



HAL
open science

Les oiseaux marins polaires, sentinelles de la glace de mer : Réponses démographiques et traits d'histoire de vie

Christophe Sauser

► To cite this version:

Christophe Sauser. Les oiseaux marins polaires, sentinelles de la glace de mer : Réponses démographiques et traits d'histoire de vie. Biologie animale. Université de La Rochelle, 2020. Français. NNT : 2020LAROS027 . tel-03342325

HAL Id: tel-03342325

<https://theses.hal.science/tel-03342325>

Submitted on 13 Sep 2021

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.

La Rochelle Université – Ecole doctorale EUCLIDE

Thèse pour l'obtention du diplôme de doctorat
Spécialité : Biologie de l'environnement, des populations, écologie

Les oiseaux marins polaires, sentinelles de la glace de mer :
Réponses démographiques et traits d'histoire de vie

Présentée par **Christophe Sauser**

Réalisée au Centre d'Études Biologiques de Chizé, CNRS

Sous la direction de Christophe Barbraud



Soutenue le 25 septembre 2020

Jury :

Rapporteur: David Grémillet
Rapportrice: Marie Nevoux
Examineur: Daniel Oro
Examinatrice: Stéphanie Jenouvrier
Directeur: Christophe Barbraud

« Il faut apprendre, non pas pour l'amour de la connaissance, mais pour se défendre contre le mépris dans lequel le monde tient les ignorants. » Charlie Chaplin

Remerciements

Ce travail de doctorat n'aurait pas été possible sans un grand nombre de personnes que je souhaite remercier de tout cœur.

Je tiens tout d'abord à remercier particulièrement Christophe Barbraud qui m'encadre et me soutient depuis bien avant le début de cette thèse, il y a plus de 8 ans maintenant.... Un grand merci pour ta confiance, ta patience, ton écoute et toute ton aide apportée depuis toutes ces années. Tu m'as permis de faire mes premiers pas dans la recherche et j'ai pu apprendre énormément grâce à ton encadrement et tes conseils précieux. Merci de m'avoir permis de « jouer » avec les données extrêmement précieuses sur les pétrels des neiges. Je te remercie aussi de m'avoir donné la possibilité de retourner à DDU le temps d'une campagne d'été. Cette terre a été pour moi le lieu d'une expérience naturaliste, scientifique et humaine inoubliable.

Je remercie l'ensemble des membres du jury d'avoir accepté d'évaluer mon travail (malgré le contexte actuel qui n'est pas des plus favorables).

Je tiens également à remercier Karine Delord pour toute l'aide qu'elle m'a apportée pendant ce doctorat. Merci pour le temps que tu as passé pour la gestion des données, l'extraction et la correction de celles-ci. Tu sais garder le sourire malgré les intarissables sources de problèmes liées à la gestion des données. Merci aussi à Dominique Joubert pour l'assistance et le soutien sans faille sur la base de données.

Je remercie Xavier Bonnet puis Christophe Guinet de m'avoir accueilli au CEBC. Et j'en profite pour remercier l'ensemble du personnel du laboratoire qui nous permet de travailler dans d'excellentes conditions et dans la bonne humeur. Avec une attention particulière à Christophe et Arnaud pour leur cuisine et Marlène pour sa bienveillance administrative. Merci également au personnel de l'université de La Rochelle.

Merci à l'équipe du café de 8h le matin, Hervé L., Christophe B., Karine D., Yves C., Olivier C., Fred A. et tous les occasionnels de passages pour toutes ces discussions (plus ou moins scientifiques) stimulantes et enrichissantes.

Merci aussi à toute l'équipe des points d'écoutes en forêt (RBI et extérieur) pour ces matins de printemps qui m'ont permis de sortir du bureau. Et un merci particulier à Christophe B., Herve L. et Charly B. pour l'apprentissage.

Je souhaite aussi remercier particulièrement toute la TA63 avec qui j'ai énormément partagé, pendant mon hivernage mais encore aujourd'hui.

Merci aussi à la TA62 pour son accueil et particulièrement à Agnès pour ta patience et tout ce que tu m'as appris sur la Terre Adélie.

Merci aussi à la TA64 pour la relève et particulièrement à Pierre pour ton écoute dans certains moments difficiles de fin d'hivernage tu es devenu bien plus qu'un collègue.

Merci à la TA67 et 68 pour m'avoir accueilli et supporté le temps d'une campagne d'été.

Et merci à toutes les TA qui se sont succédés et se succèdent encore aujourd'hui pour le travail extraordinaire effectué tous les ans sur DDU. Merci à l'IPEV pour toute l'organisation logistique particulièrement compliquée dans ces endroits glacés, isolés et éloignés. Merci également aux équipages de l'astrolabe (l'ancien et le nouveau) pour les jours passés en mer.

Merci aux Ornithos 109 génération 2013, Alex, Tim, Joan et Rémi pour les moments pré et post hivernage passés ensemble et le soutien pendant la thèse.

Merci aux anciens gérants du PUB, aux fidèles du PUB, aux futurs gérants du PUB et à tous les gens de passage au PUB pour les moments de rigolade partagés.

Merci à Théo pour les parties de 421 et les partages musicaux.

Merci à l'équipe des JDR, Pierre-loup notre maitre, Baptiste, Gaétan, Lucas, Alex, Martin, heureusement que la thèse ne se joue pas au dés...

Merci à la Patch Team, Polpol, Romana, Martinus, Tom, Gonzal, Antho, Fanch, Bapt ... pour tous les moments plus ou moins ornitho.

Merci à la Bang Team Nico, Benj, Bubur, Babapt et James ... depuis l'enfance on ne se lâche pas.

Merci au petit groupe de PNB, Quentin, Michel, Adam, Francis, Benoit pour toute vos folies.

Merci beaucoup à Vivi pour les momer et ton écoute.

Merci à mes colocs de maison, Emma, Jojo, Tim, Coline qui ont partagé ma vie et mes humeurs pendant quelques semaines ou mois.

Merci à mes colocs de bureau qui ont partagé mes angoisses de modélisation ou de rédaction, Flo, Caillou-Garou, Pepette-montagne.

Merci à Erika d'avoir pris soin des poules. Et merci aux poules pour tous les bons œufs frais.

Merci à toutes les personnes de Chizé que j'ai côtoyé de près ou de loin pendant ces années. Il y a des sédentaires, des migrants ou encore des occasionnels, merci à tous ceux m'ont accordé leur amitié. Il y a beaucoup de Jean-Michel et je voulais en citer quelques-uns ici : Sophie et Aurel, Baptiste, Flo, Rémi, Nathan et Candice, Julien, Alice, Sabrina, Paul, Patrick, Alizé, Laurie, Jojo et Kaka, Fabrice, Cécile, Andréas, Jade, Joffrey Gaétan, Éloïse, Fanny, Anaïs, Rui, Samuel, Juliette, Sophie, Eugénie, Lucas, Meumeu, PL, Alex, Yves, Erika, Léa, Alexandre, Ryan, Karine, Emma, Emilie, Landry, Marie, Gaspard, Emillienne, Anaïs, Loic, Adrien, Maxime, Maxime, Florent, Léo, Sydney, Matthias, Bertille, Marion, Agathe, Martin, Julie, Olivia, Manrico, Edoardo, Emma, Maëlliss.... Et tous les autres nouveaux ou anciens, merci à vous. Avec un remerciement particulier à Laura pour tes facéties.

Je remercie également énormément tous les FL de l'archipel de Pointe géologie depuis 1964, sans vous cette thèse n'aurait jamais vu le jour. Et surtout Pagodroma nivea pour l'huile hydratante, grâce à vous j'ai la peau douce.

Mes derniers remerciements sont pour ma famille à qui je dois tout. Mes parents, mon frère et ma sœur qui ont toujours été à mes côtés et m'ont toujours soutenu dans mon parcours.

Liste des publications scientifiques :

- **Sauser C.**, Delord K. and Barbraud C. 2018. Increased sea ice concentration worsens fledging condition and juvenile survival in a pagophilic seabird, the snow petrel. **Biology letter**, 14:20180140.
- **Sauser C.**, Delord K. and Barbraud C. Sea ice affects breeding phenology of a polar seabird with fitness consequences. (In revision) **The Condor**.
- **Sauser C.**, Delord K. and Barbraud C. Demographic sensitivity to environmental forcings: a multi-trait, multi-colony approach. (In revision) **Oikos**.
- **Sauser C.**, Delord K. and Barbraud C. (in prep). Climate change favors the dynamics of a long-lived Antarctic seabird.

Liste des publications grand public :

- **Sauser C.**, Barbraud C. 2018. Le pétrel des neiges, sentinelle du changement climatique en Antarctique. The conversation. (Appendix G)
- **Sauser C.**, Barbraud C., 2019. Le pétrel des neiges, un suivi à long terme en Terre Adélie. Le courrier de la Nature N° 318. (Appendix H)

Liste des communications orales scientifiques :

- La glace de mer, une variable déterminante des traits d'histoire de vie juvénile d'une espèce pagophile, le pétrel des neiges. **Journées scientifiques du CNFRA** (Comité National Français pour les Recherches Arctiques et Antarctiques). Strasbourg, Avril 2018.
- How to detect environmental forcings that influence vital rates? **Ecology & Behaviour Conference**. Toulouse, Mai 2019.
- Deciphering bottom-up, top-down and local weather pressures on demographic traits in a marine predator: a multiple colony approach. **International Conference Island Biology**. La Réunion, Juillet 2019.

Listes des communications orales grand public :

- Impact des variations de la glace de mer sur les populations d'oiseaux marins polaires. **MT180**. La Rochelle, Mars 2019
- La science polaire. **Les saventuriers du climat**. École J.Valin, La Rochelle. Janvier – Mars 2020.

Table des matières

INTRODUCTION	1
1- DYNAMIQUE DES POPULATIONS	2
2- VARIATIONS DES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE	2
2.1- INTER-ESPECES	3
2.2- INTRA-ESPECES	5
3- EFFET DES FLUCTUATIONS ENVIRONNEMENTALES SUR LES POPULATIONS	7
3.1- EFFETS SUR LES PROCESSUS DEMOGRAPHIQUES	10
3.2- REPONSES DEMOGRAPHIQUES AUX VARIATIONS DE L'ENVIRONNEMENT	12
4- SPÉCIFICITÉ DES MILIEUX POLAIRES	15
4-1- LA GLACE DE MER	17
4-2- ÉCOSYSTEME ASSOCIÉ À LA GLACE DE MER	19
4-3- VARIABILITÉ EN MILIEU POLAIRE	22
5- CONTEXTE ET ENJEUX DE LA THESE	24
5-1- LES OISEAUX MARINS SENTINELLES DE L'ENVIRONNEMENT POLAIRE	25
5-2- OBJECTIFS DE LA THESE	26
5-3- STRUCTURE DE LA THESE	27
CHAPITRE 1: MATÉRIEL ET MÉTHODES	31
1- ESPÈCES ÉTUDIÉES	33
1-1. LE PETREL DES NEIGES	33
1-2. LE DU DAMIER DU CAP	36
2- SUIVI DES POPULATIONS	38
2-1. SITE D'ÉTUDE	38
2-2. SUIVI À LONG TERME ET RÉPARTITION EN MER	40
3- CHOIX DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES	43
4- MODELES DE CAPTURE-MARQUAGE-RECAPTURE (CMR)	47
5- VÉRIFICATION ET CONTRÔLE DE LA QUALITÉ DES DONNÉES	50
CHAPITRE 2: CLIMATE CHANGE FAVORS THE DYNAMICS OF A LONG-LIVED ANTARCTIC SEABIRD	55
ABSTRACT	56
1- INTRODUCTION	57

2- MATERIAL AND METHODS	58
2-1. SPECIES AND STUDY SITE	58
2-2. ESTIMATION OF THE DEMOGRAPHIC PARAMETERS	59
2-3. ENVIRONMENTAL COVARIATES	60
2-4. MODELLING THE EFFECTS OF ENVIRONMENTAL COVARIATES	62
2-5. POPULATION MODELLING	63
3- RESULTS	64
3-1. DEMOGRAPHIC PARAMETERS	65
3-2. EFFECT OF ENVIRONMENTAL COVARIATES	67
3-3. POPULATION MODELLING	71
4- DISCUSSION	71
4-1. DEMOGRAPHY AND POPULATION DYNAMICS OF CAPE PETRELS	71
4-2. ENVIRONMENTAL DRIVERS	73
LITERATURE CITED	76
<u>CHAPITRE 3: DEMOGRAPHIC SENSITIVITY TO ENVIRONMENTAL FORCINGS: A MULTI-TRAIT, MULTI-COLONY APPROACH</u>	84
ABSTRACT	85
1- INTRODUCTION	86
1-1. HYPOTHESES AND PREDICTIONS	87
2- METHODS	90
2-1. MONITORING METHODOLOGY	90
2-2. GENERAL MODEL	91
2-3. ENVIRONMENTAL COVARIATES	92
3- RESULTS	92
3-1. EFFECTS OF COLONY, SEX AND STATE ON DEMOGRAPHIC PATTERNS	93
3-2. TOP-DOWN, BOTTOM-UP AND LOCAL WEATHER EFFECTS	95
3-3. SENSITIVITY ANALYSIS	97
4- DISCUSSION	99
4-1. STATE EFFECT	100
4-2. SEX EFFECT	101
4-3. TOP-DOWN EFFECTS	102
4-3. BOTTOM-UP EFFECTS	102
4-4. COLONY AND LOCAL WEATHER EFFECTS	104
4-5. CONCLUSION	106

LITERATURE CITED	107
<u>CHAPITRE 4: SEA ICE IMPACT ON PHENOTYPIC TRAITS AND JUVENILE SURVIVAL</u>	114
<u>PARTIE 1: SEA ICE AFFECTS BREEDING PHENOLOGY OF A POLAR SEABIRD WITH FITNESS CONSEQUENCES.</u>	115
ABSTRACT	115
1- INTRODUCTION	116
2- MATERIALS AND METHODS	117
2-1. STUDY SPECIES	117
2-2. ENVIRONMENTAL COVARIATES	118
2-3. MODELLING PHENOLOGICAL RESPONSE TO ENVIRONMENTAL CHANGES	120
2-4. DEMOGRAPHIC MODELLING	121
3- RESULTS	123
3-1. RELATIVE EFFECTS OF EGG-LAYING DATE AND INCUBATION DURATION ON HATCHING DATE	123
3-2. TEMPORAL TRENDS IN HATCHING DATE AND COVARIATES	123
3-3. EFFECT OF ENVIRONMENTAL COVARIATES ON HATCHING DATE	125
3-4. EFFECT OF HATCHING DATE ON FLEDGING PROBABILITY	127
4- DISCUSSION	128
LITERATURE CITED	132
<u>PARTIE 2: INCREASED SEA ICE CONCENTRATION WORSENS FLEDGING CONDITION AND JUVENILE SURVIVAL IN A PAGOPHILIC SEABIRD, THE SNOW PETREL.</u>	139
ABSTRACT	139
1- INTRODUCTION	140
2- MATERIALS AND METHODS	141
2-1. STUDY AREA AND SPECIES	141
2-2. ENVIRONMENTAL VARIABLES	141
2-3. MODELLING FLEDGING BODY CONDITION AND JUVENILE SURVIVAL	141
3- RESULTS	142
3-1. BODY CONDITION	142
3-2. JUVENILE SURVIVAL	143
4- DISCUSSION	146
LITERRATURE CITED	149
<u>DISCUSSION GÉNÉRALE</u>	152

