	a(1:2)+a(3_28)	i	a(1:3)+a(4_28)	a(1:3)+a(4:6)+a(7_28)	a(1:3)+a(4:7)+a(8_28)	13736.35	9933.54	60
	-	-	-	a(1:3)+a(4:5)+a(6_28)	-	13622.79	9854.49	61
	-	-	-	a(1:3)+a(4:6)+a(7_28)	-	13611.04	9846.10	61
	-	-	-	a(1:3)+a(4:7)+a(8_28)	-	13617.58	9850.77	61
	-	-	-	a(1:3)+a(4:8)+a(9_28)	-	13637.23	9864.81	61
	-	-	-	a(1:3)+a(4:9)+a(10_28)	-	13647.00	9871.79	61
β (two threshold)	a(1:2)+a(3_28)	i	a(1:3)+a(4:6)+a(7_26)+a(27_28)	a(1:3)+a(4:6)+a(7_28)	a(1:3)+a(4:7)+a(8_28)	13610.09	9847.48	62
	-	-	-	a(1:3)+a(4:6)+a(7_25)+a(26_28)	-	13610.42	9847.72	62
	-	-	-	a(1:3)+a(4:6)+a(7_24)+a(25_28)	-	13610.68	9847.91	62
	-	-	-	a(1:3)+a(4:6)+a(7_23)+a(24_28)	-	13611.06	9848.18	62
	-	-	-	a(1:3)+a(4:6)+a(7_22)+a(23_28)	-	13610.53	9847.80	62
	-	-	-	a(1:3)+a(4:6)+a(7_21)+a(22_28)	-	13610.59	9847.84	62
S (one threshold)	a(1:28)	i	a(1:3)+a(4:6)+a(7_28)	-	-	13694.95	9852.75	35
	a(1:2)+a(3_28)	-	-	-	-	13644.52	9818.76	36
	a(1:3)+a(4_28)	-	-	-	-	13647.00	9820.53	36
	a(1:4)+a(5_28)	-	-	-	-	13649.24	9822.14	36
	a(1:5)+a(6_28)	-	-	-	-	13652.23	9824.27	36
	a(1:6)+a(7_28)	-	-	-	-	13655.63	9826.70	36
	a(1:7)+a(8_28)	-	-	-	-	13658.03	9828.41	36
	a(1:8)+a(9_28)	-	-	-	-	13660.94	9830.49	36
S (two threshold)	a(1:9)+a(10_28)	-	-	-	-	13661.19	9830.67	36
	a(1:2)+a(3_26)+a(27_28)	i	a(1:3)+a(4:6)+a(7_28)	a(1:3)+a(4:6)+a(7_28)	a(1:3)+a(4:7)+a(8_28)	13644.51	9820.79	37
	a(1:2)+a(3_25)+a(26_28)	-	-	-	-	13644.08	9820.49	37
	a(1:2)+a(3_24)+a(25_28)	-	-	-	-	13643.01	9819.72	37
	a(1:2)+a(3_23)+a(24_28)	-	-	-	-	13642.56	9819.40	37
	a(1:2)+a(3_22)+a(23_28)	-	-	-	-	13643.40	9820.00	37
	a(1:2)+a(3_21)+a(22_28)	-	-	-	-	13644.25	9824.68	39

We tested for a single threshold in recapture probabilities aiming to separate the phase of increasing detection probability of young individuals progressively returning to the colony, where each age have its own probability, and the later phase where we constrained recapture probability to be constant considering almost all individuals have already returned at the colony. Then, for each demographic parameter (survival probability (S), probability of breeding (β), probability of a successful breeding (one or two chicks) (γ) and probability of a successful breeding with two chicks (δ)) we tried to determine if a single, two or three constant functions determined better age classes with similar values. Firstly, we fitted a constant function grouping all age classes together, representing no change in the parameters through ages. Secondly, we fixed a single threshold separating age classes in two groups, for values of thresholds ranging from the younger age class estimated (1-2 year old for survival and 4 years old for reproduction parameters) to 9 years old (where 95% of individuals returned). This first threshold was considered to represent a shift in a trait value when the population reaches the age of maturity. Thirdly, we fitted a second threshold in addition to the first threshold selected before, between 22 and 28 years old aiming to detect an age at onset of senescence in that trait at older ages.

References

- Gould, W. R., and J. D. Nichols. 1998. Estimation of Temporal Variability of Survival in Animal Populations. *Ecology* 79:2531.
- Morris, W. F., and D. F. Doak. 2004. Buffering of life histories against environmental stochasticity: accounting for a spurious correlation between the variabilities of vital rates and their contributions to fitness. *The American Naturalist* 163:579–590.

Supplementary 4: Calculation of temporal variances

The estimated total variability (S^2) of a demographic trait was calculated as follows (Gould and Nichols 1998):

$$S^2 = \frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n (\hat{\theta}_i - \hat{\bar{\theta}})^2$$

where n is the number of years, $\hat{\theta}_i$ the point estimate of the year i of the given demographic trait and $\hat{\bar{\theta}}$ the mean of the point estimates over all the years. Then, the true temporal variability, τ^2 , can be estimated as:

$$\tau^2 = S^2 - \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \overline{E}[\text{Var}(\hat{\theta}_i|F)] + \frac{2}{n(n-1)} \sum_{i < j} \overline{E}[\text{Cov}(\hat{\theta}_i, \hat{\theta}_j|F)]$$

where the second term is the average of the time specific sampling variance estimates, and

the third term is the average of the time specific sampling covariance estimates. We chose to ignore this last term because values are generally negligible and due to poor estimation of some covariance estimates. Using this approach, it is theoretically possible to obtain negative process variance estimates (Gould and Nichols 1998).

As vital rates are bounded by 0 and 1, their variance is statistically constrained in relation to the mean over time. To make comparisons among age-class groups, we calculated the relativized variance (RV), as in Morris and Doak (2004), and by scaling each (temporal) variance by its maximum possible value, given its mean: $\hat{\theta} * (1 - \hat{\theta})$.

References

- | | |
|---|--|
| <p>Gould, W. R., and J. D. Nichols. 1998. Estimation of Temporal Variability of Survival in Animal Populations. <i>Ecology</i> 79:2531.</p> <p>Morris, W. F., and D. F. Doak. 2004. Buffering</p> | <p>of life histories against environmental stochasticity: accounting for a spurious correlation between the variabilities of vital rates and their contributions to fitness. <i>The American Naturalist</i> 163:579–590.</p> |
|---|--|

Supplementary 5: Environmental, prey and density covariates

Population density

Density-dependence was suggested to affect south polar skua population dynamics in Pointe Géologie (Lande et al. 2002). The suggested mechanism involved was territorial behavior due to the inclusion of both breeding and feeding land (Adélie penguin colonies) in skua territories and the relative proximity of the nests in some areas. Each year, all active nests of breeding pairs were counted on the main islands of the Pointe Géologie archipelago forming the Core Area (Ile des Pétrels, Ile Bernard, Ile Lamarck, Ile Rostand, Ile Le Mauguén and Nunatak du Bon Docteur: Figure S5-1). Every year the entire Core Area was searched for nests during the laying period at regular intervals of 8 to 10 days. The location of each detected nest was reported on a map and the content of the nest noted. Due to the relatively small size of the Core Area (≈ 80 hectares), with ~ 50 breeding pairs annually, the absence of vegetation, and the conspicuous behavior of south polar skuas during breeding with agonistic behavior towards territory intruders, the detection probability of active nests was likely close to one and we assumed that all active nests were detected each year given the monitoring effort deployed. This breeding population count was used as a covariate to investigate density-dependence in demographic traits. The Core Area hosted on average $\approx 83\%$ of the total number of breeding pairs of the Pointe Géologie archipelago (authors unpublished data).

Prey covariates

Two prey covariates were selected corresponding to Antarctic meso-predators regularly consumed by south polar skuas in Pointe Géologie: the emperor penguin and the Adélie penguin.

Emperor penguin dead chicks

Emperor penguins attend colonies from late March to December, with eggs hatching in late July and chicks departing at sea in December. Once arrived on the breeding grounds in October, south polar skuas feed regularly on dead emperor penguin chicks that are available at the sea-ice surface where the penguin colony stayed during the breeding season (Pryor 1968, authors pers. obs.). The emperor penguin colony of Pointe Géologie has been monitored annually since 1962, hosting between 2500 and 3500 breeding pairs during the study period (see Barbraud et al. 2011 for the monitoring procedure). Emperor penguin breeding failure was assessed from May to December by daily counts of lost eggs and dead chicks (Barbraud et al. 2011). We thus used the number of dead chicks of emperor penguins as a measure of food availability for south polar skuas.

Adélie penguins

Adélie penguins arrive at their breeding colonies in mid-October and laying starts mid-November. First chicks hatch in mid-December and disperse at sea in late February. South polar skuas have been observed feeding daily on eggs and chicks of Adélie penguins during the breeding season at Pointe Géologie (Jouventin and Guillotin 1979, Micol and Jouventin 2001), which is also confirmed by isotopic $\delta^{15}\text{N}$ values measured in south polar skuas and Adélie penguins (Cherel 2008, Weimerskirch et al. 2015, Carravieri et al. 2017) and other trophic markers (Goutte et al. 2014). Adélie penguin abundance has been monitored annually at Pointe Géologie (see Jenouvrier et al. 2006 for the monitoring procedure), and the number of breeding pairs (varying between 25000 and 54400 during the study period) was used to represent south polar skua prey availability during the breeding season.

Climate covariates

Selected environmental covariates included two local climate variables for the breeding period in Pointe Géologie: the air temperature recorded at the Dumont d'Urville station and the sea ice concentration (SIC), and one local climate variable for the non-breeding period in eastern Japan Sea: the sea surface temperature anomaly (SSTa).