1- IMPACT DE LA GLACE DE MER SUR LES POPULATIONS	154
1-1. EFFETS DE LA GLACE DE MER CHEZ LE DAMIER DU CAP	154
1-2. EFFETS DE LA GLACE DE MER CHEZ LE PETREL DES NEIGES	156
1-3. POURQUOI EXISTE-T-IL UNE IMPORTANTE VARIABILITE DES EFFETS DE LA GLACE DE MER SELON LES ESPECES ET LES LOCALITES EN ANTARCTIQUE ?	158
1-3-1. Des réponses contrastées inter et intra-espèces	159
1-3-2. Des réponses complexes spécifiques à chaque paramètre, région, population ou espèce	165
1-3-3. Vers un optimum de glace de mer spécifique aux populations et aux espèces...	167
2- CONTRIBUTION A LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS	169
2-1. REPONSES DES POPULATIONS AUX DIFFERENTS FORÇAGES ENVIRONNEMENTAUX	169
2-2. REPONSES SPECIFIQUES AUX COLONIES	170
3- LIMITES ET PERSPECTIVES	173
BIBLIOGRAPHIE	179
<hr/>	
APPENDIX A	205
<hr/>	
APPENDIX B	209
<hr/>	
APPENDIX C	240
<hr/>	
APPENDIX D	246
<hr/>	
APPENDIX E	250
<hr/>	
APPENDIX F	256
<hr/>	
APPENDIX G	278
<hr/>	
APPENDIX H	286
<hr/>	

Introduction



1- Dynamique des populations

Tout comme un individu, une population naît, croît et peut s'éteindre dans certaines conditions, par exemple lorsque sa fécondité passe en deçà d'un certain seuil. Une population est susceptible de répondre aux variations de son environnement lorsque les individus développent des adaptations phénotypiques ou génétiques. La dynamique des populations s'intéresse aux changements incessants que subissent les populations, du fait de la disparition d'individus par mortalité ou émigration et de l'apparition de nouveaux individus par reproduction ou immigration (Begon et al. 1996). L'étude de la dynamique des populations vise ainsi à expliquer, et éventuellement à prévoir, les changements qui affectent une population dans un cadre temporel et géographique donné. La plupart du temps, l'étude de la dynamique des populations se limite à la description des variations de la taille de la population, mais elle peut aussi permettre de décrire les variations de sa structure en âge (parfois aussi exprimée en biomasse), voire de sa structure génétique. La dynamique de la population entre les temps t et $t+1$ peut être caractérisée par le taux de croissance de la population (λ , λ , (Caughley 1980)). Il s'agit d'une valeur utilisée pour mesurer la variation du nombre d'individus dans une population sur un pas de temps donné, tel que $\lambda = 1$ lorsque la population est stable, $\lambda > 1$ lorsqu'elle s'accroît ou $\lambda < 1$ lorsqu'elle décline. Ainsi, la dynamique de la population est la résultante de plusieurs paramètres démographiques (le taux de natalité, le taux de survie annuel, le bénéfice net de l'émigration et de l'immigration) qui sont en interaction avec beaucoup d'autres paramètres intra ou inter individuel (par exemple le site, le sexe, l'expérience) ce qui rend l'étude de la dynamique des populations particulièrement complexe. Pour comprendre les mécanismes qui façonnent la dynamique d'une population il est donc important de se référer aux composantes individuelles telles que la survie, la reproduction, la taille, le sexe, appelées traits d'histoires de vie.

2- Variations des traits d'histoire de vie

L'histoire de vie d'un individu, de sa naissance à sa mort, est caractérisée par des événements majeurs que l'on appelle traits d'histoire de vie et qui déterminent les composantes de la valeur sélective, à savoir la survie et la reproduction. Parmi ces traits

d'histoire de vie, aussi appelés paramètres biodémographiques, figurent entre autres l'âge à la maturité sexuelle, le succès reproducteur, la croissance, la dispersion, le sex-ratio des jeunes produits ou encore la longévité (Roff 1992). Au sein du vivant, les histoires de vie des individus varient considérablement, avec des coadaptations complexes entre les paramètres biodémographiques. La théorie des histoires de vie a été formulée pour expliquer la structuration de cette diversité de traits entre organismes (Stearns 1976, Rose 1983, Roff 1992, McNamara and Houston 1996). Entre taxons les variations peuvent être remarquables, ainsi certains organismes ont une très courte durée de vie, de quelques jours à quelques semaines (éphémère *Ephemeroptera*, drosophile *Drosophila*...) alors que d'autres peuvent vivre des centaines d'années (requin du Groenland *Somniosus microcephalus*, séquoia géant *Sequoiadendron giganteum* ...). Dans une moindre mesure, au sein d'une même population ou entre population de la même espèce, l'expression des traits d'histoire de vie entre individus peut aussi varier.

2.1. Inter-espèces

A travers les espèces, une grande variété de traits d'histoire de vie s'organise selon différentes combinaisons créant ainsi des stratégies d'histoire de vie (Stearns 1976). Plusieurs théories ont été développées afin de caractériser et quantifier les patrons de covariation et de sélection des traits d'histoire de vie à l'échelle taxonomique. Cole (1954) fait ainsi la dichotomie entre les modalités de reproduction sémelpares et itéropares qui opposent les organismes dont la reproduction est multiple au cours de leur vie (itéropares) à ceux pour qui la reproduction est unique (sémelpares). MacArthur & Wilson (1967) déterminent des stratégies par rapport au type de dynamique des espèces en fonction de leur environnement et de sa stabilité, ce sont les stratégies r et K. Elles sont définies par (i) les stratégies opportunistes caractérisées par un fort taux de croissance et de colonisation (stratégie r), sélectionnées dans les milieux imprévisibles et (ii) les stratégies favorisant un faible taux de croissance et de colonisation (stratégie K), sélectionnées dans un environnement stable. Cependant, les notions de stratégies r et K sont perçues comme incomplètes face à la diversité des stratégies observées en milieu naturel. Ainsi, Pianka (1970) et Stearns (1976) proposent un continuum de stratégies sur lequel chaque espèce peut être positionnée. Sur ce continuum que l'on peut qualifier de « lent-rapide » on distingue un gradient avec aux extrémités les espèces longévives avec un faible taux de reproduction (stratégie « lente ») et les espèces à durée de vie courte

Introduction

avec un fort taux de reproduction (stratégie « rapide »). Chez les mammifères et les oiseaux, ce gradient est notamment caractérisé par des contraintes liées à la masse corporelle, l'âge de première reproduction, la fécondité et l'espérance de vie (Gaillard et al. 2005). La taille corporelle est un trait important pour décrire la place d'une espèce dans le continuum lent-rapide. En comparant un ensemble d'espèces on remarque que le rythme de vie est largement associé à la taille corporelle (Bonner 1965, Figure 1). Cependant le compromis entre reproduction et survie persiste lorsque les effets de la masse corporelle sont pris en compte, ce qui indique que la diversité des stratégies d'histoire de vie n'est pas uniquement due aux différences de taille (i.e Stearns 1983, Sæther 1987, Gaillard et al. 1989) et qu'il existe d'autres facteurs permettant d'expliquer la position sur le gradient lent-rapide (Gaillard et al. 2016). La phylogénie peut également avoir une influence sur ce continuum. Par exemple, les chauve-souris chez les mammifères ou les Procellariiformes chez les oiseaux, ont un cycle de vie plus lent que prévu par leur taille. Les facteurs écologiques façonnent eux aussi le continuum, cependant ils ne sont pas clairement identifiés. Toutefois certaines études ont identifié le type d'habitat ou le régime alimentaire comme facteurs structurants (Gaillard et al. 1989, Fisher et al. 2001). Par exemple, les oiseaux tropicaux ont un cycle de vie plus lent que les

oiseaux tempérés, probablement en fonction des taux métaboliques basaux plus faibles (Jimenez et al. 2014).

2.2. Intra-espèces

De façon moins apparente, cette variation des traits d'histoire de vie peut aussi s'exprimer de façon plus ou moins importante entre populations d'une même espèce ainsi qu'entre individus au sein d'une même population. Tous les individus d'une population ne sont pas identiques, il s'agit d'un ensemble hétérogène d'individus expérimentés et inexpérimentés, d'individus performants et d'autres moins performants, de jeunes et de vieux, de mâles et de femelles... Dans n'importe quel environnement, des individus ayant des stratégies différentes peuvent ne pas tous survivre et se reproduire également. Des contraintes génétiques, physiologiques ou biomécaniques empêchent les individus de maximiser tous leurs traits d'histoire de vie. Ainsi lorsqu'un organisme peut uniquement favoriser un de ses traits d'histoire de vie aux dépens d'un autre de ses traits on parle de compromis évolutif. Un des compromis les plus étudiés est le coût de la reproduction qui repose sur un compromis entre la reproduction une année t et la reproduction future. Williams (1966) a proposé que la reproduction puisse avoir un effet

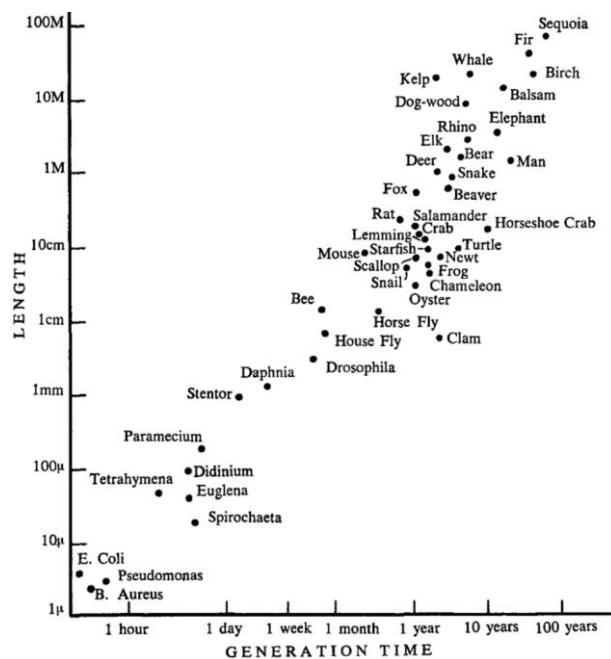


Figure 1. Représentation sur une échelle logarithmique de la relation entre la taille d'un organisme à maturité sexuelle et le temps de génération. (Source : Bonner 1965).

Introduction

négatif sur les autres traits d'histoire de vie. Ainsi, tout évènement de reproduction entraîne un coût énergétique qui peut réduire la survie post-reproduction ou encore la fécondité future (Bell & Koufopanou 1986). Par exemple, Smith (1958) montre que la production d'œufs est liée à la durée de vie chez les drosophiles femelles (*Drosophila subobscura*) (Figure 2).

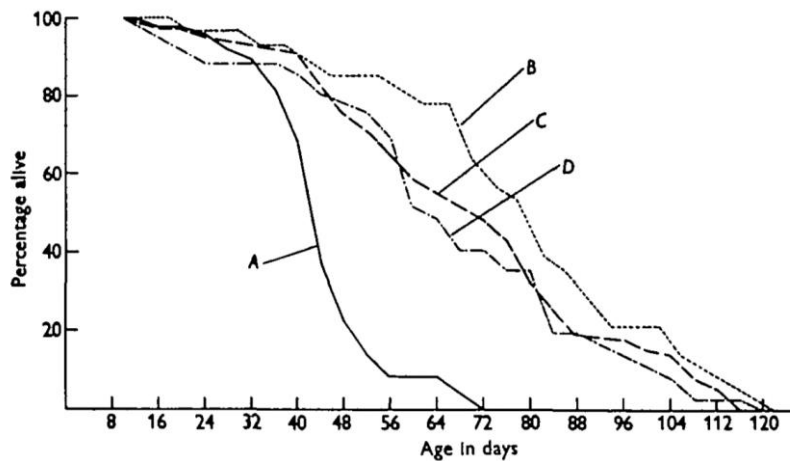


Figure 2. Temps de survie des femelles à 20°C. A, femelles accouplées ; B, femelles « sans ovaire » ; C, femelles non accouplées, D, femelles accouplées et exposées pendant 5 ou 6 jours à 31 ° C. (Source : Smith 1958).

Cela suggère que la reproduction puise dans les réserves énergétiques limitées qui sont également utiles au maintien de l'organisme et donc à la survie. Un autre type de compromis est celui des effets des performances en début de vie (croissance, première reproduction) sur les performances futures (reproduction, survie), compromis qui se retrouvent chez de nombreuses espèces d'oiseaux, de mammifères ou de reptiles (Lemaître et al. 2015). Ces compromis peuvent être liés à la variation des performances reproductrices due aux différences de qualité d'un individu à l'autre dans une même population. Par exemple, Nussey et al. (2006) montre un taux de sénescence plus rapide chez les femelles de cerf élaphe (*Cervus elaphus*) qui ont produit plus de jeunes en début de vie. Les individus qui appartiennent à une même population peuvent être intrinsèquement différents, tant par leurs caractères morphologiques, physiologiques que comportementaux. Cette variabilité interindividuelle dûe aux interactions entre les

caractéristiques génétiques et les conditions environnementales expérimentées par les individus ne sont pas figées au cours de leur vie et influencent leurs paramètres démographiques. Ces caractères intrinsèques, en fonction de contraintes écologiques et évolutives vont co-varier ensemble et ainsi définir les stratégies biodémographiques (Stearns 1976). Les compromis d'allocation entre les différents paramètres dépendent en partie des ressources disponibles. Celles-ci sont généralement limitées dans l'espace ou le temps, en conséquence les individus doivent faire face à un compromis pour l'allocation de la ressource entre les différentes activités concurrentes (Stearns 1976, Ricklefs 1991). La variabilité des traits d'histoire de vie entre individus reflète l'interdépendance entre la stratégie d'histoire de vie spécifique de l'espèce et les conditions environnementales éprouvées par la population à un temps t . Ainsi, deux mécanismes s'opposent simultanément. Par sélection naturelle, l'adoption d'une stratégie d'histoire de vie va contraindre le potentiel de variation des traits (Stearns 1976), mais les réponses plastiques des individus face aux changements environnementaux vont à l'inverse augmenter cette variabilité dans les traits.

3- Effet des fluctuations environnementales sur les populations

Les changements environnementaux ne sont pas nouveaux en écologie, ce sont des perturbations externes à une population qui affectent les paramètres biodémographiques d'un ensemble d'individus dans le temps et l'espace. Ces changements peuvent avoir des origines naturelles ou anthropiques. Les changements globaux associés aux activités humaines qui ont augmenté de façon importante depuis la révolution industrielle sont bien connus. Le dernier rapport du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) affirme que depuis le milieu du 20ème siècle, les variations de température ne sont explicables que si l'on intègre les activités humaines, qui sont considérées comme le principal facteur causant le réchauffement climatique global (IPCC 2014). Les implications climatiques des changements globaux sont indéniables. Par exemple, le GIEC prédit que les événements extrêmes comme les vagues de chaleurs seront plus intenses et se produiront plus

Introduction

fréquemment d'ici la fin du siècle. Cependant, les changements environnementaux ne se limitent pas uniquement à des implications climatiques. Cinq mécanismes, qui peuvent entrer en interaction les uns avec les autres, sont recensés comme ayant une implication dans les changements environnementaux et sont dues au moins en partie à l'homme : la surexploitation des ressources, la pollution, les modifications des habitats, les espèces exotiques envahissantes et les changements climatiques.

Les variations environnementales dites d'origine « naturelle » sont issues d'un grand nombre de mécanismes biotiques ou abiotiques, durables ou temporaires. Par exemple, à l'échelle locale, les facteurs météorologiques peuvent fluctuer d'une année sur l'autre. A plus large échelle il existe par exemple des indices climatiques comme le NAO (Northern Atlantic Oscillation) qui décrit les variations du régime océan-atmosphère en mesurant la différence de pression atmosphérique au niveau de la mer entre l'Islande et les Açores. Ces variations créées des forçages environnementaux qui vont impacter directement ou indirectement la dynamique des populations. De nombreuses études se sont intéressées aux impacts biologiques de ces changements. Par exemple, des modifications d'aire de distribution ou de migration liées aux évolutions climatiques à travers différents taxons ont été mises en évidence à travers le monde (Parmesan et al. 1999, Erasmus et al. 2002, Visser et al. 2009, Thomas 2010, Charmantier & Gienapp 2013).

Connaitre les conséquences des fluctuations environnementales sur la dynamique des populations est essentielle pour anticiper le devenir des populations, des espèces, des communautés et des écosystèmes. Les tendances récentes au réchauffement climatique perturbent la phénologie des organismes, mais les modes de reproduction et la co-dépendance des espèces signifient que ces changements de « timing » se produisent généralement à des taux différents en fonction des niveaux taxonomiques (Thackeray et al. 2010). Différents aspects de la niche écologique d'une espèce peuvent évoluer à des rythmes différents en réponse aux changements environnementaux, ce qui entraîne une incertitude quant au degré d'ajustement d'une espèce pour s'adapter à ces changements (Visser & Both 2005). Cela devient problématique lorsque le moment de la demande énergétique maximale (souvent la reproduction) des organismes à des niveaux trophiques élevés (prédateurs) ne chevauche plus le moment de la disponibilité maximale des

ressources (proies). Cette idée est englobée dans l'hypothèse Match-Mismatch (Cushing 1990, Figure 3), et la différence de synchronisation au sein d'un écosystème peut conduire à une cascade d'effets à travers celui-ci. Les environnements stochastiques, souvent temporaires et imprévisibles sont particulièrement contraignants pour les individus et les populations. La modification des conditions environnementales de manière non prévisible peut, en fonction de la vitesse des changements, ne pas permettre aux individus de s'adapter. C'est un mécanisme de sélection important qui rend difficile les estimations du taux de croissance, de la persistance et de la résilience d'une population.

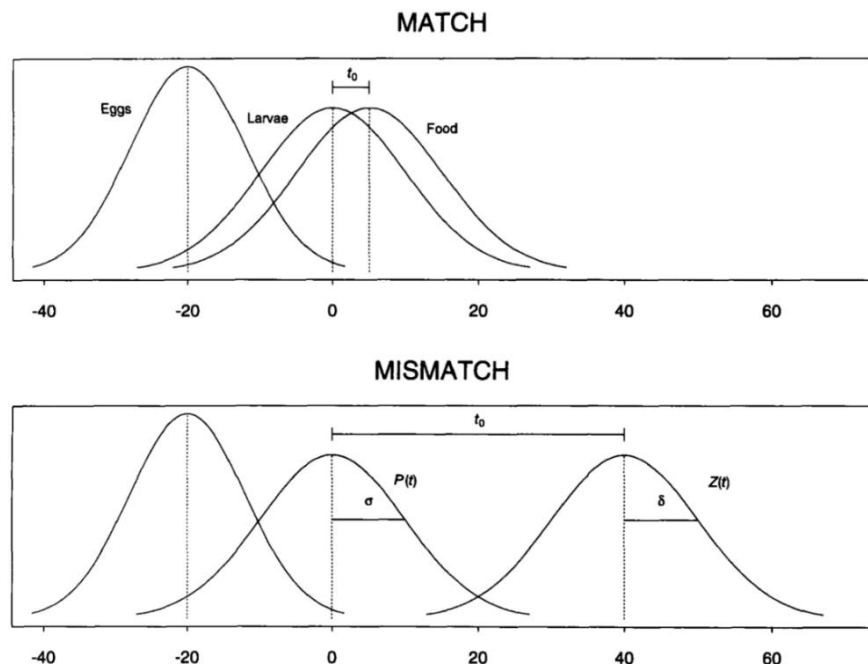


Figure 3. Illustration d'un « match vs mismatch » de larves de poissons et de leurs proies (les unités de temps sur l'axe horizontal sont arbitraires). La production de larves $P(t)$ suit la libération des œufs et dans une situation de match (panneau supérieur), le pic de production larvaire coïncide étroitement avec le pic du zooplancton (la courbe désignée $Z(t)$). La condition d'appariement est caractérisée par $t_0 \approx 0$. Les largeurs représentatives de la production larvaire et les pics de zooplancton sont respectivement σ et δ . (Source : Cushing 1982)

3.1. Effets sur les processus démographiques

Des populations aux individus, les changements environnementaux influencent les espèces à différents niveaux et n'importe lequel de ces changements peut être considéré comme limitant s'il diminue le taux de croissance de la population. Les facteurs abiotiques tels que les caractéristiques climatiques, à petite ou large échelle peuvent affecter directement ou indirectement les paramètres démographiques d'une population. Par exemple, la température est l'un des facteurs abiotiques influençant le plus la vie sur Terre. Des processus tels que la photosynthèse, la respiration, la croissance ou encore la stratification de la colonne d'eau, dépendent de la température (Went 1953, Davison 1991). D'une part, chaque organisme possède ainsi un optimum de température qui peut conditionner directement sa survie et sa reproduction. D'autre part, des évolutions de températures peuvent propager des changements au niveau de l'écosystème via des

processus ascendants (bottom-up) et modifier les interactions entre populations et réseau trophique altérant indirectement les paramètres démographiques des populations (Hunter and Price 1992, Power 1992). Les facteurs biotiques, inter ou intra-spécifiques, influencent aussi les paramètres démographiques par l'intermédiaire de mécanismes tels que la prédation, la compétition (inter ou intra spécifique) ou encore le parasitisme. Les facteurs, qu'ils soient biotiques ou abiotiques, interagissent entre eux et peuvent affecter simultanément les processus démographiques. De la même façon ils peuvent impacter différemment les composantes d'une population, par exemple un sexe ou certaines classes d'âge peuvent être plus sensibles à certains facteurs, influençant donc sur la structure de la population (Coulson 2001). Les différences de succès reproducteur et de probabilité de survie en fonction de l'âge et/ou de la qualité individuelle peuvent être accentuées lorsque les conditions environnementales sont défavorables. Les modèles théoriques prédisent, et les données empiriques le montrent, que les individus les plus jeunes et les plus âgés seront moins performants que les classes d'âge intermédiaires et seront les plus affectés par des conditions défavorables (Forslund & Pärt 1995). Trois hypothèses non exclusives existent pour expliquer les performances inférieures des individus. La première est l'hypothèse de contrainte (Curio 1983), qui stipule que les individus acquièrent de l'expérience et des compétences au fil des ans. La seconde, l'hypothèse de restriction (Curio 1983), suggère que les jeunes qui ont un coût de reproduction plus élevé que les individus plus âgés devraient réduire leur effort de reproduction pour éviter d'engager des coûts de survie élevés. Enfin, l'hypothèse de sélection (Vaupel & Yashin 1985) décrit l'existence d'un filtre de sélection, opérant lors des premières tentatives de reproduction, qui conduit à l'élimination des individus moins performants.

Une population d'organismes itéropares est obligatoirement structurée en cohorte, ainsi les conditions biotiques et abiotiques communes subies par un groupe d'individus à un temps t peuvent éventuellement générer des différences dans leurs futures performances qui les distinguent des autres groupes (Beckerman et al. 2002, Plaistow et al. 2006 Figure 4). Cette réaction que l'on nomme « effet cohorte » peut jouer un rôle important dans la dynamique d'une population (Benton et al. 2006). Par exemple, chez le lézard vivipare *Zootoca vivipara* un effet cohorte a été mis en évidence entraînant la variation de la plupart des traits démographiques. Cet effet cohorte a été suggéré en

partie en raison d'effets immédiats et différés des conditions climatiques (Le Galliard et al. 2010). L'impact des effets cohorte sur les processus démographiques est indéniable et les conséquences sur la dynamique de population peuvent être importantes. Par exemple, si la fertilité de chaque groupe d'âge dépend de l'état actuel de la population, mais aussi de l'état de la population durant lequel les individus ont formé des groupes différents (effet cohorte), une population vivant dans des conditions constantes optimales devrait osciller plus longtemps pour possiblement atteindre une stabilité (Leslie 1957).

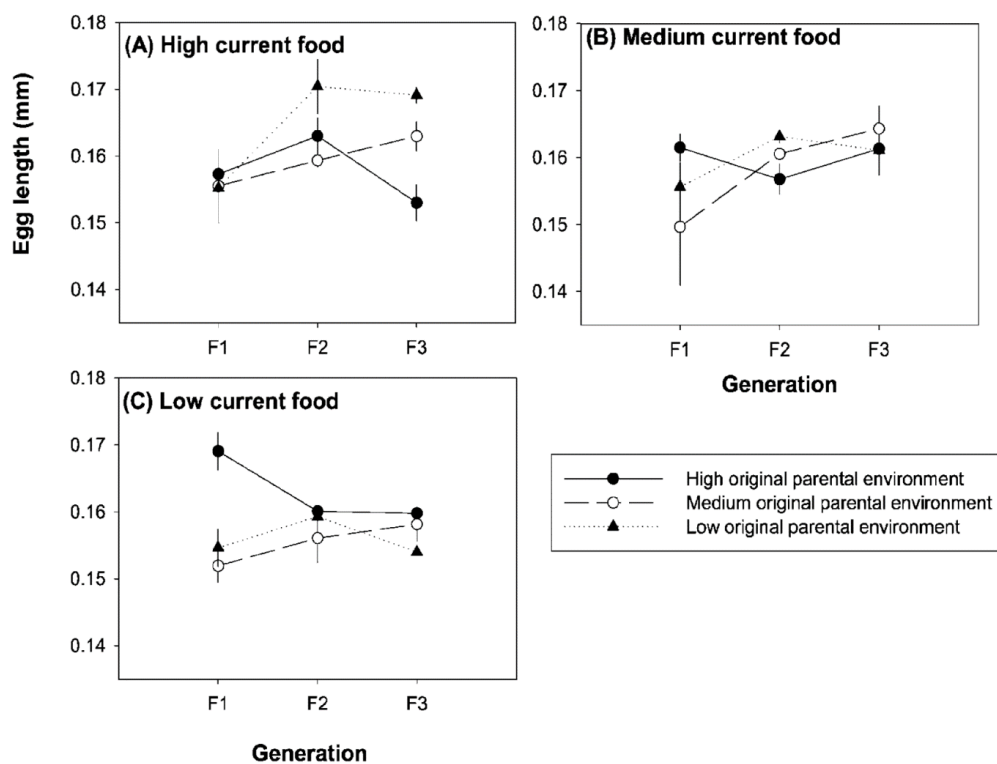


Figure 4. Changement de la longueur des œufs entre chaque génération sur des environnements alimentaires (A) élevés, (B) moyens ou (C) faibles. (Source : Plaistow et al 2006)

3.2. Réponses démographiques aux variations de l'environnement

De multiples processus démographiques déterminent les changements dans les populations, et les fluctuations relatives de ces processus affectent le taux de croissance de la population. Identifier et quantifier la force des mécanismes qui affectent ces processus, souvent complexes et dynamiques, est un point central pour déterminer la dynamique des populations. Ainsi, de nombreuses études se sont intéressées aux

variations environnementales biotiques ou abiotiques, locales ou à large échelle qui influencent les mécanismes démographiques afin d'établir des patrons de réponses aux changements environnementaux (Coulson 2001, Walther et al. 2002, Parmesan 2006). Toutefois, selon la zone étudiée l'impact des changements environnementaux peut être différent et les réponses des populations peuvent être immédiates ou retardées. Chez les oiseaux, un impact immédiat pourrait être une réduction des performances de reproduction et/ou de la survie due à une réduction de la disponibilité alimentaire pendant la période de reproduction (Cowley & Siriwardena 2005) ou bien une augmentation de la mortalité en raison d'une faible disponibilité alimentaire hors de la saison de reproduction (Schaub et al. 2005). Un impact différé pourrait être la réduction de la reproduction (fréquence de reproduction ou nombre de jeunes) ou une arrivée plus tardive sur les lieux de reproduction en raison de ressources limitées pendant la période hivernale (Saino et al. 2004, Gordo & Sanz 2008, Harrison et al. 2011). Ces effets sont susceptibles d'être induits par des contraintes physiologiques (Harrison et al. 2011). Si la nourriture manque, les individus peuvent avoir des réserves d'énergie plus faibles (Marra et al. 1998). Par exemple, chez la paruline bleue *Setophaga caerulescens*, les individus ayant passé l'hiver dans des habitats forestiers, considérés comme habitats de haute qualité, ont une meilleure condition corporelle que ceux hivernant dans des habitats arbustifs (Bearhop et al. 2004).

Les réponses démographiques des populations peuvent aussi être différentes en fonction de la structure de la population et des stratégies d'histoire de vie. Pour les organismes ayant une stratégie d'histoire de vie plutôt lente, le taux de croissance est très sensible à la survie (Sæther & Bakke 2000). Lorsque l'environnement devient contraignant, les individus adoptent des stratégies conservatrices qui favorisent leur survie au détriment de la reproduction. Ainsi, l'impact de changements environnementaux sur la survie pourrait être atténué par l'évolution de caractères qui réduisent la variation interannuelle de la survie. Par exemple, sauter une reproduction est un mécanisme comportemental qui peut limiter l'impact des mauvaises conditions climatiques une année t sur la survie. Cependant, cela entraîne une variation sur le recrutement au sein de la population. Chez une population de fous à pieds rouges *Sula sula* de l'atoll de Johnston, la probabilité de sauter une reproduction est plus élevée les années d'occurrence du phénomène climatique El-Niño (Cubaynes et al. 2011). Ce

Introduction

phénomène climatique extrême s'accompagne d'une réduction des remontées d'eaux profondes (upwellings) autour des monts sous-marins où les fous à pieds rouges se nourrissent habituellement (Fiedler 2002). Cela suggère que sauter la reproduction certaines années est, au moins en partie, une stratégie adaptative des fous pour faire face au compromis survie-reproduction. Pour les organismes ayant une stratégie d'histoire de vie plutôt rapide le patron inverse est attendu, avec un taux de croissance très sensible à la fécondité (Sæther & Bakke 2000). Ainsi, face à un changement des conditions environnementales, il est attendu pour ce type d'organisme, une forte variabilité du taux de survie, alors que l'investissement reproducteur restera fort, peu variable, et pourra être coûteux en terme de survie à court terme.