Sea ice concentration and air temperature

Antarctic apex predators, such as seabirds, are affected by local climatic conditions

such as sea-ice cover and air temperature (Ainley et al. 1994, Barbraud and Weimerskirch 2001, Jenouvrier et al. 2005, 2006, 2012, Ribic et al. 2008, Chapman et al. 2011). Air temperature directly affects energetic costs of growth for juveniles and heat conservation for juveniles and adults of many organisms. In cold environments such as Antarctica, low temperatures increase energy expenditure and can potentially affect demographic traits of juveniles or adults. Air temperatures, taken daily at the Dumont d'Urville station, were provided by British Antarctic Survey (<https://legacy.bas.ac.uk/met/READER/data.html>). Sea ice concentration (the fraction of area covered by sea ice; SIC) impacts top predators mainly indirectly through its effects on the abundance of under ice food resources used by air-breathing apex predators (Nicol 2006, Tynan et al. 2010, Massom and Stammerjohn 2010, Barbraud et al. 2012, Constable et al. 2014). South polar skuas at Pointe Géologie feed only occasionally at sea in sea ice habitats (R. Phillips et al. unpublished data), but its two main preys, Adélie and emperor penguins are among the most sea-ice-dependent seabirds, feeding exclusively on ice-associated food resources (Antarctic krill *Euphausia superba*, crystal krill *Euphausia crystallorophias*, Antarctic silverfish *Pleuragramma antarcticum*, Antarctic lanternfish *Electrona antarctica*; Ridoux and Offredo 1989, Wienecke et al. 2000, Cherel 2008), whose abundance depends on sea ice concentration (Loeb et al. 1997, Smith et al. 2007, Koubbi et al. 2009, Flores et al. 2012). Monthly sea ice concentration data on a 1° scale for the Dumont d'Urville Sea area (65°50'-66°50' N, 139°50'-140°50' E) were obtained from http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/.NCEP/.EMC/.CMB/.GLOBAL/.Reyn_SmithOlv2/.monthly/.sea_ice/index.html. This area corresponds to the main foraging areas of breeding Adélie and emperor penguins at Pointe Géologie determined from tracking studies (Wienecke et al. 2000, Zimmer et al. 2008, Widmann et al. 2015). Monthly SIC data and air temperatures were respectively averaged into two separate periods: spring (September-November) and summer (December-March). The first period corresponds to environmental conditions during the beginning of the breeding cycle of skuas (arrival and occupation of territories and nest sites, laying and incubation). The second period reflects local natal environmental conditions experienced by chicks and feeding adults during the chick rearing period.

Wintering SSTa

During the non-breeding period south polar skuas from Pointe Géologie migrate directly to a well-defined area off eastern Japan (Weimerskirch et al. 2015), where they are suspected to be mainly kleptoparasitic and feed on fishes (Spear and Ainley 1993, Weimerskirch et al. 2015). Since we did not have a direct estimate of food abundance for skuas in their wintering area, we used SSTa, which is known to indirectly affect seabird demography through its effects on oceanic food webs (Barbraud et al. 2012). Monthly SSTa data on a 1° scale were obtained at

<http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/.NCEP/.EMC/.CMB/.GLOBAL/.ReynSmithOlv2/.monthly/.ssta/>, and were averaged over the wintering period (May to June) across the wintering core area (32°50′-44°50′ N, 139°50′-149°50′E: Weimerskirch et al. 2015).

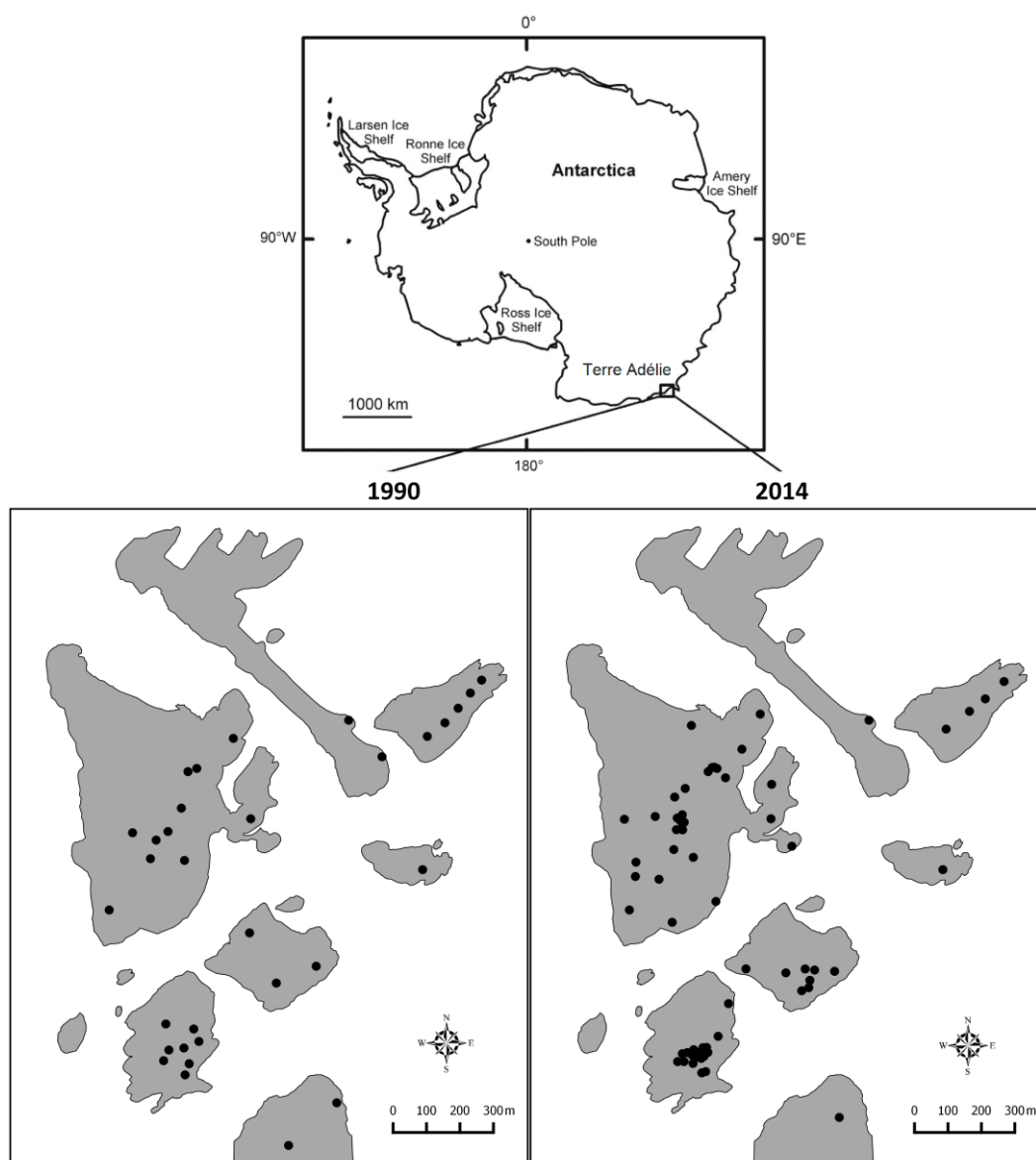


Figure S5-1. Map indicating the location of Terre Adélie in Antarctica and south polar skua nests on the islands of the Core Area at Pointe Géologie indicated by black dots for 1990 (left) and 2014 (right).

References

- Ainley, D. G., C. A. Ribic, and W. R. Fraser. 1994. Ecological Structure among Migrant and Resident Seabirds of the Scotia--Weddell Confluence Region. *The Journal of Animal Ecology* 63:347.
- Barbraud, C., M. Gavrilov, Y. Mizin, and H. Weimerskirch. 2011. Comparison of emperor penguin declines between Pointe Géologie and Haswell Island over the past 50 years. *Antarctic Science* 23:461–468.
- Barbraud, C., V. Rolland, S. Jenouvrier, M. Nevoux, K. Delord, and H. Weimerskirch.

2012. Effects of climate change and fisheries bycatch on Southern Ocean seabirds: a review. *Marine Ecology Progress Series* 454:285–307.
- Barbraud, C., and H. Weimerskirch. 2001. Emperor penguins and climate change. *Nature* 411:183–186.
- Carravieri, A., Y. Cherel, M. Brault-Favrou, C. Churlaud, L. Peluhet, P. Labadie, H. Budzinski, O. Chastel, and P. Bustamante. 2017. From Antarctica to the subtropics: Contrasted geographical concentrations of selenium, mercury, and persistent organic pollutants in skua chicks (*Catharacta spp.*). *Environmental Pollution* 228:464–473.
- Chapman, E., E. Hofmann, D. Patterson, C. Ribic, and W. Fraser. 2011. Marine and terrestrial factors affecting Adélie-penguin *Pygoscelis adeliae* chick growth and recruitment off the western Antarctic Peninsula. *Marine Ecology Progress Series* 436:273–289.
- Cherel, Y. 2008. Isotopic niches of emperor and Adélie penguins in Adélie Land, Antarctica. *Marine Biology* 154:813–821.
- Constable, A. J., J. Melbourne-Thomas, S. P. Corney, K. R. Arrigo, C. Barbraud, D. K. A. Barnes, N. L. Bindoff, P. W. Boyd, A. Brandt, D. P. Costa, A. T. Davidson, H. W. Ducklow, L. Emmerson, M. Fukuchi, J. Gutt, M. A. Hindell, E. E. Hofmann, G. W. Hosie, T. Iida, S. Jacob, N. M. Johnston, S. Kawaguchi, N. Kokubun, P. Koubbi, M.-A. Lea, A. Makhado, R. A. Massom, K. Meiners, M. P. Meredith, E. J. Murphy, S. Nicol, K. Reid, K. Richerson, M. J. Riddle, S. R. Rintoul, W. O. Smith, C. Southwell, J. S. Stark, M. Sumner, K. M. Swadling, K. T. Takahashi, P. N. Trathan, D. C. Welsford, H. Weimerskirch, K. J. Westwood, B. C. Wienecke, D. Wolf-Gladrow, S. W. Wright, J. C. Xavier, and P. Ziegler. 2014. Climate change and Southern Ocean ecosystems I: how changes in physical habitats directly affect marine biota. *Global Change Biology* 20:3004–3025.
- Flores, H., J. A. van Franeker, V. Siegel, M. Haraldsson, V. Strass, E. H. Meesters, U. Bathmann, and W. J. Wolff. 2012. The Association of Antarctic Krill *Euphausia superba* with the Under-Ice Habitat. *PLoS ONE* 7:e31775.
- Goutte, A., P. Bustamante, C. Barbraud, K. Delord, H. Weimerskirch, and O. Chastel. 2014. Demographic responses to mercury exposure in two closely related Antarctic top predators. *Ecology* 95:1075–1086.
- Jenouvrier, S., C. Barbraud, and H. Weimerskirch. 2005. Long-term contrasted responses to climate of two antarctic seabird species. *Ecology* 86:2889–2903.
- Jenouvrier, S., C. Barbraud, and H. Weimerskirch. 2006. Sea ice affects the population dynamics of Adélie penguins in Terre Adélie. *Polar Biology* 29:413–423.
- Jenouvrier, S., M. Holland, J. Stroeve, C. Barbraud, H. Weimerskirch, M. Serreze, and H. Caswell. 2012. Effects of climate change on an emperor penguin population: analysis of coupled demographic and climate models. *Global Change Biology* 18:2756–2770.
- Jouventin, P., and M. Guillotin. 1979. Socio-écologie du skua Antarctique à Pointe Géologie.
- Koubbi, P., G. Duhamel, J.-H. Hecq, C. Beans, C. Loots, P. Pruvost, E. Tavernier, M. Vacchi, and C. Vallet. 2009. Ichthyoplankton in the neritic and coastal zone of Antarctica and Subantarctic islands: A review. *Journal of Marine Systems* 78:547–556.
- Lande, R., S. Engen, B.-E. Saether, F. Filli, E. Matthysen, and H. Weimerskirch. 2002. Estimating density dependence from population time series using demographic theory and life-history data. *The American Naturalist* 159:321–337.