Les changements globaux actuels et spécialement l'augmentation de la fréquence des événements extrêmes sont susceptibles d'amplifier la variance environnementale, notamment climatique. Une forte variance environnementale pourrait augmenter le différentiel entre les paramètres qui structurent une population. Par exemple, des années de mauvais temps ou de pénurie alimentaire pourraient accroître les différences de performance entre les individus (par exemple entre jeunes reproducteurs inexpérimentés et adultes reproducteurs expérimentés). Chez les fous austraux *Morus serrator*, les individus reproducteurs inexpérimentés sont capables d'élever des poussins de la même façon que les individus expérimentés lorsque les ressources ne sont pas limitées. En revanche lorsque la disponibilité alimentaire est fortement réduite des différences de performances liées à l'âge apparaissent (Bunce et al. 2005). D'une autre façon, l'augmentation de la variance environnementale pourrait augmenter la force de covariation des taux vitaux : par exemple, des conditions météorologiques ou climatiques extrêmes pourraient réduire la survie de plusieurs classes d'âge d'une population (Frederiksen et al. 2008). Le caractère stochastique de l'environnement pouvant varier dans l'espace, différentes populations de la même espèce peuvent adopter des stratégies de minimisation des risques plus ou moins prononcées. Ainsi les populations exposées aux environnements les plus variables devraient montrer des stratégies de vie plus lentes. Dans les milieux les plus extrêmes comme les environnements polaires, les conséquences des changements environnementaux et notamment climatiques sont particulièrement notables. Par exemple, la glace de mer est un facteur important expliquant les variations des taux vitaux d'espèces polaires, et la survie adulte des manchots empereurs

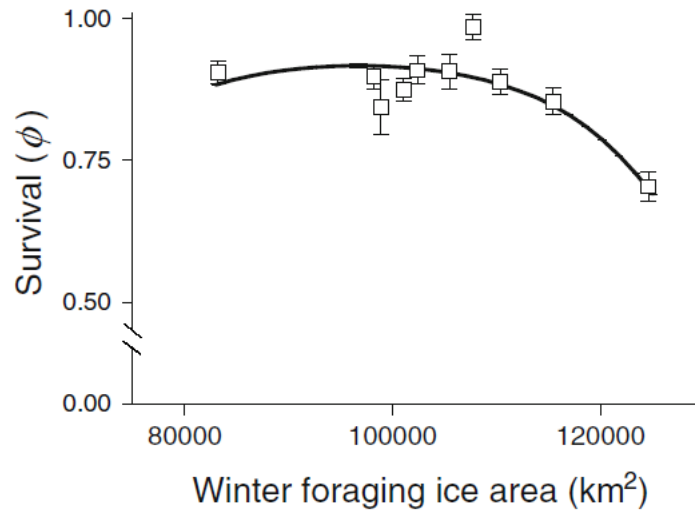


Figure 5. Estimations de la survie apparente des sub-adultes et des adultes de manchot Adélie en fonction de la zone de glace de mer en hiver. Le trait plein indique la prévision du modèle. (Source Emmerson et Southwell 2011)

Aptenodytes forsteri et adélie *Pygoscelis adeliae* est en grande partie liée à la glace de mer (Barbraud & Weimerskirch 2001, Emmerson et al. 2011, Figure 5).

4- Spécificité des milieux polaires

Les écosystèmes marins polaires sont situés aux extrémités du gradient planétaire du rayonnement solaire quotidien et annuel. Ces régions de hautes latitudes présentent des masses de glaces permanentes et semi-permanentes, qui occupent une part variable de l'espace en fonction de la période de l'année. C'est évidemment le climat extrêmement froid qui caractérise ces milieux. Cependant, la valeur moyenne de température n'est que l'expression d'un complexe climatique comportant d'autres éléments comme des vents violents et une hygrométrie particulièrement faible. La température moyenne mensuelle sur la période 1981-2018 est de $-7,40^{\circ}\text{C}$ en Antarctique (hors péninsule) et une telle moyenne en période estivale implique une alternance de jours légèrement positifs et de nuits froides, avec une possibilité de gelée constante. Les régions à climat polaire couvrent plus de 20% de la surface de la Terre. Ces

Introduction

régions sont loin de l'équateur, ainsi les journées d'hiver sont extrêmement courtes et les journées d'été sont extrêmement longues. Le climat polaire se compose donc d'étés frais et d'hivers très froids, ce qui se traduit par une toundra sans arbres, des glaciers ou une couche de glace permanente ou semi-permanente. Par opposition aux régions équatoriales où la saisonnalité est très faiblement marquée, les milieux polaires se caractérisent par une variabilité saisonnière particulièrement élevée.

Bien que les deux régions polaires se ressemblent par leur photopériode extrême, leurs basses températures et leur climat fortement influencé par la neige et la glace, à presque tous les autres égards, elles sont très différentes. Dans l'hémisphère Nord, au nord de 66°N, l'océan Arctique couvre une superficie d'environ 16 millions km² dans le cercle polaire arctique, entouré par les masses continentales d'Europe, d'Asie et d'Amérique du Nord. Plus de la moitié de l'océan Arctique est occupée par des plateaux peu profonds (généralement <100 m) qui jouent un rôle important dans la transformation des masses d'eau entrant dans la circulation thermohaline mondiale et dominent les flux de carbone et les processus biochimiques au sein de l'écosystème arctique (Aagaard et al. 1981, Stein & Macdonald 2004).

L'océan Austral entoure le continent Antarctique dans l'hémisphère Sud, s'étendant de la côte de l'Antarctique jusqu'à une latitude de 60°S, il comprend les parties sud des océans Atlantique, Indien et Pacifique. Contrairement à l'Arctique, qui représente un océan gelé entouré de masses continentales et d'océans ouverts, le continent gelé Antarctique n'est entouré que d'océans. Le front polaire est la zone de transition entre les eaux subtropicales chaudes et les eaux polaires froides, sans barrière terrestre au nord et la position moyenne du front polaire antarctique est souvent utilisée pour définir la limite nord de l'océan Austral. Le courant circumpolaire antarctique (ACC) est une caractéristique hydrographique importante de l'océan Austral, encerclant le continent Antarctique et circulant vers l'est à travers les océans Atlantique, Indien et Pacifique.

Dans les deux régions polaires, la capacité des écosystèmes marins à résister à l'impact cumulatif d'un certain nombre de pressions, y compris le changement climatique, la pollution et la surexploitation, agissant en synergie est peu connue et constitue une préoccupation majeure.

4-1. La glace de mer

En moyenne, la glace de mer couvre environ 25 millions de kilomètres carrés de la Terre, soit environ deux fois et demie la superficie du Canada. Bien qu'elle ne nous affecte pas directement, il s'agit d'un élément essentiel de la planète car elle influence le climat mondial, la faune et la flore des régions polaires. La glace de mer se développe pendant les mois d'hiver et fond pendant les mois d'été, mais une partie de la glace de mer reste toute l'année dans certaines régions. Environ 15% des océans du monde sont recouverts de glace de mer pendant une partie de l'année. Dans l'hémisphère Nord l'étendue de la glace de mer atteint son minimum en septembre (moyenne $5 \times 10^6 \text{ km}^2$), et son maximum en mars (moyenne $15 \times 10^6 \text{ km}^2$) (Arrigo 2016). La glace de mer dans l'hémisphère Sud atteint un minimum en février (moyenne $3 \times 10^6 \text{ km}^2$) et un maximum en septembre (moyenne $19 \times 10^6 \text{ km}^2$) (Arrigo 2016). Le changement saisonnier de l'eau libre à la couverture de glace de mer représente l'un des changements les plus importants des propriétés physiques à l'échelle mondiale et constitue une contrainte majeure pour les écosystèmes polaires (Nicol et al. 2008).

Même si la glace de mer se trouve uniquement dans les régions polaires, elle influence notre climat mondial. La glace de mer module l'échange de chaleur et de masse entre l'atmosphère et l'océan, ainsi que l'échange de chaleur et d'humidité avec l'atmosphère (système de rétroaction de l'albédo) (Perovich et al. 2007). Une grande partie de la lumière solaire qui frappe la glace de mer est réfléchi, par l'effet albédo. En conséquence, les zones couvertes de glace de mer absorbent peu d'énergie solaire, de sorte que les températures dans les régions polaires restent froides. Si les températures qui se réchauffent progressivement font fondre la glace de mer au fil du temps, moins de surfaces seront disponibles pour renvoyer la lumière du soleil, plus d'énergie solaire sera absorbée à la surface et les températures augmenteront encore. Cette chaîne de phénomènes amorce un cycle de réchauffement et de fonte. Ainsi, même une petite augmentation de la température peut entraîner un réchauffement accru au fil du temps, faisant des régions polaires les zones les plus sensibles au changement climatique sur Terre.

La glace de mer affecte également le mouvement des eaux océaniques. L'eau sous la glace de mer est caractérisée par une concentration plus élevée en sel, est plus dense

que l'eau des océans environnants, et tend donc à s'enfoncer en profondeur. Les changements dans les paramètres physiques de la glace, affectent la circulation thermohaline et la diffusion océanique, et par conséquent les courants océaniques et les conditions climatiques dans d'autres régions de la planète (Figure 6). Les changements dans la quantité de glace de mer peuvent ainsi perturber la circulation océanique, entraînant ainsi des changements dans le climat mondial (Frankcombe et al. 2013, de Lavergne et al. 2014).

Il existe deux grands types de glace de mer (Duerr et al. 2015). La fast-ice qui est ancrée au continent au fond de l'océan, généralement sur les plateaux océaniques. Cette glace de mer côtière ne se déplace pas avec les vents ou les courants, elle reste figée. Au contraire, la pack ice n'est rattaché à aucun rivage et dérive au gré des vents et des courants. Parmi ces deux grands types de glaces il existe tout un continuum caractérisant la glace de mer à travers des gradients temporels, de densité, de couverture ou

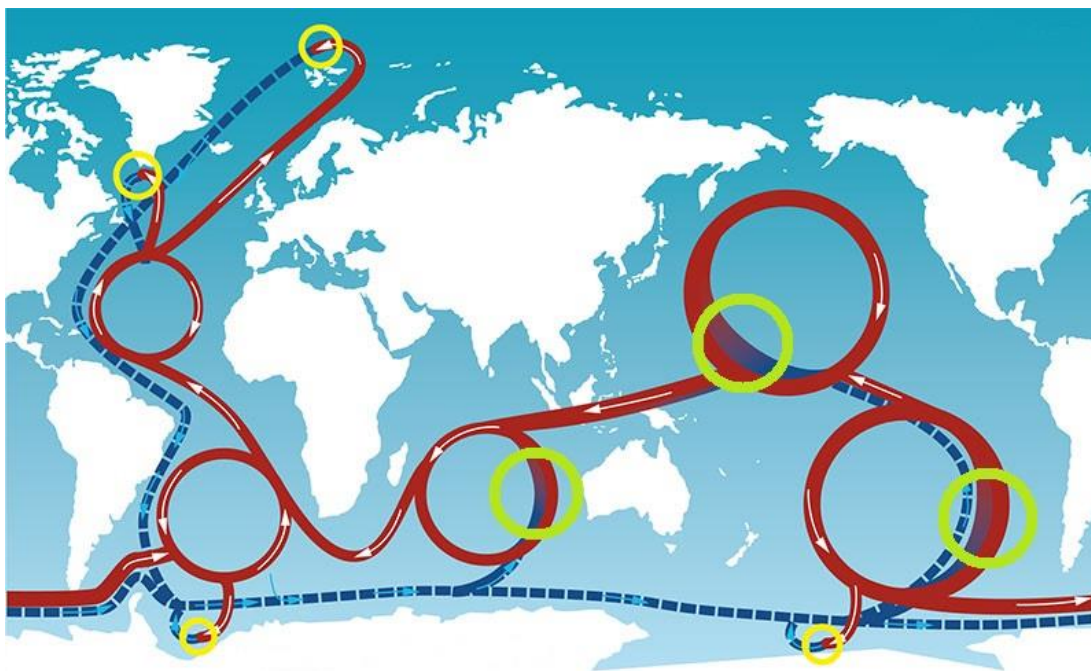


Figure 6. Schéma simplifié de la circulation thermohaline mondiale. Pointillés bleu : les courants profonds froids, trait plein rouge : les courants de surface, cercle jaune : les zones de plongées des eaux froides, cercle vert : les zones de remonté progressive des eaux profondes. (Adapté de climate-ocean.org).

d'épaisseur (Duerr et al. 2015).

4-2. Ecosystème associé à la glace de mer

Les microalgues pélagiques associées à la glace de mer constituent la principale source de production primaire et sont à la base du réseau trophique marin polaire, produisant de l'énergie sous forme de carbone organique par photosynthèse. Alors que les algues pélagiques circulent librement dans la colonne d'eau, les algues associées à la glace de mer sont adaptées pour habiter les interstices remplis de saumure dans la glace de mer (Weeks & Ackley 1986). Les sels sont rejetés lors de la congélation et des poches de saumure se forment par la suite, permettant la formation de l'écosystème unique associé à la glace. Outre les microalgues, les bactéries, les protistes et les métazoaires constituent la communauté unique de la glace de mer (Arrigo 2016). La composition taxonomique des communautés autotrophes dans la glace de mer est contrôlée par les réponses spécifiques des espèces aux conditions environnementales, notamment la température, la salinité, la lumière et les concentrations de nutriments (Petrou & Ralph 2011).

Les algues associées à la glace de mer sont une importante source de carbone pour les organismes qui habitent la glace de mer elle-même (faune dans la glace) et pour les organismes vivant à l'interface glace-eau, par exemple copépodes, amphipodes et krill antarctique (faune sous la glace) (Siegel et al. 1992, Bluhm et al. 2016). Cette communauté sous la glace occupe une position centrale dans le réseau trophique des écosystèmes polaires en transférant l'énergie produite par des algues dans les réseaux trophiques pélagiques et benthiques associés (Laws 1985, Norkko et al. 2007, Budge et al. 2008). La faune à des niveaux trophiques plus élevés (les poissons, les oiseaux marins, les mammifères marins) a développé des adaptations remarquables pour se nourrir des organismes présents sous la glace (Clarke et al. 2007, Harter et al. 2013, Hop & Gjørseter 2013) – l'une des adaptations les plus étonnantes est probablement celle des Notothénoïdes, leur corps contient des molécules antigel qui peuvent abaisser le point de congélation de leurs fluides corporels en dessous de la température ambiante (autour de $-1,87^{\circ}\text{C}$) (DeVries 1988). Les niveaux trophiques supérieurs prospèrent donc sur le carbone qui a finalement été synthétisé par les algues et montrent donc une dépendance indirecte à la biomasse produite par les algues associées à la glace et donc à la glace de mer elle-même (Figure 7).

Introduction

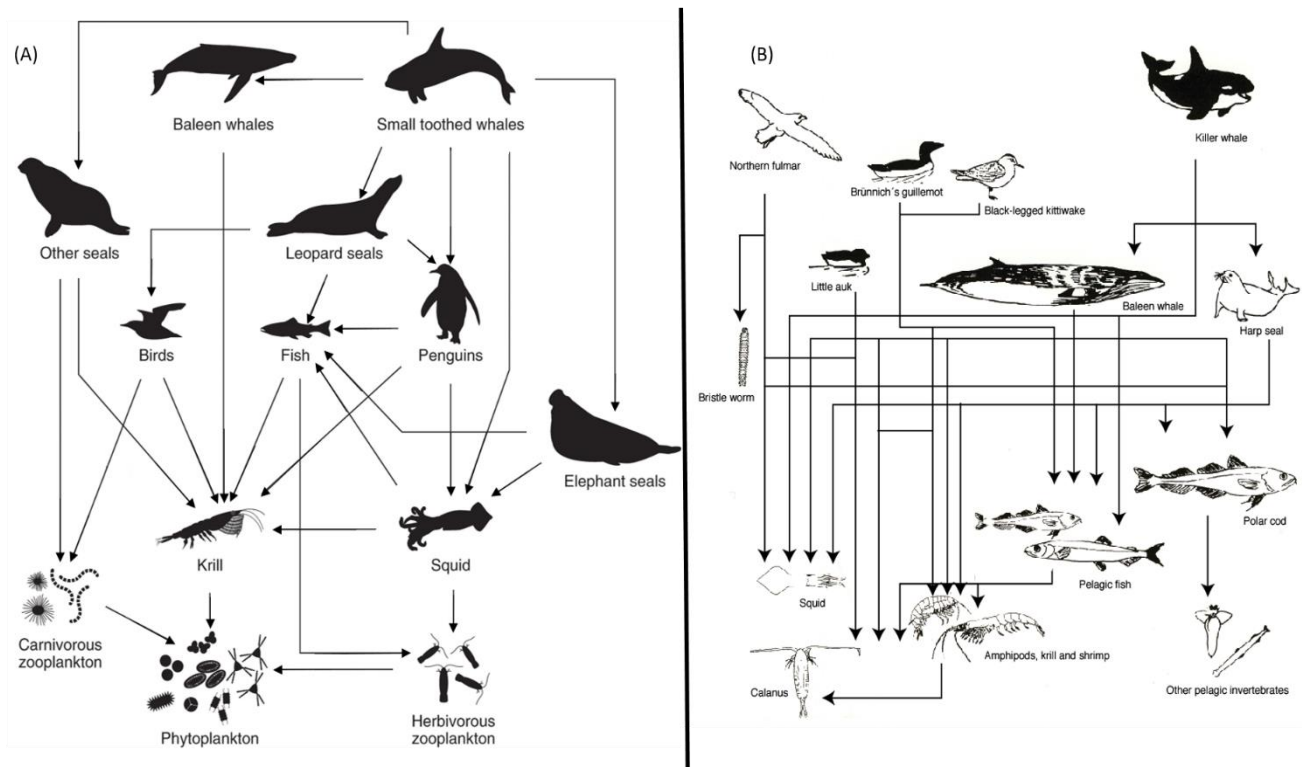


Figure 7. Exemple de réseau trophique lié à la glace de mer en Arctique (A) et Antarctique (B).

Les polynies sont des zones d'eau libre persistante situées au sein du pack-ice ou de la fast-ice. L'eau de mer reste ouverte en raison de processus qui empêchent la formation de glace de mer ou qui déplacent rapidement la glace de mer hors de la région. Les polynies sont des sources importantes de production primaire. L'ampleur de la production primaire annuelle dans les polynies est contrôlée par la quantité d'exposition au rayonnement solaire et la sensibilité aux changements de l'étendue de la glace de mer. Les polynies procurent ainsi un habitat privilégié pour la faune en fournissant un accès important à la ressource à de nombreux organismes, y compris les phoques et les manchots (Paterson et al. 2015).

Pendant l'hiver, la production primaire associée à la glace de mer est généralement faible en raison de la faible disponibilité de la lumière et de la basse température (Werner et al. 2007). Au printemps, l'élévation des températures et de la transmission de la lumière, accompagnée d'une diminution de la salinité, déclenche une augmentation de la production primaire, pouvant être multipliée par cinq (Riaux-Gobin et al. 2003, Mundy et al. 2014). Un pic d'abondance a lieu avant la fonte des glaces,

généralement à la fin du printemps ou au début de l'été (Arrigo & Sullivan 1994, Garrison et al. 2005). Au cours de la saison estivale, la productivité primaire diminue lorsque la glace de mer fond et lorsque la limitation des nutriments et la pression de prédation augmentent (Hegseth & Von Quillfeldt 2002). La distribution de la biomasse associée à la glace de mer est ainsi inégale spatialement et temporellement (Garrison & Buck 1991, Rysgaard et al. 2001), reflétant par exemple les variations de la couverture de neige de surface, qui influencent directement la transmission de la lumière à travers la glace en dessous (Perovich 1991).

La biomasse associée à la glace de mer de l'Antarctique est généralement plus élevée que celle de l'Arctique (Arrigo et al. 2008, Meiners et al. 2012). La zone de glace marginale (marginal ice zone MIZ) est une région à forte production primaire dans l'océan Austral (Arrigo & Thomas 2004). Dans l'Arctique, en particulier au printemps, il a été démontré que les algues de glace de mer représentent une source de nourriture importante pour les consommateurs pélagiques au cours des premiers stades de la fonte des glaces (Sakshaug 2004). La glace de mer est donc une caractéristique essentielle des écosystèmes polaires, par exemple en termes de structuration de l'habitat, de ressources alimentaires et d'abris contre les prédateurs pour de nombreux organismes (Thomas & Dieckmann 2008, Gradinger et al. 2010, Arrigo 2016, David et al. 2016). Ainsi, les altérations des propriétés de la glace de mer dans les deux régions polaires entraîneront des réponses écologiques des espèces aux communautés, telles que la distribution saisonnière, les schémas de migration, le succès de la reproduction, la survie et, par conséquent, des changements d'abondance des espèces (Constable et al. 2014). Par exemple, il a été constaté que le changement climatique affecte les aires de reproduction du krill *Euphausia* dans l'océan Austral, et par conséquent, les fluctuations du recrutement des populations de krill dues à la réduction de la surface de glace de mer auront un effet en cascade sur l'ensemble de l'écosystème (Walther et al. 2002, Turner et al. 2016).

En raison d'une diminution de l'épaisseur de la glace de mer et de la zone de couverture de glace due au réchauffement climatique (Wadhams 1995), la débâcle et le début de la floraison du phytoplancton commencent plus tôt. Cela a déclenché une augmentation de la production primaire globale en raison de l'augmentation de la

disponibilité de la lumière dans la colonne d'eau (Arrigo & Thomas 2004, Moreau et al. 2015, Fernández-Méndez et al. 2015). La réponse de la production primaire associée à la glace de mer aux changements de l'environnement reste cependant incertaine. Pour l'Arctique, il a été suggéré que l'amincissement de la couverture de glace et l'augmentation de la transmission de la lumière pourraient déclencher une augmentation de la productivité en raison d'une activité photosynthétique accrue (Nicolaus et al. 2012). D'autres études suggèrent que la diminution de l'étendue de la glace de mer entraînera une baisse de la production primaire (Arrigo et al. 2008, Vancoppenolle et al. 2013), ce qui a un impact direct sur les consommateurs associés à la glace en raison de la réduction de leurs ressources alimentaires. Par exemple, le déclin spectaculaire du krill (de 38 à 75% par décennie) dans le sud-ouest de l'Atlantique a été attribué à la diminution de la production primaire (Atkinson et al. 2004). À un niveau plus élevé dans le réseau trophique, une diminution de la taille des populations a également été observée pour les espèces de manchots dépendantes de la glace de mer, en particulier les manchots Adélie et empereur (Croxall 2002, Ainley et al. 2003, Jenouvrier 2013). Les oiseaux de mer et les mammifères marins avec des sites de reproduction spécifiques associés à la glace de mer seront également affectés par les changements dans leur habitat d'alimentation et la migration de leurs proies (Parry et al. 2007).

4-3. Variabilité en milieu polaire

Les conséquences du changement climatique sont particulièrement visibles dans les régions polaires. L'effet du changement climatique diffère entre les hémisphères en raison de différences importantes dans la position géographique et la structure océanographique. De nombreuses études ont montré que les caractéristiques de la glace de mer en termes de composition structurale et de distribution sont très sensibles aux conditions climatiques dans les deux océans polaires (i.e Serreze et al. 2007, Comiso et al. 2011, Renner et al. 2014). En raison de l'augmentation des températures, les périodes de fonte estivale dans la plupart des régions des latitudes moyennes et hautes se prolongent (Walther et al. 2002). Dans l'Arctique, la couverture et l'épaisseur de la glace de mer ont considérablement diminué au cours des dernières décennies (Rigor & Wallace 2004, Johannessen et al. 2004, Kwok & Rothrock 2009, Simmonds 2015, Harada 2016, Figure 8). Ceci a été accompagné d'un changement des propriétés de la glace, passant d'une couverture de glace en grande partie pérenne à une couverture saisonnière avec plus

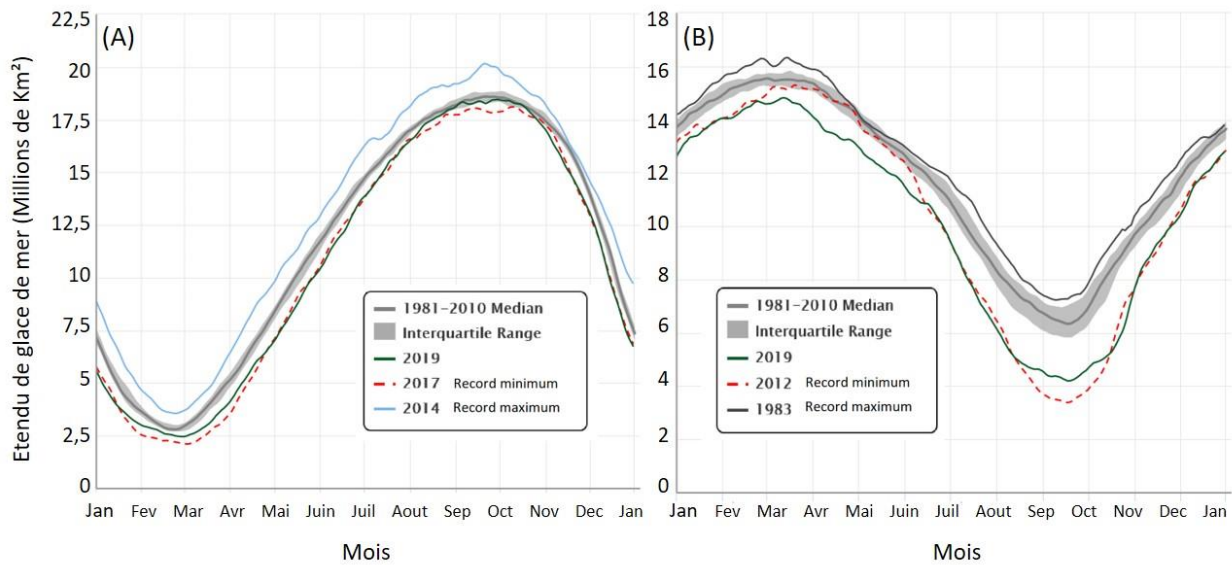


Figure 8. Tendance mensuelle de l'étendue de glace de mer en Antarctique (A) et Arctique (B) d'eau libre en été (moins de glace pluriannuelle, plus de glace de première année) (Lindsay et al. 2009, Maslanik et al. 2011).

Sur la base du cinquième rapport d'évaluation du GIEC, l'Antarctique a réagi relativement plus lentement aux changements climatiques par rapport à l'Arctique (IPCC 2014, Figure 8). Jusqu'à présent, le réchauffement climatique en Antarctique a un impact plus localisé et plus contrasté au niveau régional concernant de la couverture de glace de mer (Zwally et al. 2002, Massom & Stammerjohn 2010, Stammerjohn et al. 2012, Turner et al. 2013, IPCC 2014). Dans l'ensemble, l'étendue de la glace de mer antarctique a montré une légère tendance à la hausse (Gagné et al. 2015, Turner et al. 2016, Comiso et al. 2017). Cependant, la région entourant la Péninsule Antarctique a connu un important retrait de la glace de mer (Vaughan et al. 2003, Paolo et al. 2015). De plus, les modèles prédisent un rétrécissement spectaculaire de la couverture de glace de mer antarctique au siècle prochain (Meehl et al. 2000, Liu & Curry 2010, Gutt et al. 2015).

Les zones polaires connaissent jusqu'à présent les changements environnementaux mondiaux les plus forts et les plus rapides (Hansen et al. 2006, Bindoff et al. 2007, Parry et al. 2007, Serreze et al. 2007, Graverson et al. 2008, Hoegh-Guldberg & Bruno 2010). Le GIEC a souligné l'urgence d'évaluer la façon dont les écosystèmes réagissent au changement climatique (IPCC 2014), changements qui risquent de

provoquer des modifications dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes polaires (par exemple, des changements de dominance des espèces). Alors que certains paramètres océanographiques peuvent être surveillés en continu par des satellites, la surveillance des écosystèmes polaires nécessite des campagnes de terrain à large échelle, logistiquement difficiles et très coûteuses. Une solution pour évaluer et surveiller ces écosystèmes consiste à utiliser des organismes identifiés comme « sentinelles » car ils sont sensibles aux changements environnementaux (Hazen et al. 2019). Les organismes avec un niveau trophique élevé intègrent généralement une grande partie du réseau trophique et ont une longue durée de vie, ces deux caractéristiques en faisant des bio-indicateurs particulièrement précieux des changements environnementaux (Furness et al. 1993).

5- Contexte et enjeux de la thèse

En écologie et en biologie évolutive de nombreuses questions importantes ne peuvent être résolues qu'avec des données qui s'étendent sur plusieurs décennies et pour répondre à ces questions, il faut suivre, sur le long terme, les histoires de vie des individus (Clutton-Brock & Sheldon 2010). Les études à long terme basées sur le suivi individuel offrent de nombreux avantages tels que l'analyse de la structure en classes d'âge, le lien entre les étapes de l'histoire de vie, des estimations de la valeur sélective au cours de la vie, des liens entre les générations. Un problème central concernant les études d'écologie et d'évolution est que bon nombre des processus écologiques et évolutifs affectant les populations, y compris les processus démographiques contrôlant les effectifs et les mécanismes évolutifs générant l'adaptation, se produisent généralement sur plusieurs années ou décennies plutôt que sur plusieurs heures, semaines ou mois. Les études de populations naturellement régulées fournissant des données qui s'étendent sur des périodes de temps adéquates sont par conséquent cruciales pour la recherche dans de nombreux domaines de l'écologie et de la biologie évolutive. Entre-autres, les études à long terme basées sur le suivi individuel permettent d'évaluer dans quelle mesure certains paramètres, par exemple démographiques, diffèrent entre les individus et d'évaluer les causes de ces différences. Des différences individuelles constantes dans certains paramètres peuvent générer des conséquences importantes pour la dynamique des populations.