- Loeb, V., V. Siegel, O. Holm-Hansen, R. Hewitt, W. Fraser, W. Trivelpiece, and S. Trivelpiece. 1997. Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature* 387:897–900.
- Massom, R. A., and S. E. Stammerjohn. 2010. Antarctic sea ice change and variability – Physical and ecological implications. *Polar Science* 4:149–186.
- Micol, T., and P. Jouventin. 2001. Long-term population trends in seven Antarctic seabirds at Pointe Géologie (Terre Adélie). *Polar Biology* 24:175–185.
- Nicol, S. 2006. Krill, currents, and sea ice: *Euphausia superba* and its changing environment. *Bioscience* 56:111–120.
- Pryor, M. E. 1968. The Avifauna of Haswell Island, Antarctica. Pages 57–82 in O. L. A. Jr, editor. *Antarctic Bird Studies*. American Geophysical Union.
- Ribic, C. A., E. Chapman, W. R. Fraser, G. L. Lawson, and P. H. Wiebe. 2008. Top predators in relation to bathymetry, ice and krill during austral winter in Marguerite Bay, Antarctica. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 55:485–499.
- Ridoux, V., and C. Offredo. 1989. The diets of five summer breeding seabirds in Adélie Land, Antarctica. *Polar Biology* 9:137–145.
- Smith, W. O., D. G. Ainley, and R. Cattaneo-Vietti. 2007. Trophic interactions within the Ross Sea continental shelf ecosystem. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362:95–111.
- Spear, L., and D. G. Ainley. 1993. Kleptoparasitism by Kermadec Petrels, Jaegers, and Skuas in the Eastern Tropical Pacific: Evidence of Mimicry by Two Species of *Pterodroma*. *The Auk* 110:222–233.
- Tynan, C. T., D. G. Ainley, and I. Stirling. 2010. Sea ice: a critical habitat for polar marine mammals and birds. *Sea Ice*:395–424.
- Weimerskirch, H., A. Tarroux, O. Chastel, K. Delord, Y. Cherel, and S. Descamps. 2015. Population-specific wintering distributions of adult south polar skuas over three oceans. *Marine Ecology Progress Series* 538:229–237.
- Widmann, M., A. Kato, B. Raymond, F. Angelier, B. Arthur, O. Chastel, M. Pellé, T. Raclo, and Y. Ropert-Coudert. 2015. Habitat use and sex-specific foraging behaviour of Adélie penguins throughout the breeding season in Adélie Land, East Antarctica. *Movement Ecology* 3.
- Wienecke, B. C., R. Lawless, D. Rodary, C.-A. Bost, R. Thomson, T. Pauly, G. Robertson, K. R. Kerry, and Y. LeMaho. 2000. Adélie penguin foraging behaviour and krill abundance along the Wilkes and Adélie land coasts, Antarctica. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 47:2573–2587.
- Zimmer, I., R. P. Wilson, C. Gilbert, M. Beaulieu, A. Ancel, and J. Plötz. 2008. Foraging movements of emperor penguins at Pointe Géologie, Antarctica. *Polar Biology* 31:229–243.

Supplementary 6: Testing for the effect of covariates

An ANODEV test (Skalski et al. 1993) was used to detect covariate effects on demographic parameters by comparing deviances among the time model (F_t), the constant model (F_{cst}) and the covariate model (F_{cov}):

$$Ftest_{cst/cov/t} = \frac{\left(\frac{Dev(F_{cst}) - Dev(F_{cov})}{J - 1} \right)}{\left(\frac{Dev(F_{cov}) - Dev(F_t)}{n - J} \right)}$$

where J is the number of parameters describing the relationship between the demographic trait and the covariate and n the number of demographic trait estimates obtained from the time model.

The proportion of deviance taken into account by the covariate (R^2) was also calculated (Grosbois et al. 2008):

$$R^2 = \frac{Dev(F_{cst}) - Dev(F_{cov})}{Dev(F_{cst}) - Dev(F_t)}$$

We controlled for the false discovery rate (Benjamini and Hochberg 1995) and compared Benjamini-Hochberg adjusted P values. As interpreting individual coefficients of a model in which collinearity between predictors exists is a long-standing problem in ecological modeling (Graham 2003), we also checked collinearity of covariates. The vif (Variance Inflation Factor) function in the usdm package ('usdm' package v1.1-15; Naimi 2015) were used for this purpose and a vif of 2 was taken as an upper limit. Finally, in order to avoid a spurious correlation with covariates in the presence of temporal trends, linear and quadratic trends in demographic parameters were investigated using ANODEV tests (Table S6-2), and in climatic and prey covariates in R with generalized additive models GAM (Figure S6-1). If temporal trends were detected we followed the procedure in Grosbois et al. (2008, p. 374-375).

Table S6-1. Set of covariates tested on each age-class of each demographic trait. L: tested with a linear regression. Q: tested with a quadratic regression. Parameters were: (S) apparent survival probability, (*r*) probability of return to the colony, (β) probability of breeding, (γ) probability of successful breeding (one or two chicks), (δ) probability of successful breeding with two chicks.

Parameter	S		β		γ		δ	
Age-class	1-2yo	3-28yo	4-6yo	7-28yo	4-6yo	7-28yo	4-7yo	8-28yo
Density-dependence	L	L	L	L	L	L	L	L
Number of emperor penguin dead chicks		L	L	L	L	L	L	L
Number of breeding pairs of Adélie penguins		L	L	L	L	L	L	L
Air temperature during summer	L+Q	L+Q			L+Q	L+Q	L+Q	L+Q
Air temperature during spring		L+Q	L+Q	L+Q	L+Q	L+Q	L+Q	L+Q
Sea ice concentration during summer	L+Q	L+Q			L+Q	L+Q	L+Q	L+Q
Sea ice concentration during spring		L+Q	L+Q	L+Q	L+Q	L+Q	L+Q	L+Q
Sea surface temperature anomalies in the wintering area		L+Q	L+Q	L+Q	L+Q	L+Q	L+Q	L+Q

Table S6-2. Testing for linear and quadratic temporal trends in demographic parameters. Trends were tested with an analysis of deviance (ANODEV). ANODEV is the *F*-statistic ($F_{(df1, df2)}$), R^2 is the proportion of variance taking into account by the trend. Selected trends are indicated in bold. Parameters were: (S) apparent survival probability, (*r*) probability of return to the colony, (β) probability of breeding, (γ) probability of successful breeding (one or two chicks), (δ) probability of successful breeding with two chicks.

Parameter	Age-class	Linear trends				Quadratic trends			
		ANODEV	P-value	R^2	Trend	ANODEV	P-value	R^2	Trend
S	1-2yo	19.39 _(1,24)	<0.001	0.45	+	20.10 _(2,23)	<0.0001	0.64	+
	3-28yo	8.098 _(1,24)	0.009	0.25	+	3.999 _(2,23)	0.032	0.26	+
β	4-6yo	0.356 _(1,24)	0.556	0.02		0.176 _(2,23)	0.840	0.02	
	7-28yo	7.051 _(1,24)	0.014	0.23	-	5.990 _(2,23)	0.008	0.34	-
γ	4-6yo	2.829 _(1,24)	0.106	0.11		2.485 _(2,23)	0.105	0.18	
	7-28yo	4.461 _(1,24)	0.045	0.16	-	2.644 _(2,23)	0.102	0.19	
δ	4-7yo	1.391 _(1,24)	0.250	0.06		3.269 _(2,23)	0.056	0.22	
	8-28yo	0.105 _(1,24)	0.748	0.00		0.725 _(2,23)	0.495	0.06	