Ce travail de thèse s'intègre dans le cadre du projet SENSEI – SENTinels of the SEa Ice – dont l'objectif principal est d'étudier les réponses comportementales et démographiques des oiseaux marins et des phoques aux changements de glace de mer. Pour répondre à cet objectif le projet prévoit de combiner des analyses de données de comportement de recherches alimentaire acquises par des techniques de bio-télémetrie et de données démographiques à long terme acquises depuis plusieurs décennies dans l'Arctique et l'Antarctique. Cette thèse constitue une partie de la composante démographique du projet SENSEI concernant les oiseaux marins en Antarctique.

5-1. Les oiseaux marins sentinelles de l'environnement polaire

Une sentinelle d'un écosystème donné est une espèce qui réagit à la variabilité et/ou au changement de l'écosystème de manière opportune et mesurable et permet ainsi d'indiquer des changements autrement non observés (Hazen et al. 2019). Les sentinelles d'un écosystème sont visibles, facilement accessibles et observables, elles sont capables de fournir des informations sur l'écosystème à l'échelle spatio-temporelle et sont mécaniquement liées aux composantes de l'écosystème (Hazen et al. 2019). Les oiseaux marins sont des habitants remarquables des environnements marins et ont une large représentation dans les deux régions polaires. Les oiseaux marins sont souvent visibles et de grande envergure, et intègrent des informations des niveaux trophiques inférieurs. Ils forment des colonies plus ou moins grandes et sont d'une grande fidélité au site de reproduction ce qui permet de suivre facilement des individus pendant plusieurs années (Gaston 2004). Ce sont en outre des espèces longévives ce qui permet l'intégration de variables environnementales sur le long terme mais aussi d'examiner de façon approfondie les variations des traits d'histoire de vie. En effet, les changements dans la répartition et l'abondance des oiseaux marins, ainsi que le succès reproducteur, la survie ou encore le régime alimentaire, ont été étroitement liés à la variabilité climatique régionale et mondiale (Aebischer et al. 1990, Montevecchi 1997, Barbraud & Weimerskirch 2006, Grémillet & Boulinier 2009), souvent en raison de changements dans la disponibilité des proies (Hamer et al. 1991, Diamond & Devlin 2003). Les oiseaux marins sont ainsi définis comme d'excellents taxons permettant de surveiller les changements de nombreuses variables liés aux écosystèmes marins et pouvant être utilisés pour évaluer l'état de santé de ces écosystèmes (Furness et al. 1993).

Avec le réchauffement de plusieurs degrés prédit par les modèles climatiques dans les régions polaires, une des priorités de recherche est donc de comprendre l'effet de ces changements sur les organismes marins, les réseaux trophiques et les écosystèmes polaires. Ces changements qui modifient les forces évolutives agissant sur les stratégies démographiques et les caractéristiques du cycle biologique des espèces peuvent être particulièrement importants pour les espèces à longue durée de vie comme les oiseaux marins (i.e. Cairns 1992, Stenseth et al. 2002, 2003). Ces prédateurs supérieurs polaires sont donc des indicateurs clés des changements à court et à long terme des réseaux trophiques (Boyd & Murray 2001, Voigt et al. 2003), car ils intègrent et amplifient les effets des forçages environnementaux (Croxall 2002, Frederiksen et al. 2007). Ils conviennent également pour étudier si les effets du changement climatique sur les organismes peuvent être atténués par la plasticité phénotypique (caractéristiques morphologiques, physiologiques ou encore comportementales). Enfin, les oiseaux marins polaires sont exposés à de fortes contraintes environnementales, et il est important de comprendre comment ils se sont adaptés dans le passé pour faire face aux changements environnementaux afin d'évaluer comment les changements actuels pourraient les affecter à l'avenir.

5-2. Objectifs de la thèse

Fort des connaissances théoriques et empiriques sur les traits d'histoire de vie, leurs associations ainsi que de notre compréhension actuelle de l'impact des changements environnementaux sur les populations polaires, cette thèse vise en premier lieu à améliorer nos connaissances sur les mécanismes liant les variations de la glace de mer aux traits d'histoire de vie de plusieurs populations d'oiseaux marins polaires.

L'objectif de la thèse est de comprendre les processus impliqués dans les réponses des populations de prédateurs marins polaires aux variations environnementales, et principalement les mécanismes liés à la glace de mer.

Pour répondre à cet objectif, la thèse est déclinée en 2 axes. Dans un premier axe, nous avons estimé l'influence de facteurs extrinsèques et intrinsèques sur les réponses démographiques à l'aide de modèles multi-états de capture-marquage-recapture. Dans un deuxième axe, nous avons estimé l'influence de facteurs environnementaux sur des

traits phénotypiques tels que la condition corporelle à l'envol et la phénologie de reproduction en utilisant des modèles additifs et linéaires généralisés.

5-3. Structure de la thèse

La thèse est rédigée sur articles. Dans un premier temps, la méthodologie utilisée est présentée de manière générale. Le corps du manuscrit est constitué des 4 articles rédigés au cours de cette thèse qui s'articulent autour des réponses démographiques et des traits de d'histoire de vie aux variations de la glace de mer de 2 espèces d'oiseaux marins polaires antarctiques : le pétrel des neiges (*Pagodroma nivea*) et le damier du Cap (*Daption capense*). Ces espèces ont été choisies pour plusieurs raisons. D'une part, les deux espèces se reproduisent en milieu polaire mais utilisent l'écosystème de manière différente, les pétrels des neiges sont très fortement dépendants de la glace de mer pour se nourrir tant dis que les damiers du Cap préfèrent un habitat d'alimentation libre de glace de mer. D'autre part le pétrel des neiges est une espèce relativement bien documentée ce qui permet de s'appuyer sur les connaissances existantes pour effectuer des analyses plus détaillées nécessaire à une meilleure compréhension des processus reliant l'environnement aux traits démographiques. Les connaissances sur la démographie des damiers du Cap sont en revanche quasi nulles alors qu'il s'agit d'un des oiseaux de mer les plus abondants de l'océan Austral. Les deux espèces sont décrites précisément dans le chapitre 1 de la thèse.

Dans une dernière partie, les principaux résultats de cette thèse sont repris dans une discussion générale.

La thèse se structure à travers les points suivants :

Le premier chapitre présente les espèces étudiées, les facteurs environnementaux choisis et introduit à la modélisation capture-marquage-recapture (CMR). Ce chapitre vise à décrire l'écologie particulière des espèces étudiées ainsi que le contexte du site d'étude. Les méthodes statistiques précises utilisées sont détaillées dans la partie matériel et méthode des articles avec des compléments dans les annexes.

Le deuxième chapitre s'intéresse à la dynamique de population du damier du Cap ainsi qu'à la relation entre les paramètres démographiques et l'environnement. Ce chapitre vise à identifier et comprendre la façon dont les taux vitaux influencent les

Introduction

changements de la taille de la population et dans quelle mesure les paramètres démographiques sont influencés par l'environnement. Les paramètres démographiques sont estimés en utilisant des données de suivis individuels à long terme sur 56 ans, impliquant la survie en fonction de l'âge, l'âge de première reproduction et le succès reproducteur. Les variations temporelles des paramètres démographiques sont mises en relation avec les facteurs environnementaux afin de considérer leur influence potentielle sur les taux vitaux. La modélisation de la dynamique des populations a été réalisée au moyen d'un modèle matriciel. À l'aide de ce modèle des analyses prospectives et rétrospectives ont été effectuées pour estimer les sensibilités du taux de croissance de la population aux paramètres démographiques et les contributions des paramètres démographiques à la variation du taux de croissance de la population.

Le troisième chapitre aborde de façon approfondie l'impact des variations des forçages environnementaux sur les paramètres démographiques des pétrels des neiges via une approche multi-traités et multi-colonies. Cette partie s'intéresse au décryptage des effets ascendants (« bottom up »), descendants (« top down ») et de la météorologie locale en fonction du sexe, de la colonie et de l'état de reproduction sur les paramètres démographiques des pétrels des neiges. Sur un jeu de données de 36 ans, une analyse simultanée des variations temporelles et inter coloniales de quatre paramètres démographiques (probabilités de survie, de reproduction, d'éclosion et d'envol) a été effectuée en utilisant une modélisation CMR pour quantifier les pressions des différents forçages, tout en tenant compte de facteurs intrinsèques tels que l'état de reproduction ou le sexe. En plus d'étudier l'influence des forçages environnementaux sur les paramètres démographiques, cette partie décrit la sensibilité de chaque paramètre aux différents facteurs environnementaux. Nous avons ainsi cherché à répondre aux principales questions suivantes : i) Les paramètres démographiques sont-ils affectés par les différents forçages environnementaux en fonction des caractéristiques biologiques intrinsèques ? ii) Les paramètres démographiques montrent-ils des différences inter-coloniales ?

Le quatrième chapitre regroupe deux articles s'intéressant aux mécanismes reliant la glace de mer aux traits d'histoire de vie du pétrel des neiges. La première partie de ce chapitre porte sur l'étude du changement dans la phénologie de reproduction sur une

période de 25 ans. À partir des données collectées dans trois colonies, l'impact de plusieurs covariables environnementales sur la variation de la date d'éclosion a été évalué. De plus, les conséquences d'un changement dans la phénologie de reproduction sur la probabilité d'envol des poussins ont été estimées. La seconde partie de ce chapitre porte sur l'influence de la glace de mer sur la survie et la condition corporelle des juvéniles de pétrel des neiges. Pour estimer la condition corporelle et la survie des juvéniles des jeux de données de respectivement 22 et 37 ans ont été utilisés. Sur la base de ces données uniques, les deux questions suivantes ont été abordées: (i) l'état corporel des jeunes et la survie des juvéniles montrent-ils des tendances temporelles ?; (ii) ces caractéristiques du cycle biologique sont-elles affectées par la glace de mer et d'autres facteurs climatiques ou intrinsèques ?

Chapitre 1: Matériel et Méthodes



1- Espèces étudiées

1-1. Le pétrel des neiges

Le pétrel des neiges appartient à l'ordre des procellariiformes et plus particulièrement au sous-groupe des fulmarinés au sein de la famille des procellariidés. Il est endémique de l'Antarctique et de l'océan Austral environnant, il a une distribution circumpolaire et se reproduit exclusivement au sud du front polaire sur le littoral antarctique et quelques îles subantarctiques (Croxall et al. 1995). Environ 300 sites seraient rapportés comme des zones de reproduction pour les pétrels des neiges, cependant sur certaines localités la reproduction n'a pas encore été confirmée. Les estimations du nombre de reproducteurs ont été effectuées sur moins de la moitié de ces sites, il n'est donc pas possible d'estimer une population reproductrice totale. Cependant, d'après les observations en mer, la population mondiale serait estimée à plusieurs millions d'individus (Croxall et al. 1995). Du fait de sa large répartition et du grand nombre d'individus la population mondiale de pétrel des neiges est classée non préoccupante en 2018 par l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature). Cette population est considérée par l'UICN comme stable en l'absence de preuves d'un déclin ou de menaces importantes.

Le pétrel des neiges à un plumage entièrement blanc, qu'il soit adulte ou juvénile, mâle ou femelle la teinte de son plumage ne change pas (Brooke 2004, Figure 1). Il est de taille moyenne parmi les procellariidés, entre 75 à 80 cm d'envergure pour une masse comprise entre 200 et 500 gr. Il existe un dimorphisme sexuel, les femelles étant plus petites et plus légères que les mâles (Croxall 1982). Les sexes sont également différenciables par leur chant, les mâles ayant généralement une voix plus grave et une fréquence plus lente que les femelles (Barbraud et al. 2000a). Aussi, une caractéristique inhabituelle chez les oiseaux, est qu'il existe chez le pétrel des neiges une variation intraspécifique très importante de la taille corporelle, ayant conduit certains auteurs à différencier deux formes de tailles différentes (*Pagodroma nivea nivea* et *Pagodroma nivea confusa*) qui sont sympatriques sur certains sites de reproduction mais sont généralement appariées entre individus de la même forme (Bonaparte 1857, Prévost 1969, Isenmann 1970, Croxall 1982, Jouventin & Viot 1985, Barbraud & Jouventin 1998). Leur régime alimentaire est principalement constitué de calandre antarctique

(*Pleuragramma antarcticum*) et de krill antarctique (*Euphausia superba*) (Ainley et al. 1984, Ridoux & Offredo 1989, Rau et al. 1992). Le pétrel des neiges est l'espèce d'oiseau volante la plus pagophile (Du grec « págos » signifiant glace et « phil » signifiant aimer), il parcourt de grandes distances dans les zones de « pack-ice » pour trouver sa nourriture qu'il capture principalement à la surface de l'eau mais aussi par des plongées à très faible profondeur (< 1 mètre ; Ainley et al. 1984, Harper et al. 1985). Les performances des voyages alimentaires et l'utilisation à large échelle de l'espace ne montre pas de ségrégation sexuelle. Cependant, les habitats d'alimentation sont différents entre les mâles et les femelles, au moins pendant la période d'incubation. Les mâles préfèrent des habitats avec une concentration de glace de mer élevée (>70%) alors que les femelles



Figure 1. Couple de pétrels des neiges *Pagodroma nivea*. Mâle à gauche et femelle à droite.

préfèrent des concentrations de glace plus faibles (Barbraud et al. 2019).

Les pétrels des neiges se reproduisent annuellement, ils sont monogames et philopatrics. Leur stratégie d'histoire de vie est lente, bien que la maturité sexuelle semble atteinte à l'âge de 4 ans, l'âge moyen de première reproduction est de 9 ans (Chastel et al. 1993). Cependant cet âge est très variable, certains individus débutant la reproduction exceptionnellement à 4 ans alors que d'autres individus ne se sont toujours pas reproduit après l'âge de 15 ans (Jenouvrier et al. 2005b). On estime que 95% d'une cohorte est recrutée à 15 ans. La période de reproduction s'étale pendant l'été austral, d'octobre (arrivée des adultes sur les colonies) à mars (envol des poussins) (Figure 2). A

leur arrivée sur les colonies, les individus cherchent un partenaire et un nid mais sont généralement fidèles à leur partenaire (taux de fidélité de 90%) et à leur nid (taux de fidélité de 88% ; Bried & Jouventin 2002) d'une année sur l'autre. La période de ponte débute après un exode préposital d'une quinzaine de jours durant lequel les oiseaux quittent les colonies pour aller se nourrir en mer afin de faire des réserves adipeuses avant l'incubation. C'est également durant cet exode que le développement de l'œuf s'effectue chez la femelle. Début décembre, la femelle va pondre un œuf unique puis pendant environ 45 jours les deux partenaires vont incuber l'œuf en se relayant tous les 6 à 7 jours en moyenne. La première semaine suivant l'éclosion, début janvier, les parents continuent de se relayer au nid pour réchauffer et nourrir le poussin. Quand le poussin devient indépendant thermiquement, à l'âge d'environ 8 jours, les deux parents nourrissent alternativement le poussin jusqu'à son envol, au début du mois de mars. La

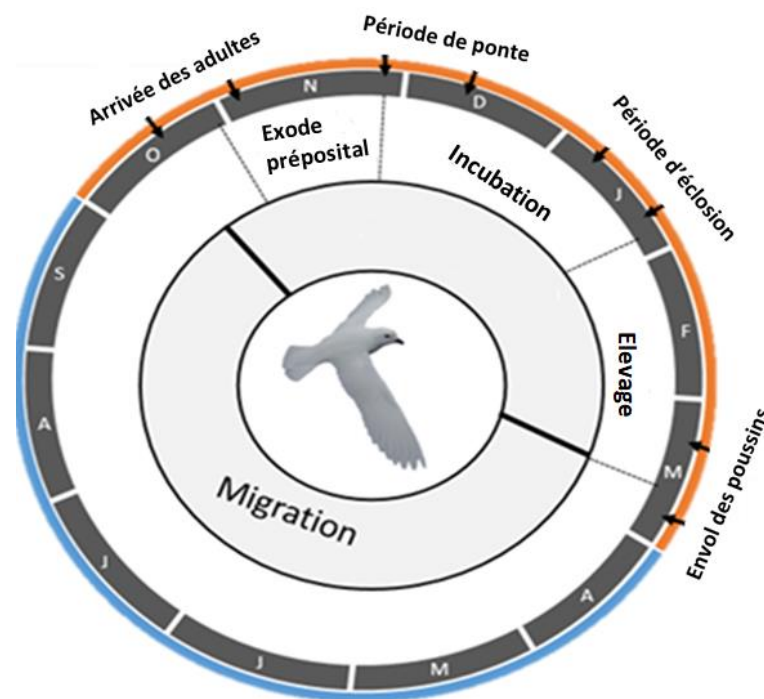


Figure 2. Cycle de vie des pétrels des neiges de Terre Adélie

croissance des poussins est extrêmement rapide et ils atteignent en 40 jours seulement la masse des adultes (Warham 1990).

La fécondité du pétrel des neiges est relativement faible, il pond un œuf unique et il n'y a pas de possibilité de ponte de remplacement. Le succès reproducteur moyen se situe autour de 51% mais il existe de très fortes variations entre les années (21 à 80%) (Chastel et al. 1993). La survie adulte des pétrels des neiges est particulièrement élevée et

se situe autour de 94% avec une variation entre les sexes, les femelles ont une survie légèrement plus basse que celle des mâles (Chastel et al. 1993, Jenouvrier et al. 2005).

1-2. Le du damier du Cap

Tout comme le pétrel des neiges, le damier du Cap appartient à l'ordre des procellariiformes et au sous-groupe des fulmarinés au sein de la famille des procellariidés. Cette espèce est commune dans les mers plus froides tout autour de l'hémisphère Sud. L'espèce a une distribution circumpolaire mais certains individus peuvent se déplacer beaucoup plus au nord, jusqu'à l'Angola et les îles Galápagos. Les damiers se reproduisent sur de nombreuses îles de l'Antarctique et des îles subantarctiques jusqu'aux îles Chatham et à l'île Campbell. Le grand nombre de sites de reproduction et l'inaccessibilité de la majeure partie de ces sites, notamment ceux des îles subantarctiques, rend l'estimation d'une population mondiale difficile. Cependant, Brooke (2004) estime que la population globale excède les 2 millions d'individus. L'aire de répartition des damiers étant extrêmement large et la tendance de population étant considérée stable, la population mondiale de damiers n'atteint pas les seuils de vulnérabilité selon les critères établis par l'UICN et l'espèce est classée non préoccupante en 2018.

Le damier du Cap est un pétrel de taille moyenne au plumage noir et blanc, avec la tête noire, le ventre blanc et le dos présentant un mélange de taches noires et blanches (d'où son nom français de damier, Figure 3). Les damiers du Cap mesurent entre 80 et 91 cm d'envergure pour 440 gr en moyenne (Brooke 2004). Le mâle est légèrement plus grand que la femelle cependant le dimorphisme est peu perceptible à l'œil nu.

Il existe deux sous espèces, *Daption capense capense* qui se reproduit sur la partie continentale de l'Antarctique, la péninsule antarctique et les îles antarctiques et subantarctiques à l'exception de la Nouvelle-Zélande, et *Daption capense australe* qui se reproduit uniquement sur les îles Snares, Bounty, Antipodes, Auckland et Chatham dans la région de la Nouvelle-Zélande. Les damiers du Cap se nourrissent principalement de krill (*Euphausia crystallophias* et *superba*) et d'amphipodes qu'ils pêchent dans les zones d'eau libre au bord de la banquise ou en haute mer pendant la période de reproduction (Ridoux & Offredo 1989, Veit & Hunt 1991, Ainley et al. 1992). Pendant la période hivernale, ils vont également consommer des céphalopodes et peuvent aussi venir se nourrir de rejets de pêche (Ainley et al. 1984, Arnould & Whitehead 1991).



Figure 3. Damier du Cap adulte *Daption capense*

Les damiers du Cap sont généralement assez grégaires en mer et lors de la reproduction. Ce sont des reproducteurs annuels monogames et philopatrics qui reviennent habituellement sur le même site de reproduction année après année (taux de fidélité 88%) avec le même partenaire (taux de fidélité 85% ; Bried & Jouventin 2002). Le cycle de reproduction des damiers est sensiblement similaire à celui des pétrels des neiges. Les adultes arrivent fin octobre - début novembre sur leur site de reproduction et pondent un seul œuf début décembre qu'ils couvent en alternance et qui éclot en janvier (Mougin 1968). Au début de l'élevage, les parents alternent la garde du poussin pendant une période de d'environ 15 jours pour le protéger et le nourrir (Hodum 2006). Après cette période le poussin est émancipé thermiquement et les deux parents continuent de nourrir le poussin en enchainant les voyages alimentaires. Le poussin s'envole à la fin de la saison estivale, fin février, avec une taille similaire à celle d'un adulte.

La première reproduction des damiers du Cap peut avoir lieu dès la troisième année de l'oiseau, mais cela reste extrêmement rare. La majorité des oiseaux ne se reproduisent pas avant 5 ans (Beck 1969). Relativement peu d'études se sont intéressées aux stratégies démographiques des damiers du Cap. Une étude relative à la sous-espèce australe a étudié la reproduction et la survie des damiers des îles Snares sur 2 saisons de

reproduction. Le succès reproducteur était de 54.3% en moyenne et la survie était de 94% pour les mâles et de 84% pour les femelles (Sagar et al. 1996).

2- Suivi des populations

2-1. Site d'étude

Cette thèse porte sur les populations de pétrels des neiges et de damiers du Cap de l'archipel de Pointe Géologie en Terre Adélie, Antarctique (Figure 4). L'archipel de Pointe Géologie se trouve sur le littoral de la région Est Antarctique, le climat polaire qui y règne est caractérisé par une forte variabilité saisonnière et annuelle. En période estivale la maximale de température atteint quelques degrés dans le positif et la minimale avoisine les -15°C . En hiver, la température arrive à des extrêmes atteignant les -35°C . Les précipitations sont très variables d'une année sur l'autre, elles sont le plus souvent sous forme de neige mais peuvent être occasionnellement sous forme de pluie ce qui engendre des conséquences catastrophiques pour la communauté d'oiseaux se

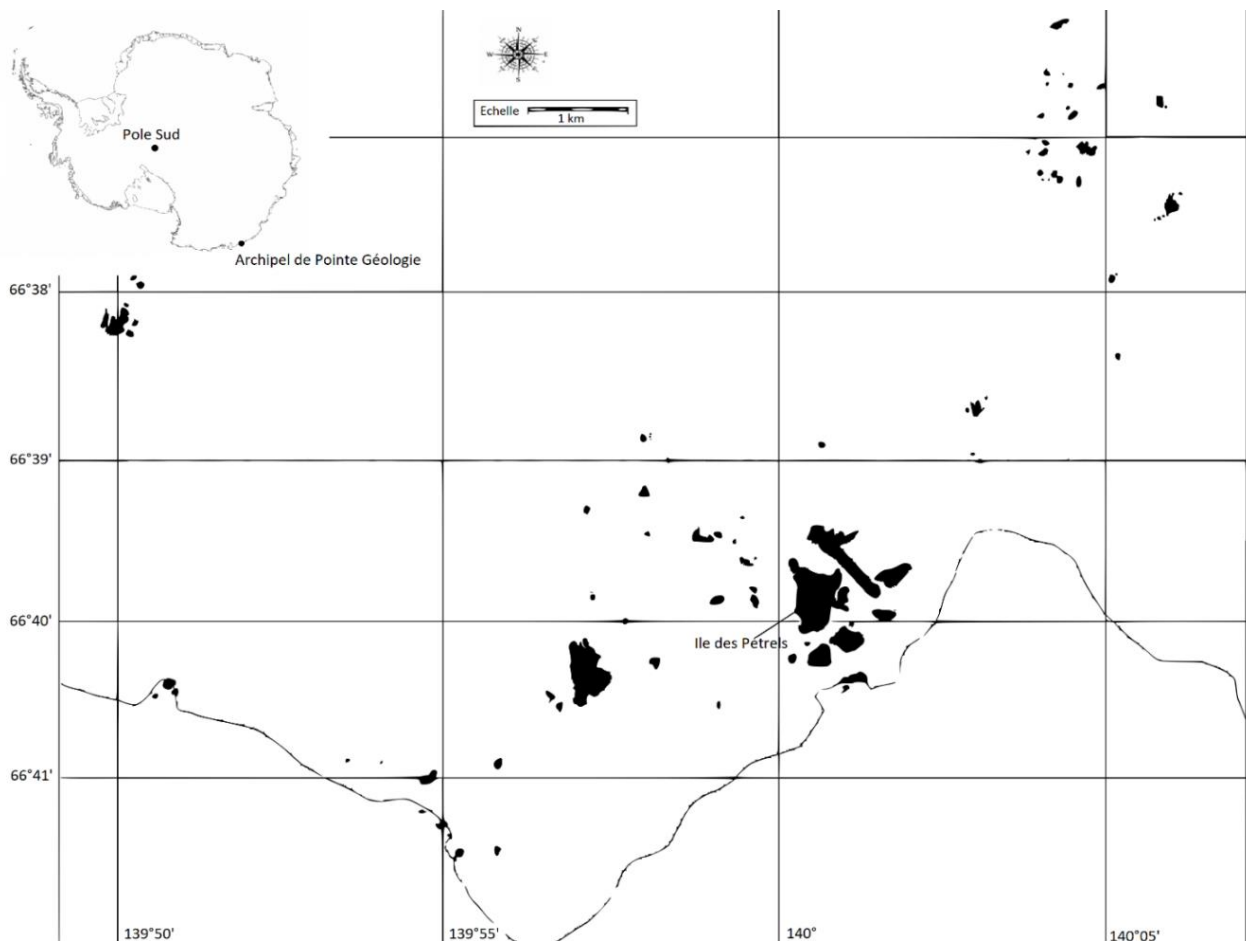


Figure 4. Archipel de Pointe Géologie en Terre Adélie, Antarctique.

reproduisant sur l'archipel (Ropert-Coudert et al. 2015, Barbraud et al. 2015).

Les îles de l'archipel sont dépourvues de végétation et présentent de nombreuses zones d'éboulements rocheux et de microfalaises qui sont des habitats privilégiés pour la nidification des pétrels des neiges et des damiers du Cap (Figure 5). En moyenne 1000 couples de pétrel des neiges et 455 couples de damier du Cap se reproduisent sur l'archipel (Micol & Jouventin 2001, CEBC-CNRS données non publié).



Figure 5. Colonie de pétrels des neiges dans une zone rocheuse sur l'île des Pétrels, Terre Adélie, Antarctique.

2-2. Suivi à long terme et répartition en mer

Tous les nids de pétrels des neiges et de damiers du Cap sont suivis annuellement depuis les années 1960 sur l'île des Pétrels et depuis les années 1980 sur l'archipel dans sa globalité. Chaque année, les poussins de tout l'archipel sont capturés et marqués à l'aide d'une bague en métal avec un code alphanumérique unique juste avant leur envol. La bague permet d'effectuer un suivi individuel tout au long de la vie de l'oiseau. Chaque année, au début de la période d'incubation, les individus présents sur un nid sont contrôlés (pour observer leur statut reproducteur) et identifiés individuellement. Généralement, les individus n'ont pas besoin d'être capturés pour l'identification, la bague pouvant être lue en la tournant doucement autour de la patte avec une tige en métal de 30 cm équipée à son extrémité d'un morceau de caoutchouc. Pour minimiser les perturbations, un seul contrôle est effectué par nid pendant la période d'incubation, donc un seul partenaire est contrôlé. Les pétrels des neiges sont sexés dans la mesure du

possible, les damiers du Cap ne sont pas sexés. Ce suivi démographique à long terme des populations de pétrels des neiges et de damiers du Cap est effectué par des observateurs « Volontaire en Service Civique » envoyés chaque année pour le programme de recherche 109 « Oiseaux et mammifères marins sentinelles des changements globaux de l’océan Austral » soutenu par l’IPEV.

En plus de ce suivi effectué sur l’archipel, trois colonies (Figure 6) de pétrels des neiges sont étudiées plus intensivement sur l’île des Pétrels. Depuis 1992, près de 300 nids marqués sont ainsi suivis chaque année tout au long de la saison de reproduction. Le suivi implique plusieurs visites des nids vers la mi-décembre juste après la période de ponte pour identifier les deux partenaires fréquentant chaque nid. Les adultes sont sexés par la voix et la taille relative (Barbraud et al. 2000). Début janvier, chaque nid est contrôlé tous les jours jusqu’à ce que l’éclosion soit observée afin de déterminer la date exacte d’éclosion. 40 jours après la date d’éclosion des mesures biométriques sont effectuées sur les poussins qui seront bagués juste avant leur envol fin février - début mars. Ce type de suivi permet de connaître l’identité des deux partenaires, leur statut reproducteur, d’identifier les stades d’échec ou le succès des couples et aussi de baguer et mesurer tous les poussins des colonies.

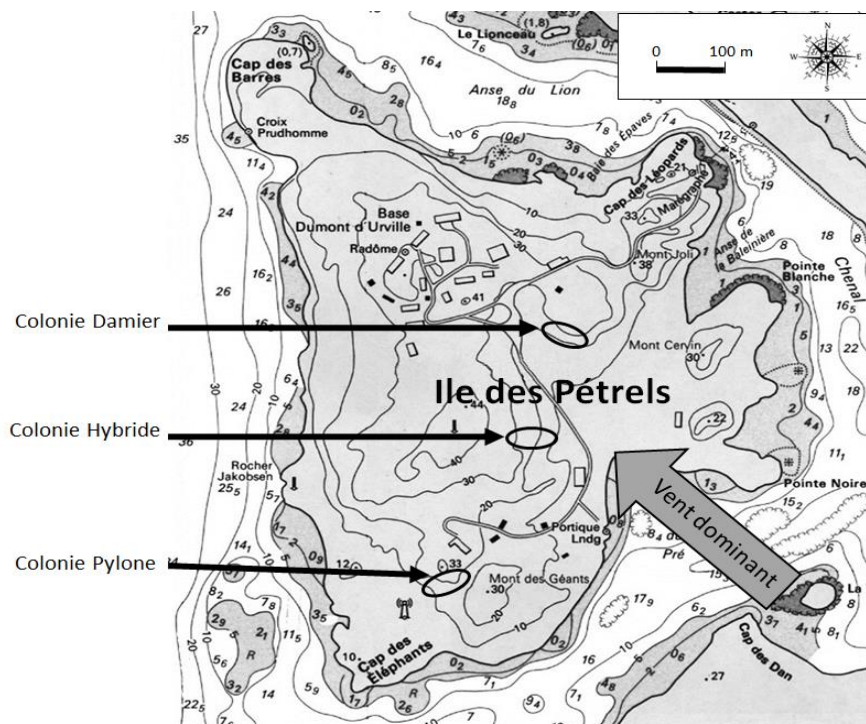


Figure 6. Carte montrant l'emplacement des trois colonies d'études de pétrels des neiges sur l'île des Pétrels.