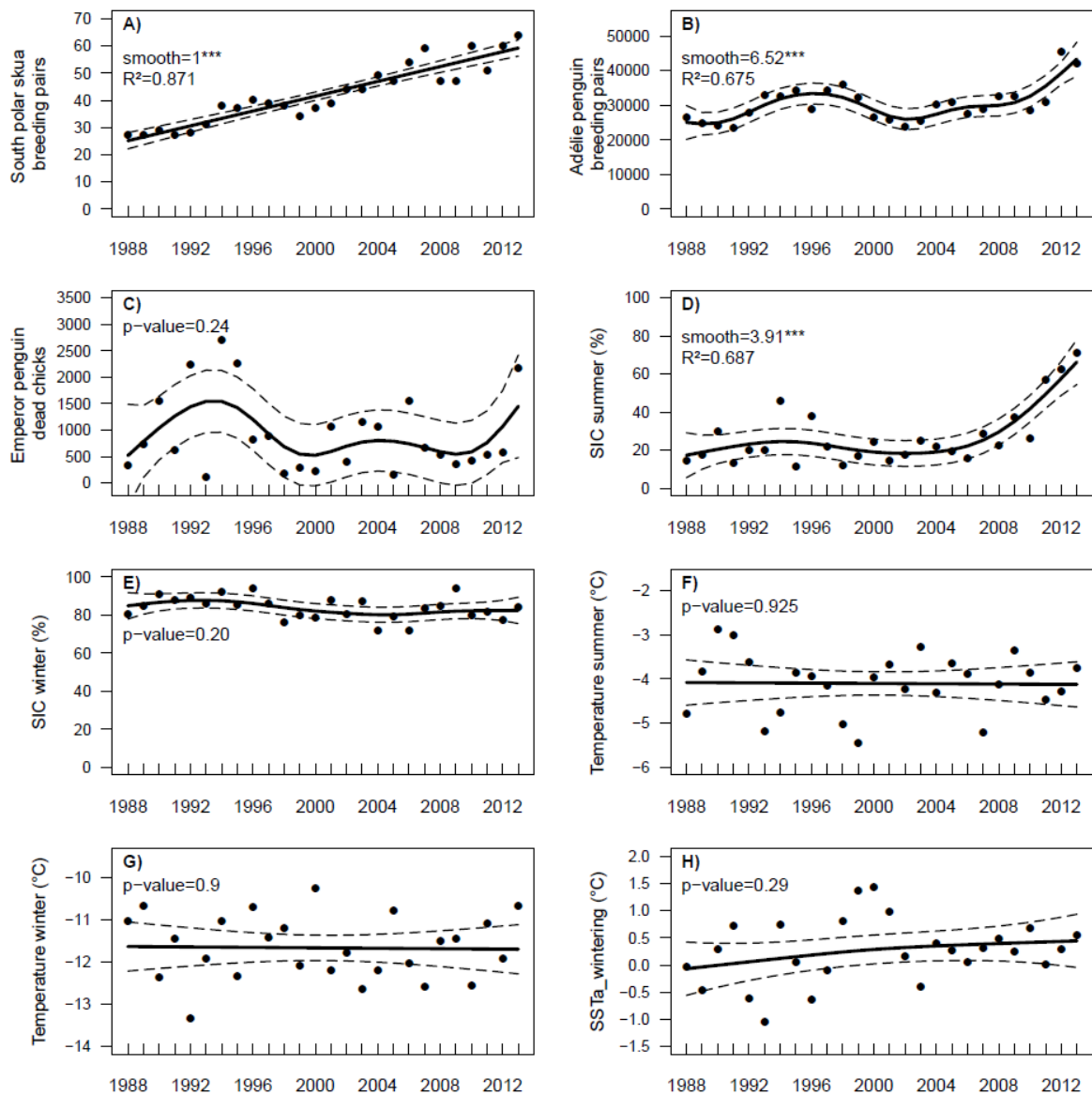


Figure S6-1. Plots of smooth parameters of climate and prey covariates from 1988 to 2013. A) Smooth of the number of breeding pairs of south polar skua on the Core Area of Pointe Géologie B) Smooth of the number of Adélie penguin breeding pairs. C) Smooth of the number of dead chicks of emperor penguin. D) Smooth of sea ice concentration (SIC) for the Dumont d'Urville Sea area in summer. E) Smooth of sea ice concentration (SIC) for the Dumont d'Urville Sea area in spring. F) Smooth of the air temperature (Temp) recorded at the Dumont d'Urville station in summer. G) Smooth of the air temperature (Temp) recorded at the Dumont d'Urville station in and spring. H) Smooth of the sea surface temperature anomaly (SSTa_wintering) in the wintering area.

References

- Benjamini, Y., and Y. Hochberg. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the royal statistical society. Series B (Methodological)*:289–300.
- Graham, M. H. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84:2809–2815.
- Grosbois, V., O. Gimenez, J.-M. Gaillard, R. Pradel, C. Barbraud, J. Clobert, A. P. Møller, and H. Weimerskirch. 2008. Assessing the impact of climate variation on survival in

vertebrate populations. *Biological Reviews* 83:357–399.

Naimi, B. 2015. usdm: Uncertainty analysis for species distribution models, R package version 1.1-12.

Skalski, J. R., A. Hoffmann, and S. G. Smith. 1993. Testing the significance of individual- and cohort-level covariates in animal survival studies. *Marked individuals in the study of bird population*:9–28.

Supplementary 7: Sensitivity analysis

The sensitivity (S) of the demographic trait (D) to the covariate (cov) was in the case of a linear regression model (Horswill et al. 2014) when only the covariate (cov) was selected:

$$S_{cov} = \frac{\partial \bar{D}}{\partial cov}$$

$$S_{cov} = \hat{\beta}_1(\hat{D} - \hat{D}^2)$$

where: $logit(\hat{D}) = \beta_0 + \beta_1 * x_{cov}$

In the case of a quadratic regression model, the sensitivity became a linear equation:

$$S_{cov^2} = \frac{\partial \bar{D}}{\partial cov^2}$$

$$S_{cov^2} = (2\hat{\beta}_2x + \hat{\beta}_1)(\hat{D} - \hat{D}^2)$$

where $logit(\hat{D}) = \beta_0 + \beta_1x + \beta_2x_{cov}^2$

In order to have comparable sensitivities for linear and quadratic regression models, sensitivities were calculated on the slope of the secant lines of the curve before and after the inflexion point (*i.e.* we broke the quadratic curve in two linear regressions). Sensitivity thus represented the linear sensitivity of a demographic trait to a given range of values of a covariate.

Reference

Horswill, C., J. Matthiopoulos, J. A. Green, M. P. Meredith, J. Forcada, H. Peat, M. Preston, P. N. Trathan, and N. Ratcliffe. 2014. Survival in macaroni penguins and the relative importance of different drivers: individual traits, predation pressure and environmental variability. *Journal of Animal Ecology* 83:1057–1067.

Supplementary 8: MATLAB Codes

In order to get a single value at equilibrium for the graphical representation of the total population or of the number of breeding pairs as a function of selected covariates, we

averaged the last 50 iterations of the 1000 time steps of population projection at each fixed values of selected covariates.

Function returning population matrix:

```
function [theta]=parameter_ENV(Nd,Ad,SIC_summer)
%INPUTS
% Nd: Number of breeding south polar skua individuals
% Ad: Number of Adélie penguin breeding pairs
% SIC_summer: Sea ice concentration in summer
% OUTPUT vector of parameters
%%

theta=zeros(8,1);
theta(1) = 1/(1+exp(-(-2.017385557+17.810328441*SIC_summer))); % Survival probability 1-2 years old individuals
theta(2) = 0.91; % Survival probability 3-28 years old individuals
theta(3) = 0.37; % Breeding probability 4-6 years old individuals
theta(4) = 1/(1+exp(- (3.017680836-0.522861176*(Nd/20)+0.478927858*(Ad/10000)))); % Breeding probability 7-28 years old individuals
theta(5) = 1/(1+exp(- (5.040227515-1.247196555*(Ad/10000)-6.49688046*SIC_summer))); % Breeding success probability 4-6 years old individuals
theta(6) = 1/(1+exp(- (3.829957381-1.013949552*(Ad/10000)))); % Breeding success probability 7-28 years old individuals
theta(7) = 0.2; % Probability of raising 2 chicks 4-7 years old individuals
theta(8) = 0.279; % Probability of raising 2 chicks 8-28 years old individuals
%return
```

Matrix containing the demographic rates the demographic rates linked to the selected covariates:

```
function out = popmat(theta)

% Return the population matrix (8*8); 8 stages based on age:
A=zeros(8,8);
U=zeros(8,8);
F=zeros(8,8);

% SURVIVAL
A(2,1)=theta(1);
A(3,2)=theta(1);
for i=4:8
    A(i,i-1)=theta(2);
end
A(8,8)=theta(2);
U=A;

% FECUNDITY
A(1,4)=0.5*theta(2)*theta(3)*theta(5)*(1+theta(7));
A(1,5)=0.5*theta(2)*theta(3)*theta(5)*(1+theta(7));
A(1,6)=0.5*theta(2)*theta(3)*theta(5)*(1+theta(7));
A(1,7)=0.5*theta(2)*theta(4)*theta(6)*(1+theta(7));
A(1,8)=0.5*theta(2)*theta(4)*theta(6)*(1+theta(8));

F(1,:)=A(1,:);

% transition marix
out.A=A;
out.F=F;
out.U=U;
out.theta=theta;
return
```

Supplementary 9: Testing for age-specific covariate effects on demographic traits

Table S9-1. Modelling covariate effects on survival probability of south polar skuas during the first two years. AICc: Akaike's information criterion corrected for small sample size, k : number of parameters estimated, Dev: Deviance. ANODEV is the F -statistic ($F_{(df1, df2)}$), R^2 is the proportion of variance explained by the covariate. P-value: Benjamini-Hochberg adjusted P -value (with uncorrected values into brackets). Retained models are indicated in bold.

Step	Hypothesis tested	k	Dev	ANODEV	P -value (uncorrected)	R^2
	Time dependent	62	13587.06			
	Linear effect of density-dependence	38	13619.90	12.708 _(1,24)	0.002 (0.002)	0.35
1.	Linear effect of density-dependence (de-trended) in presence of a temporal quadratic trend	40	13604.06	1.806 _(1,24)	0.192 (0.192)	0.07
	Constant over time	37	13637.29			
	Linear effect of summer sea ice concentration	38	13621.94	10.567_(1,24)	0.017 (0.003)	0.31
	Quadratic effect of summer sea ice concentration	39	13618.83	6.685 _(2,23)	0.013 (0.005)	0.37
	Quadratic effect of summer air temperature	39	13635.17	0.509 _(2,23)	1.013 (0.608)	0.04
2.	Linear effect of summer air temperature	38	13637.17	0.060 _(1,24)	1.010 (0.808)	0.00
	Linear effect of the number of Adélie penguins breeding pairs	38	13637.21	0.041 _(1,24)	0.842 (0.842)	0.00

Table S9-2. Modelling covariate effects on survival probability of south polar skuas between 3 and 28 years old. AICc: Akaike's information criterion corrected for small sample size, k : number of parameters estimated, Dev: Deviance. ANODEV is the F -statistic ($F_{(df1, df2)}$), R^2 is the proportion of variance explained by the covariate. P-value: Benjamini-Hochberg adjusted P -value (with uncorrected values into brackets). Retained models are indicated in bold.

Step	Hypothesis tested	k	Dev	ANODEV	P -value (uncorrected)	R^2
	Time dependent	62	13511.21			
	Linear effect of density-dependence	38	13576.74	5.947 _(1,24)	0.023 (0.023)	0.20
1.	Linear effect of density-dependence (de-trended) in presence of a temporal linear trend	40	13570.46	0.766 _(1,24)	0.390 (0.390)	0.03
	Constant over time	37	13592.98			
	Linear effect of summer sea ice concentration	38	13579.49	4.740 _(1,24)	0.474 (0.040)	0.16
	Linear effect of summer air temperature	38	13579.71	4.648 _(1,24)	0.248 (0.041)	0.16
	Quadratic effect of summer air temperature	39	13577.88	2.605 _(2,23)	0.382 (0.096)	0.18
	Quadratic effect of summer sea ice concentration	39	13578.04	2.570 _(2,23)	0.295 (0.098)	0.18
	Linear effect of wintering SSTa	38	13590.21	0.841 _(1,24)	0.884 (0.368)	0.03
	Quadratic effect of wintering SSTa	39	13587.29	0.860 _(2,23)	0.873 (0.437)	0.07
2.	Linear effect of the number of Adélie penguins breeding pairs	38	13590.93	0.614 _(1,24)	0.756 (0.441)	0.02
	Quadratic effect of spring sea ice concentration	39	13587.43	0.837 _(2,23)	0.669 (0.446)	0.07
	Linear effect of the number of dead emperor penguins chicks	38	13592.02	0.140 _(1,24)	0.949 (0.712)	0.01
	Linear effect of spring air temperature	38	13592.71	0.081 _(1,24)	0.935 (0.779)	0.00
	Quadratic effect of spring air temperature	39	13592.14	0.118 _(2,23)	0.970 (0.889)	0.01
	Linear effect of spring sea ice concentration	38	13592.95	0.007 _(1,24)	0.937 (0.937)	0.00

Table S9-3. Modelling covariate effects on breeding probability of south polar skuas between 4 and 6 years old. AICc: Akaike's information criterion corrected for small sample size, k : number of parameters estimated, Dev : Deviance. ANODEV is the F -statistic ($F_{(df1, df2)}$), R^2 is the proportion of variance explained by the covariate. P-value: Benjamini-Hochberg adjusted P -value (with uncorrected values into brackets). Retained models are indicated in bold.

Step	Hypothesis tested	k	Dev	ANODEV	P -value (uncorrected)	R^2
1.	Time dependent	62	13570.18			
	Linear effect of density-dependence	38	13626.76	1.329 _(1,24)	0.260 (0.260)	0.05
	Constant over time	37	13629.35			
2.	Quadratic effect of spring air temperature	39	13612.16	4.858 _(2,23)	0.139 (0.017)	0.30
	Linear effect of the number of dead emperor penguins chicks	38	13624.28	2.488 _(1,24)	0.511 (0.128)	0.09
	Linear effect of spring air temperature	38	13628.90	0.404 _(1,24)	1.416 (0.531)	0.02
	Linear effect of the number of Adélie penguins breeding pairs	38	13629.16	0.296 _(1,24)	1.183 (0.591)	0.01
	Quadratic effect of spring sea ice concentration	39	13627.46	0.489 _(2,23)	0.991 (0.620)	0.04
	Quadratic effect of wintering SSTa	39	13628.73	0.229 _(2,23)	1.063 (0.797)	0.02
	Linear effect of spring sea ice concentration	38	13629.82	0.028 _(1,24)	0.992 (0.868)	0.00
	Linear effect of wintering SSTa	38	13629.88	0.006 _(1,24)	0.939 (0.939)	0.00

Table S9-4. Modelling covariate effects on breeding probability of south polar skuas between 7 and 28 years old. AICc: Akaike's information criterion corrected for small sample size, k : number of parameters estimated, Dev : Deviance. ANODEV is the F -statistic ($F_{(df1, df2)}$), R^2 is the proportion of variance explained by the covariate. P-value: Benjamini-Hochberg adjusted P -value (with uncorrected values into brackets). Retained models are indicated in bold.

Step	Hypothesis tested	k	Dev	ANODEV	P -value (uncorrected)	R^2
1.	Time dependent	62	13585.37			
	Linear effect of density-dependence	38	13626.83	9.996_(1,24)	0.004 (0.004)	0.29
	Linear effect of density-dependence (de-trended) in presence of a temporal quadratic trend	40	13618.09	4.326_(1,24)	0.048 (0.048)	0.15
	Constant over time	37	13644.11			
2.	Linear density-dependence +	39	13620.14	7.928_(2,23)	0.019 (0.002)	0.41
		39	13625.24	5.441 _(2,23)	0.046 (0.012)	0.32
		39	13625.41	5.372 _(2,23)	0.033 (0.012)	0.32
		39	13625.93	5.154 _(2,23)	0.028 (0.014)	0.31
		39	13626.68	4.854 _(2,23)	0.028 (0.017)	0.30
		40	13623.00	4.114 _(3,22)	0.025 (0.019)	0.36
		40	13625.95	3.281 _(3,22)	0.040 (0.035)	0.32
		40	13625.39	3.430 _(3,22)	0.040 (0.040)	0.31

Table S9-5. Modelling covariate effects on breeding success probability of south polar skuas between 4 and 6 years old. AICc: Akaike's information criterion corrected for small sample size, k : number of parameters estimated, Dev : Deviance. ANODEV is the F -statistic ($F_{(df1,df2)}$), R^2 is the proportion of variance explained by the covariate. P-value: Benjamini-Hochberg adjusted P -value (with uncorrected values into brackets). Retained models are indicated in bold.

Step	Hypothesis tested	k	Dev	ANODEV	P -value (uncorrected)	R^2
	Time dependent	62	13616.40			
1.	Linear effect of density-dependence	38	13639.49	1.643 _(1,24)	0.552(0.212)	0.06
	Constant over time	37	13641.07			
	Linear effect of summer sea ice concentration	38	13632.73	12.269_(1,24)	0.022(0.002)	0.34
	Linear effect of the number of Adélie penguins breeding pairs	38	13634.45	8.808_(1,24)	0.040(0.008)	0.27
	Quadratic effect of summer sea ice concentration	39	13632.60	6.016_(2,23)	0.032(0.008)	0.34
	Linear effect of the number of dead emperor penguins chicks	38	13638.99	2.211 _(1,24)	0.450(0.150)	0.08
	Linear effect of wintering SSTa	38	13640.27	0.804 _(1,24)	0.909(0.379)	0.03
2.	Linear effect of summer air temperature	38	13640.33	0.743 _(1,24)	0.794(0.397)	0.03
	Linear effect of spring air temperature	38	13640.73	0.339 _(1,24)	0.970(0.566)	0.01
	Quadratic effect of spring sea ice concentration	39	13640.03	0.510 _(2,23)	0.911(0.607)	0.04
	Quadratic effect of summer air temperature	39	13640.19	0.429 _(2,23)	0.875(0.657)	0.04
	Quadratic effect of wintering SSTa	39	13640.27	0.388 _(2,23)	0.819(0.683)	0.03
	Quadratic effect of spring air temperature	39	13640.75	0.153 _(2,23)	0.937(0.859)	0.01
	Linear effect of spring sea ice concentration	38	13641.06	0.009 _(1,24)	0.924(0.924)	0.00
	Additive linear effects of the number of Adélie penguins breeding pairs and summer sea ice concentration	39	13631.32	7.525_(2,23)	(0.003)	0.40
3.	Additive linear effects of the number of Adélie penguins breeding pairs and quadratic effect of summer sea ice concentration	40	13631.37	4.755 _(3,22)	(0.011)	0.39

Table S9-6. Modelling covariate effects on breeding success probability of south polar skuas between 7 and 28 years old. AICc: Akaike's information criterion corrected for small sample size, k : number of parameters estimated, Dev : Deviance. ANODEV is the F -statistic ($F_{(df1,df2)}$), R^2 is the proportion of variance explained by the covariate. P-value: Benjamini-Hochberg adjusted P -value (with uncorrected values into brackets). Retained models are indicated in bold.

Step	Hypothesis tested	k	Dev	ANODEV	P -value (uncorrected)	R^2
	Time dependent	62	13433.21			
	Linear effect of density-dependence	38	13606.76	4.983 _(1,24)	0.035(0.035)	0.17
1.	Linear effect of density-dependence (de-trended) in presence of a temporal linear trend	39	13606.04	0.340 _(1,24)	0.565(0.565)	0.01
	Constant over time	37	13642.79			
	Linear effect of the number of Adélie penguins breeding pairs	38	13559.44	15.846_(1,24)	0.007(0.001)	0.40
	Linear effect of summer sea ice concentration	38	13610.47	4.376 _(1,24)	0.283(0.047)	0.15
	Quadratic effect of summer sea ice concentration	39	13609.44	2.176 _(2,23)	0.545(0.136)	0.16
	Linear effect of summer air temperature	38	13627.91	1.834 _(1,24)	0.565(0.188)	0.07
	Quadratic effect of summer air temperature	39	13620.95	1.338 _(2,23)	0.677(0.282)	0.10
2.	Quadratic effect of wintering SSTa	39	13633.43	0.538 _(2,23)	1.183(0.591)	0.04
	Linear effect of spring air temperature	38	13641.51	0.147 _(1,24)	1.208(0.705)	0.01
	Linear effect of the number of dead emperor penguins chicks	38	13642.23	0.064 _(1,24)	1.203(0.802)	0.00
	Quadratic effect of spring air temperature	39	13639.40	0.189 _(2,23)	1.105(0.829)	0.02
	Linear effect of wintering SSTa	38	13642.59	0.022 _(1,24)	1.059(0.882)	0.00
	Linear effect of spring sea ice concentration	38	13642.76	0.004 _(1,24)	1.038(0.952)	0.00
	Quadratic effect of spring sea ice concentration	38	13642.00	0.044 _(1,24)	0.957(0.957)	0.00

Table S9-7. Modelling covariate effects on the probability of fledging two chicks in south polar skuas between 4 and 7 years old. AICc: Akaike's information criterion corrected for small sample size, k : number of parameters estimated, Dev : Deviance. ANODEV is the F -statistic ($F_{(df1, df2)}$), R^2 is the proportion of variance explained by the covariate. P-value: Benjamini-Hochberg adjusted P -value (with uncorrected values into brackets). Retained models are indicated in bold.

Step	Hypothesis tested	k	Dev	ANODEV	P -value (uncorrected)	R^2
1.	Time dependent	62	13621.67			
	Linear effect of density-dependence	38	13643.13	0.985 _(1,24)	0.331 (0.331)	0.04
	Constant over time	37	13644.01			
	Linear effect of the number of Adélie penguins breeding pairs	38	13641.01	3.719 _(1,24)	0.788 (0.066)	0.13
	Linear effect of summer air temperature	38	13641.98	2.395 _(1,24)	0.809 (0.135)	0.09
	Quadratic effect of summer air temperature	39	13641.37	1.541 _(2,23)	1.942 (0.236)	0.12
	Linear effect of wintering SSTa	38	13642.77	1.412 _(1,24)	0.739 (0.246)	0.06
	Quadratic effect of summer sea ice concentration	39	13642.73	0.698 _(2,23)	1.220 (0.508)	0.06
	Linear effect of spring sea ice concentration	38	13643.88	0.133 _(1,24)	1.266 (0.633)	0.01
	Linear effect of the number of dead emperor penguins chicks	38	13643.88	0.141 _(1,24)	1.218 (0.711)	0.01
2.	Linear effect of summer sea ice concentration	38	13643.88	0.139 _(1,24)	1.069 (0.713)	0.01
	Linear effect of spring air temperature	38	13643.88	0.133 _(1,24)	0.959 (0.719)	0.01
	Quadratic effect of spring air temperature	39	13643.68	0.171 _(2,23)	1.013 (0.844)	0.01
	Quadratic effect of spring sea ice concentration	39	13643.83	0.090 _(2,23)	0.998 (0.915)	0.01
	Quadratic effect of wintering SSTa	39	13642.24	0.985 _(2,23)	0.998 (0.998)	0.08

Table S9-8. Modelling covariate effects on the probability of fledging two chicks in south polar skuas between 8 and 28 years old. AICc: Akaike's information criterion corrected for small sample size, k : number of parameters estimated, Dev : Deviance. ANODEV is the F -statistic ($F_{(df1, df2)}$), R^2 is the proportion of variance explained by the covariate. P-value: Benjamini-Hochberg adjusted P -value (with uncorrected values into brackets). Retained models are indicated in bold.

Step	Hypothesis tested	k	Dev	ANODEV	P -value (uncorrected)	R^2
1.	Time dependent	62	13586.05			
	Linear effect of density-dependence	38	13642.85	0.489 _(1,24)	0.491 (0.491)	0.02
	Constant over time	37	13644.01			
	Linear effect of the number of dead emperor penguins chicks	38	13637.54	3.018 _(1,24)	1.142 (0.095)	0.11
	Linear effect of wintering SSTa	38	13640.84	1.391 _(1,24)	1.499 (0.250)	0.05
	Linear effect of summer sea ice concentration	38	13642.20	0.775 _(1,24)	1.549 (0.387)	0.03
	Quadratic effect of wintering SSTa	39	13640.64	0.710 _(2,23)	1.507 (0.502)	0.06
	Linear effect of spring air temperature	38	13642.96	0.444 _(1,24)	1.228 (0.512)	0.02
	Quadratic effect of summer sea ice concentration	39	13642.00	0.413 _(2,23)	1.333 (0.666)	0.03
	Linear effect of summer air temperature	38	13643.68	0.138 _(1,24)	1.224 (0.714)	0.01
2.	Quadratic effect of spring air temperature	39	13642.42	0.324 _(2,23)	1.090 (0.727)	0.03
	Quadratic effect of summer air temperature	39	13642.62	0.281 _(2,23)	0.010 (0.758)	0.02
	Linear effect of the number of Adélie penguins breeding pairs	38	13644.00	0.004 _(1,24)	1.140 (0.950)	0.00
	Linear effect of spring sea ice concentration	38	13644.00	0.004 _(1,24)	1.039 (0.952)	0.00
	Quadratic effect of spring sea ice concentration	39	13644.00	0.002 _(2,23)	0.998 (0.998)	0.00

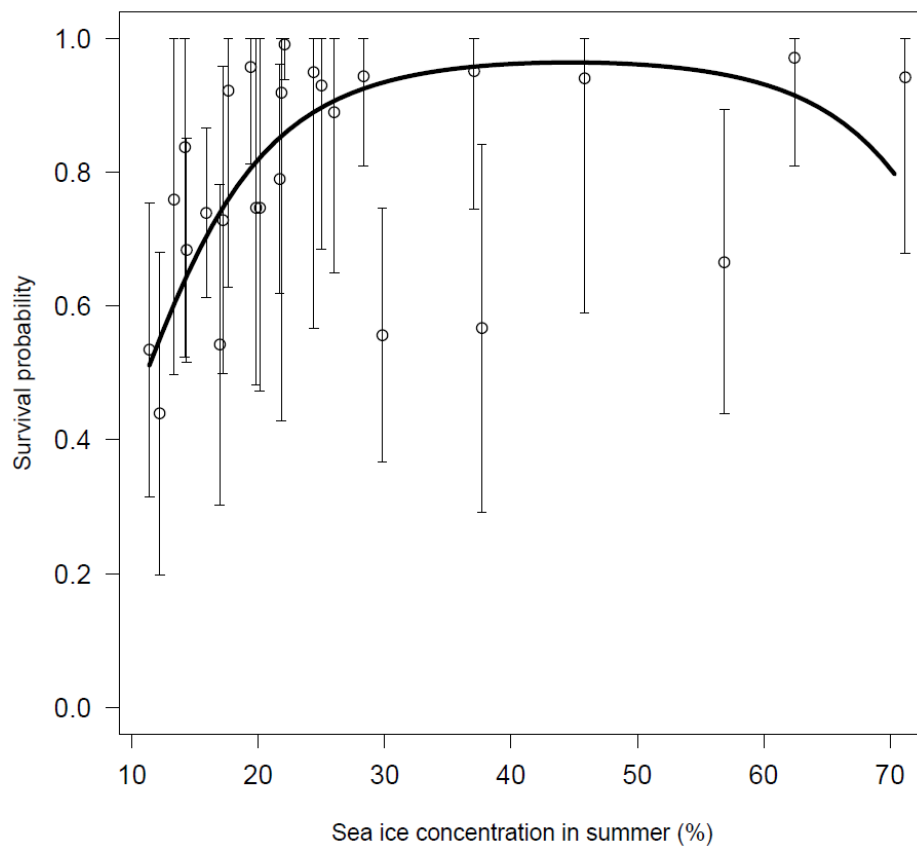


Figure S9-1. Survival probability of south polar skuas from fledging to 2 years old as a quadratic function of SIC in summer. Plain line represents the modelled relationship obtained from the covariate model. Points represent time dependent survival estimates obtained from the time dependent model. Error bar: s.e

APPENDIX 3: Chapitre 4

Online Resource 1

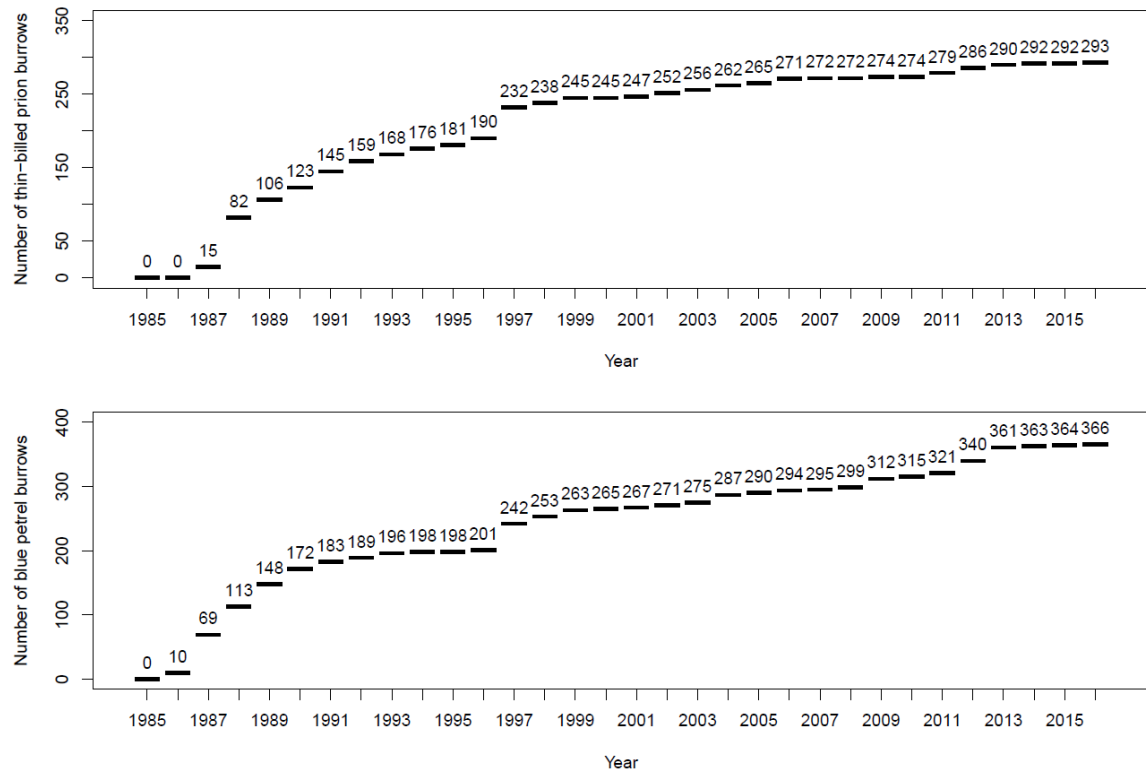


Figure S1. Number of monitored burrows from 1986 to 2016 after nest “opening” for the blue petrel (top) and the thin-billed prion (bottom, start one year after, in 1987).

APPENDIX 4: Chapitre 5

Supplementary 1: Goodness-of-fit tests

Goodness-of-fit tests indicated that some assumptions of the JollyMoVe (JMV) model were not supported (Table S1-1) in the south polar skua dataset ($\chi^2 = 423.48$, $df = 361$, $P = 0.013$), brown skua dataset GOF was not significant ($\chi^2 = 304.32$, $df = 292$, $P = 0.30$). A closer inspection of the GOF tests of both species indicated that there was a memory effect (Test WBWA) and the lack of fit of the south polar skua dataset was largely due to a short time trap-dependence effect (Test M.ITEC). Our model, by taking into account the previous state to estimate current state and by modeling heterogeneity in detection probability in our initial model, took account for a part of this variance not captured by the JollyMoVe model. The global GOF test of the south polar skua dataset when removing the test M.ITEC was not significant ($\chi^2 = 345.06$, $df = 344$, $P = 0.47$).

Table S1-1. Results from the GOF tests performed on the adult component of south polar skuas and brown skuas.

Test	South polar skua			Brown skua		
	χ^2	df	<i>P-value</i>	χ^2	df	<i>P-value</i>
WBWA	176.90	111	<0.001	122.34	80	<0.01
3G.SR	32.62	47	0.93	37.32	48	0.87
3G.Sm	112.98	178	1.00	87.38	147	1.00
M.ITEC	78.42	17	<0.001	55.86	14	<0.001
M.LTEC	21.55	8	<0.01	1.43	3	0.70

Supplementary 2: Model selection

Model selection was performed with a modified version of the AIC corrected for small sample sizes (AICc; Akaike 1974). Two models were considered to differ when the AICc difference was greater than 2 ($\Delta AICc > 2$; Burnham and Anderson 2002). All estimates and AICc values were computed using program E-Surge v1.9.0 (Choquet et al. 2009). Because multistate models are prone to local minima during the likelihood maximization routine, we ran each model at least 50 times from different initial values to ensure that they converged to the lowest deviance.

References

Akaike H (1974) A new look at the statistical model identification. Autom

Control IEEE Trans On 19:716–723

Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer Science & Business Media

Choquet R, Rouan L, Pradel R (2009b)

Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models. In: Thomson DL, Cooch EG, Conroy MJ (eds) Modeling Demographic Processes In Marked Populations. Springer US, Boston, MA, pp 845–865

Supplementary 4: Testing for the presence of two-groups of unobserved heterogeneity and state-dependence in detection probability and in each vital rate

The simplification procedure presented below was used to model heterogeneity groups, state-dependence and time variation in demographic parameters (from most to least variable): detection probability, probability of fledging two chicks, probability of successfully breeding, probability of breeding and probability to survive.

We first constrained the detection probability of breeding individuals of all UH groups to be equal as the detection probability of breeding individuals in all UH groups in the two populations were equal to 1. We then tried to determine if one or two UH groups described better, in addition to time variation, detection probability of non-breeders. We then tested if time variation in non-breeder detection probability was needed or not.

Before including covariate effects on demographic traits and transitions, we reduced the general model by testing for each vital rate the robustness of heterogeneity and state-dependence. We determined if only time variation or in addition with UH groups or state-dependence, or with both, best described each vital rate.

Table S4-1. Results of the multi-model inference procedure used to select the best model structure of south polar skuas and brown skuas demographic parameters and detection probability, respectively in Pointe Géologie and in Mayes Island (1996-2014). Deviance: Deviance of the model. AICc: Akaike's information criterion corrected for small sample size. k: number of parameters estimated. Symbols "State" and "UH" indicated respectively state-dependence (non-breeder vs breeder, sometimes explicitly written if structure differ for these two states) and Unobserved Heterogeneity groups. *t* indicated time dependency of the parameter. Parameters modelled were apparent survival probability (*S*), probability of breeding (β), probability of successful breeding (one or two chicks) (γ), probability of successful breeding with two chicks (δ), and the detection probability (*p*). Models in bold were the retained models.

Species	Parameter	<i>S</i>	β	γ	δ	<i>p</i>	Deviance	AICc	k
SPSK	<i>p</i>	State,UH	State,UH	State,UH	State,UH	HB,UH,t B,UH	8027.5	8174.3	71
		-	-	-	-	HB,UH,t B	8028.6	8164.8	66
		-	-	-	-	HB,t B	8031.9	8175.9	46
		-	-	-	-	HB B	8139.9	8250.6	28
		State,UH	State,UH	State,UH,t	State,UH,t	HB,UH,t B	7898.9	8200.5	141
	δ	-	-	-	UH,t	-	7936.8	8153.1	103
		-	-	-	State,t	-	7966.0	8177.9	101
		-	-	-	t	-	7981.2	8151.7	82
		State,UH	State,UH	State,UH,t	UH	HB,UH,t B	7696.1	7990.8	138
		-	-	UH,t	-	-	7752.8	7962.5	100
	γ	-	-	State,t	-	-	7771.4	7978.9	99
		-	-	t	-	-	7801.8	7968.0	80
		State,UH	State,UH,t	UH	UH	HB,UH,t B	7859.1	8149.3	136
		-	UH,t	-	-	-	8001.2	8206.6	98
		-	State,t	-	-	-	7987.6	8190.7	97
	β	-	t	-	-	-	8217.5	8379.3	78
		State,UH,t	State,UH	UH	UH	HB,UH,t B	7927.0	8217.3	136
		UH,t	-	-	-	-	7973.1	8178.5	98
		State,t	-	-	-	-	7983.1	8186.2	97
		t	-	-	-	-	8005.5	8167.4	78
BSK	<i>p</i>	State,UH	State,UH	State,UH	State,UH	HB,UH,t B,UH	6752.2	6899.7	71
		-	-	-	-	HB,UH,t B	6752.3	6889.0	66
		-	-	-	-	HB,t B	6779.3	6873.6	46
		-	-	-	-	HB B	6862.8	6917.6	27
		State,UH	State,UH	State,UH	State,UH,t	HB,t B	6539.9	6796.0	120
	δ	-	-	-	UH,t	-	6577.4	6748.8	82
		-	-	-	State,t	-	6599.6	6768.7	81
		-	-	-	t	-	6625.0	6753.1	62
		State,UH	State,UH	State,UH,t	UH	HB,t B	6570.4	6821.9	118
		-	-	UH,t	-	-	6627.6	6794.6	80
	γ	-	-	State,t	-	-	6651.6	6816.4	79
		-	-	t	-	-	6688.6	6812.5	60
		State,UH	State,UH,t	UH	UH	HB,t B	6554.4	6801.4	116
		-	UH,t	-	-	-	6687.8	6850.5	78
		-	State,t	-	-	-	6634.0	6794.5	77
	β	-	t	-	-	-	6812.5	6932.2	58
		State,UH,t	State	UH	UH	HB,t B	6690.2	6932.6	114
		UH,t	-	-	-	-	6754.8	6913.1	76
		State,t	-	-	-	-	6743.3	6899.4	75
		t	-	-	-	-	6799.7	6915.1	56

Supplementary 4: Life history characteristics calculation

The transition matrix for the absorbing Markov chain is given as:

$$P = \left(\begin{array}{c|c} \mathbf{U} & \mathbf{0} \\ \hline \mathbf{M} & \mathbf{1} \end{array} \right)$$

where $\mathbf{U}$ contains probabilities of transition and survival for living individuals and $\mathbf{M}$ includes the probabilities m_{ij} that an individual in a transient state j enters the absorbing state i . Based on the defined *immature* and *mature* stages and vital rates (survival, breeding, breeding success and breeding success with two chicks).

In Figure 1, there is only a single absorbing state: death, thus $\mathbf{M}$ is a vector of dimension $1 \times s$ whose entries are the probabilities of dying for each breeding state. If there are a absorbing states, $\mathbf{M}$ is of dimension $a \times s$. The transition matrix P is column-stochastic (i.e. its entries are greater or equal to zero, and the sum of the entries in each column is equal to 1). It operates on column vectors, rather than the row-stochastic matrix and row vectors common in much of the literature on Markov chains.

Let $\mathbf{U}_k$ be the transient matrix for heterogeneity group k . The mean time spent in state i , conditional on starting in state j , are given by the (i, j) entries of the fundamental matrix $\mathbf{N}_k$:

$$\mathbf{N}_k = (\mathbf{I} - \mathbf{U}_k)^{-1}$$

The mean longevity (the time required to reach the absorbing state of death) are calculated from the fundamental matrix. Let $\bar{\eta}_k$ be a vector containing the mean longevity (i.e. the life expectancy) of individuals in each state for heterogeneity group k :

$$\bar{\eta}_k^\top = \mathbf{1}^\top \mathbf{N}_k$$

where $\mathbf{1}$ is a vector of 1s and the superscript $\top$ denotes the transpose (Caswell, 2009).

Applying Equation $\mathbf{N}_k = (\mathbf{I} - \mathbf{U}_k)^{-1}$ to the estimated matrices $\mathbf{U}_k$, we obtain the fundamental matrices for each heterogeneity group. We can calculate the mean proportion of the life spent in each of the states during the entire life of the individual or during its adult life.

Because skua can produce up to two chicks per breeding season, the expected reproductive output is the addition of the number of successful breeding with one chick events (the (10,1) entry of the fundamental matrix) and two times the number of successful breeding with two chicks events (the (11,1) entry of the fundamental matrix), adjusted with sex ratio 1:1 (result multiplied by 0.5) (Caswell 2009).

Reference

Caswell H (2009) Stage, age and individual stochasticity in demography. *Oikos* 118:1763–1782

Supplementary 5: Parametrization of the general model

Table S5-1. General state-dependent model without unobserved heterogeneity or with two or three unobserved heterogeneity groups. BS: Brown skua. SPS: South polar skua. AICc: Akaike's information criterion corrected for small sample size, k : number of parameters estimated, Dev : Deviance.

Species	Number of heterogeneity groups	k	Dev	AICc
BS	1	63	6811.4	6941.8
	2	71	6752.2	6899.7
	3	105	6902.5	6902.5
SPS	1	63	8102.4	8232.2
	2	71	8027.5	8174.3
	3	105	7940.3	8161.0

Supplementary 6: Sex vs unobserved heterogeneity

Table S6-1. General state-dependent model with two unobserved heterogeneity groups or with sex-dependence. SPSK: South polar skua. BSK: Brown skua. AICc: Akaike's information criterion corrected for small sample size, k : number of parameters estimated, Dev : Deviance. Selected models are in bold.

Species	Structure of vital rates and detection probability	k	Dev	AICc
SPSK	State-dependence + two groups of unobserved heterogeneity	71	5376.6	5525.5
	State-dependence + Sex	117	5368.8	5622.1
BSK	State-dependence + two groups of unobserved heterogeneity	71	4130.2	4280.6
	State-dependence + Sex	117	4157.4	4415.0

APPENDIX 5: Discussion générale

Pacoureaux N., Phillips R.A., Hughes K.A., Delord K., Barbraud C. (*in prep*) Divergent demographic strategies of top predators in two contrasted biomes.

General model

We considered only individuals breeding at least once in their life between 2008/2009 (named the 2008 breeding season) and 2017/2018 for the Kerguelen, Rothera and Pointe Géologie datasets (Table 1) and between 2011/2012 and 2017/2018 for the Bird Island dataset (Table 1). Capture histories of individuals started at their first recorded breeding attempt. Until recently, very few individuals were sexed at each location and thus we do not have information on sex for most individuals. Therefore, sex was not taken into account in this study.

Table 1. Presentation of the four datasets used.

	<i>South polar skua</i>		<i>Brown skua</i>	
Location	Pointe Géologie	Rothera	Kerguelen	Bird Island
Period	2008-2017	2008-2017	2008-2017	2011-2017
N individuals	246	26	195	175
N observation	2010	122	1187	583
N unknown state	5	2	50	334

We used the same multievent model to study the individual encounter histories of the two species. The models consisted in 4 states and 5 events. We defined a non-breeder state (NB), an individual that had already bred once and observed as a non-breeder at the colony, successful breeder state with one fledged chick or two fledged chicks (SB; we do not distinguish between successful breeders with one or two chicks because information was too sparse at some locations), and the failed breeder state (FB), when the egg(s) laid did not hatch and/or chick(s) died before leaving the colony.

In our study, state assignment was not always certain; some individuals were seen holding a territory but, due to logistical limitations, with an uncertain reproductive outcome. Multievent models allowed us to deal with state uncertainty by assessing the likelihood of an individual state given the events (i.e. observations) (Pradel 2005). Capture histories were coded considering five events: 0 = ‘not observed’, 1 = ‘seen as NB’, 2 = ‘seen as a FB’, 3 = ‘seen as SB’, 4 = ‘seen breeding but status not ascertained’. Parameters modelled were apparent survival probability (S), probability of breeding (β), probability of successful breeding (one or two chicks) (γ), the recapture probability (p), and the state assignment probability of individuals with uncertain state (u). Transition

probabilities between states were thus modelled with a three-step procedure where S , β , and γ were considered as three successive steps in transition matrices.

There is no test available to assess the goodness-of-fit (GOF) of multi-state models. We performed goodness-of-fit test using U-Care 2.3.4 (Choquet et al. 2009a) on a simplified dataset where the uncertain state (Table 1) was randomly assigned to Failed Breeder or Successful Breeder. All models were run using the program E-Surge 2.1.4 (Choquet et al. 2009b). Model selection was performed with a modified version of the quasi-AIC corrected for small sample sizes (QAICc; Akaike 1974).

Goodness-of-fit tests indicated that some assumptions of the JollyMoVe (JMV) model were not supported (Table 2) in the Pointe Géologie dataset ($\chi^2 = 97.86$, $df = 51$, $P < 0.05$), all the other dataset GOF were not significant. A closer inspection of the GOF tests of the Pointe Géologie dataset indicated that there was a memory effect (Test WBWA) and the lack of fit was largely due to a trap-dependence short time trap-dependence effect (Test M.ITEC). Our model, by taking into account the previous state to estimate current state and by modelling heterogeneity in capture probability in our initial model for Pointe Géologie, took account for a part of this variance not captured by the JollyMoVe model. In addition, we estimated a variance inflation coefficient ($\hat{c} = 1.5$), computed as the ratio between the sum of the χ^2 statistic and the sum of the degree of freedom of test components without WBWA and M.ITEC, which was used in model selection (Burnham and Anderson 2002).

Table 2. Results from the GOF tests performed on the adult component of south polar skuas and brown skuas.

	<i>South polar skua</i>						<i>Brown skua</i>					
	Pointe Géologie			Rothera			Kerguelen			Bird Island		
Test	χ^2	df	P-value	χ^2	df	P-value	χ^2	df	P-value	χ^2	df	P-value
WBWA	50.50	32	0.02	0	0	NA	16.16	21	0.761	0	0	NA
3G.SR	12.02	15	0.678	1.09	2	0.78	12.23	16	0.728	10.02	4	0.04
3G.Sm	485.82	71	0.111	2.92	4	0.405	30.38	55	0.997	1.60	12	1
M.ITEC	235.01	7	0	5.00	1	0.082	25.02	7	0.001	4.10	4	0.393
M.LTEC	26.40	4	0.171	1	1	0.36	2.32	1	0.128	0	0	NA

Model structure and averaging

In order to determine the best capture structure for each analysis, we ran several models with various capture probability structures: time variation in states (non-breeder and breeder), time variation only in one of the two states, grouping states but allowing time variation, neither considering states or time variation. We then applied the delta method described in White and Cooch (2017) to compute averaged vital rate estimators for each population (see Table 3).

Table 3. Demographic parameter estimates and standard errors based on the selected model for the two brown populations and the two south polar skua populations. Parameters were: (S) apparent survival probability, (β) probability of breeding, (γ) probability of successful breeding (one or two chicks). Estimates were averaged following the delta method (White and Cooch (2017). Nb: Non-breeder. B: Breeder.

Brown skua, Bird Island												
Model	AICc	Weight	Breeder			Non Breeder			Survival	Breeding success	Breeding	Breeding success
			Estimate	SE	Estimate	Estimate	SE	Estimate			Estimate	SE
Different capture for NB and B and independently time dependent	1926.81	0.60	0.85	0.02	0.87	0.02	0.75	0.03	0.89	0.08	0.69	0.11
Different capture for NB (constant over time) and B (time dependent)	1927.66	0.39	0.85	0.02	0.87	0.03	0.75	0.03	0.89	0.07	0.65	0.08
Different capture for NB (time dependent) and B (constant over time)	1937.18	0.00	0.85	0.02	0.81	0.02	0.76	0.03	0.92	0.06	0.66	0.06
Different capture for NB and B and constant over time	1940.85	0.00	0.85	0.02	0.81	0.02	0.76	0.03	0.90	0.07	0.66	0.06
Same capture probability for NB and B but time dependent	1943.24	0.00	0.85	0.02	0.94	0.01	0.76	0.02	0.83	0.09	0.93	0.06
Same capture probability for NB and Band constant over time	1995.40	0.00	0.85	0.02	0.94	0.01	0.76	0.02	0.85	0.08	0.93	0.06
Weighted Average Unconditional SE			0.85	0.02	0.87	0.03	0.75	0.03	0.89	0.07	0.67	0.10
Brown skua, Mayes Island												
Model	AICc	Weight	Breeder			Non Breeder			Survival	Breeding success	Breeding	Breeding success
			Estimate	SE	Estimate	Estimate	SE	Estimate			Estimate	SE
Different capture for all NB, Failed B, Successful B and time dependent	2747.01	0.59	0.91	0.01	0.89	0.02	0.73	0.02	0.75	0.06	0.42	0.07
Different capture for NB and B and independently time dependent	2747.76	0.41	0.91	0.01	0.88	0.02	0.78	0.02	0.76	0.06	0.44	0.07
Different capture for NB (time dependent) and B (constant over time)	2759.58	0.00	0.92	0.02	0.82	0.02	0.78	0.02	0.78	0.05	0.53	0.05
Different capture for NB (constant over time) and B (time dependent)	2770.85	0.00	0.90	0.01	0.89	0.02	0.78	0.02	0.75	0.06	0.52	0.07
Different capture for NB and B and constant over time	2795.79	0.00	0.92	0.02	0.82	0.02	0.78	0.02	0.76	0.05	0.55	0.05
Same capture probability for NB and B but time dependent	2796.99	0.00	0.89	0.01	0.94	0.01	0.77	0.02	0.70	0.06	0.61	0.09
Same capture probability for NB and Band constant over time	2862.49	0.00	0.89	0.01	0.94	0.01	0.77	0.02	0.71	0.06	0.61	0.09
Weighted Average Unconditional SE			0.91	0.01	0.89	0.02	0.75	0.03	0.75	0.06	0.43	0.07
South polar skua, Rothera												
Model	AICc	Weight	Breeder			Non Breeder			Survival	Breeding success	Breeding	Breeding success
			Estimate	SE	Estimate	Estimate	SE	Estimate			Estimate	SE
Different capture for NB and B and constant over time	435.91	0.94	0.92	0.06	0.78	0.06	0.33	0.05	0.82	0.12	0.40	0.12
Different capture for NB (time dependent) and B (constant over time)	442.45	0.04	0.91	0.05	0.79	0.05	0.33	0.05	0.85	0.11	0.39	0.11
Same capture probability for NB and B but time dependent	443.88	0.02	0.90	0.03	0.94	0.02	0.31	0.05	0.71	0.20	1.00	0.00
Different capture for NB (constant over time) and B (time dependent)	447.39	0.00	0.90	0.03	0.95	0.02	0.31	0.05	0.70	0.20	1.00	0.00
Same capture probability for NB and Band constant over time	458.65	0.00	0.88	0.03	0.94	0.02	0.31	0.05	0.70	0.19	1.00	0.00
Weighted Average Unconditional SE			0.92	0.06	0.78	0.07	0.33	0.05	0.82	0.12	0.41	0.14
South polar skua, Pointe Géologie												
Model	AICc	Weight	Breeder			Non Breeder			Survival	Breeding success	Breeding	Breeding success
			Estimate	SE	Estimate	Estimate	SE	Estimate			Estimate	SE
Different capture for NB (time dependent) and B (constant over time)	2533.79	0.97	0.95	0.01	0.77	0.02	0.55	0.02	0.85	0.04	0.44	0.04
Different capture for NB and B and constant over time	2540.58	0.03	0.96	0.02	0.77	0.02	0.54	0.02	0.83	0.04	0.44	0.04
Different capture for NB and B and independently time dependent	2564.53	0.00	0.96	0.01	0.79	0.02	0.55	0.02	0.81	0.04	0.52	0.05
Different capture for NB (constant over time) and B (time dependent)	2569.47	0.00	0.96	0.01	0.78	0.02	0.55	0.02	0.82	0.04	0.45	0.05
Different capture for all NB, Failed B, Successful B and time dependent	2591.67	0.00	0.95	0.01	0.82	0.02	0.56	0.02	0.79	0.05	0.55	0.06
Same capture probability for NB and B but time dependent	2597.55	0.00	0.94	0.01	0.87	0.01	0.54	0.02	0.76	0.05	0.72	0.08

References

- Akaike H (1974) A new look at the statistical model identification. *Autom Control IEEE Trans On* 19:716–723
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer Science & Business Media
- Choquet R, Lebreton J-D, Gimenez O, et al (2009a) U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture–REcapture data. *Ecography* 32:1071–1074
- Choquet R, Rouan L, Pradel R (2009b) Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models. In: Thomson DL, Cooch EG, Conroy MJ (eds) *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Springer US, Boston, MA, pp 845–865
- White GC, Cooch EG (2017) Program MARK: A gentle introduction. 1082pp