Avec le développement et la miniaturisation des outils télémétriques, nous avons connaissance des zones de recherche alimentaire principales en période de reproduction et hors période de reproduction (Figures 7, 8, Delord et al. 2016 et Barbraud et al. 2019).

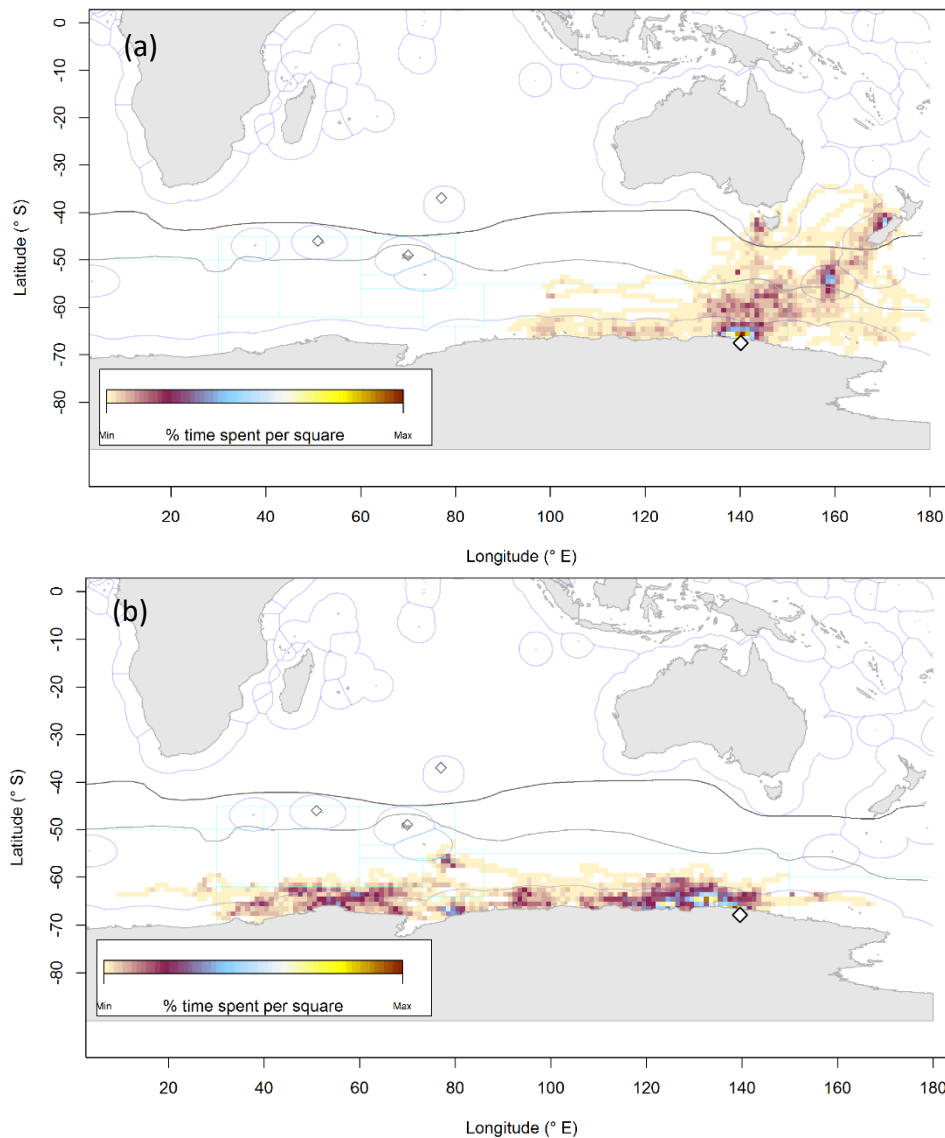


Figure 7. Répartition observée (données issues de géolocalisateurs) exprimée en temps passé par carré dans chaque cellule de 1° de côté pour les damiers du Cap (a) et les pétrels des neiges (b) adultes (périodes de reproduction et hors de reproduction groupées). Les structures frontales océanographiques sont représentées : les eaux subtropicales au nord du front subtropical sud (ligne gris foncé) et le front polaire (ligne gris clair). (Source Delord et al. 2013).

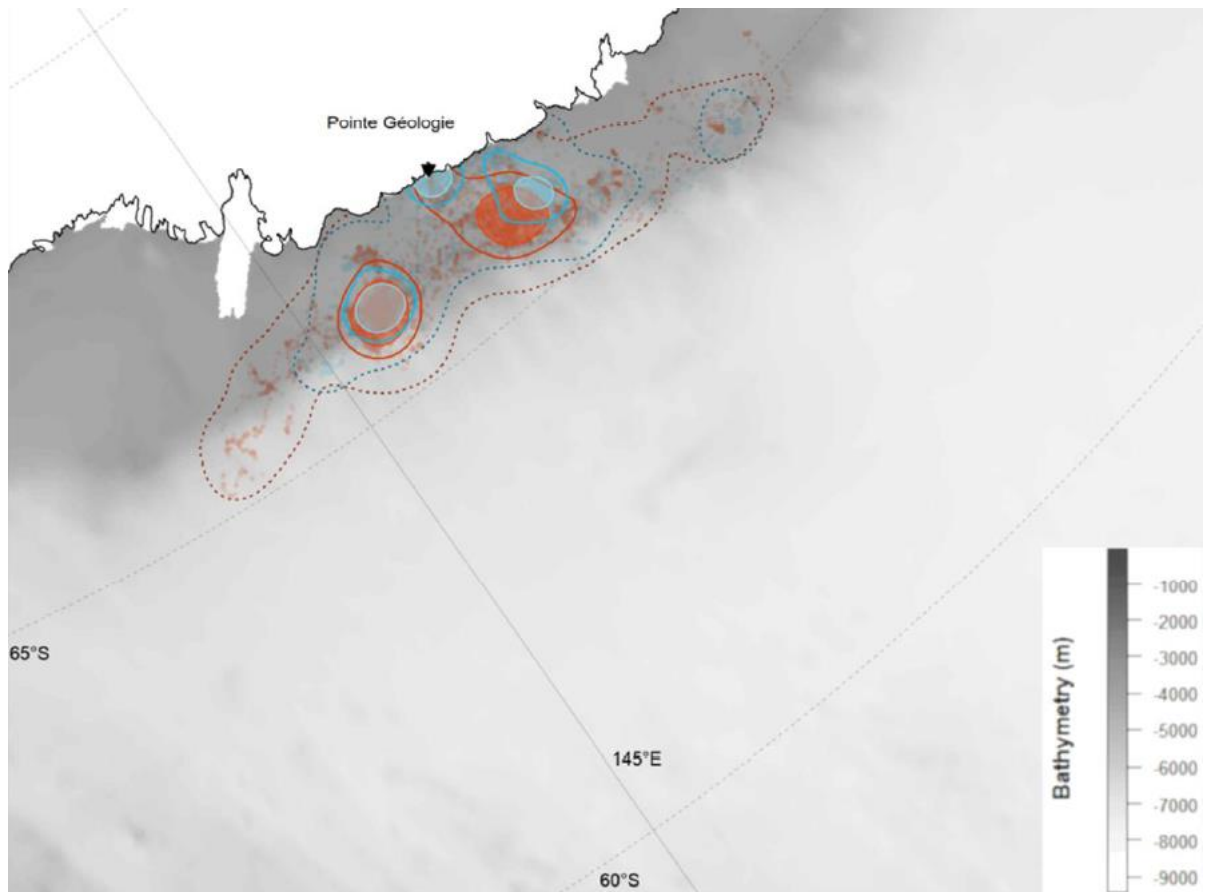


Figure 8. Aire d'alimentation des pétrels des neiges mâles (bleu) et femelles (rouge) pendant l'incubation échantillonnés à l'île des Péterles, Terre Adélie, Antarctique de l'Est. Les points montrent les données de localisation brutes. Distribution d'utilisation basé sur la densité de Kernel à 95% (lignes pointillées), 50% (lignes pleines) et 25% (zones remplies). La bathymétrie est représentée en nuances de gris. L'île des Péterles est représentée par un triangle noir. (Source : Barbraud et al 2019)

3- Choix des variables environnementales

Les variables utilisées pour quantifier l'influence de l'environnement sur les traits d'histoire de vie de ces espèces polaires correspondent à différents types de forçages qui agissent à différentes échelles spatiales et temporelles. En utilisant les connaissances antérieures sur l'écologie des oiseaux marins, des pétrels des neiges et des damiers du Cap, seules les variables biologiquement pertinentes ont été sélectionnées afin de restreindre leur nombre et d'éviter ainsi d'obtenir une relation par chance. Le premier type de forçage considéré est l'effet bottom-up, hypothèse selon laquelle les écosystèmes seraient contrôlés par des processus allant du bas vers le haut des réseaux trophiques. Par analogie avec l'agronomie, où les rendements des cultures peuvent être

prédits à partir du contrôle des intrants, les processus bottom-up décrivent un contrôle des niveaux trophiques inférieurs sur les niveaux supérieurs. En d'autres termes, la régulation du réseau trophique découle des producteurs primaires. Pour prendre en compte cet effet nous avons utilisé, à des échelles spatiales et temporelles différentes, divers indices océaniques locaux comme la température de surface de l'eau de mer ou la concentration de glace de mer. Ces indices contribuent à la productivité primaire annuelle et jouent un rôle important dans le cycle de vie de nombreux organismes (Carr et al. 2006, Vacchi et al. 2012). Pour s'affranchir des conditions climatiques locales, des indices climatiques globaux ont également été utilisés, comme le Southern Annular Mode (Marshall 2003). Les organismes sont rarement impactés par un unique paramètre climatique local, ainsi les indices globaux qui intègrent les variations de plusieurs paramètres climatiques à très large échelle expliquent parfois mieux les variations d'une population (Stenseth et al. 2003). Les indices globaux peuvent avoir des impacts régionaux différents (Gillett et al. 2006) ce qui rend le lien entre climat global et local parfois difficile à comprendre et les effets sur les populations de différentes régions peuvent avoir des causes différentes (Forchhammer & Post 2004).

L'effet bottom-up est généralement considéré comme ayant le plus grand impact sur les écosystèmes marins (Stenseth 2002, Sydeman et al. 2015), mais ce point de vue a récemment été mis en perspective par des études montrant des preuves d'un contrôle top-down des populations d'oiseaux marins (Horswill et al. 2016, Perkins et al. 2018). Un contrôle top-down signifie la régulation des niveaux trophiques inférieurs par une ou plusieurs composantes du niveau trophique supérieur. Au vu des espèces étudiées dans cette thèse une seule variable correspondant à ce forçage nous a semblé pertinente, le nombre de couple de skuas de McCormick *Stercorarius maccormicki*. Les skuas se nourrissent d'œufs, de poussins et parfois d'adultes, notamment de pétrels des neiges, dans des proportions variables (Marchant & Higgins 1990). En Terre Adélie, la principale proie des skuas pendant la saison de reproduction est le manchot Adélie (Pacoureau et al. 2019), cependant les pétrels des neiges et les damiers du Cap peuvent être des proies secondaires. Des restes de pétrels des neiges et de damiers du Cap consommés par les skuas sont occasionnellement observés à proximité des nids de skuas, à proximité des colonies de pétrels ou sur la banquise (Barbraud et Sauser, données non publiées). Chaque année, dans le cadre d'un suivi démographique, le nombre de couples de skuas se

reproduisant sur l'archipel est enregistré et surveillé tout au long de la saison de reproduction. Ce suivi permet d'utiliser le nombre de couple de skuas reproducteurs chaque année comme variable de la pression de prédation sur les pétrels des neiges et les damiers du Cap.

En plus des forçages bottom-up et top-down, tous deux considérés comme importants dans la caractérisation et le contrôle des populations de prédateurs marins, les facteurs météorologiques sur les sites de reproduction ont été utilisés. Le microclimat sur les sites de reproduction peut influencer directement la dynamique d'une population en affectant par exemple le succès reproducteur via la mortalité de l'œuf ou des poussins (i.e. Ardia et al. 2009). De plus, une population peut être divisée en colonies ou sous-colonies qui peuvent être soumises à des conditions météorologiques différentes en plus des processus bottom-up et top-down. Dans cette thèse l'effet direct de la météorologie locale a été testé à l'aide des données enregistrées par Météo France sur le site d'étude telles que la température, les chutes de neige ou encore le vent. Les variables correspondant aux différents types de forçages utilisés dans cette thèse sont présentées dans le tableau 1 à titre indicatif. Le détail et les hypothèses associées à chaque variable sont décrits précisément dans la partie matériel et méthode de chaque chapitre.

Tableau 1 Description des covariables utilisées pour décrire les relations entre les différents types d'effets environnementaux et les paramètres démographiques ou phénotypiques des pétrels des neiges (PDN) et des damiers du Cap (DDC) de l'archipel de Pointe Géologie, Antarctique.

Type d'effet	Covariable	Période	Espèce	Paramètre	
Top-down	Nombre de couple de skuas	Période de reproduction	PDN	Survie adulte Probabilité de reproduction Probabilité d'éclosion Probabilité d'envol	
			DDC	Succès reproducteur	
Bottom-up	Southern Annular Mode	Période de reproduction Période hivernale	PDN	Survie adulte / juvénile Probabilité de reproduction Probabilité d'éclosion Probabilité d'envol Phénologie de reproduction Condition corporelle des juvéniles	
			DDC	Succès reproducteur Survie adulte	
	Concentration de glace de mer	Période de reproduction Période hivernale	PDN	Survie adulte / juvénile Probabilité de reproduction Probabilité d'éclosion Probabilité d'envol Phénologie de reproduction Condition corporelle des juvéniles	
			DDC	Succès reproducteur	
	Température de surface de l'eau de mer	Période de reproduction Période hivernale	DDC	Succès reproducteur Survie adulte	
	Habitat de glace de mer	Période de reproduction Période hivernale	PDN	Survie adulte Probabilité de reproduction Probabilité d'éclosion Probabilité d'envol	
	Météo locale	Nombre de jours avec des chutes de neige	Période de reproduction	PDN	Probabilité d'éclosion Probabilité d'envol Phénologie de reproduction
				DDC	Succès reproducteur
Nombre de jour de vent supérieur à 100 km/h		Période de reproduction	PDN	Probabilité d'éclosion Probabilité d'envol Phénologie de reproduction	
			DDC	Succès reproducteur	
Nombre de jours avec une température supérieure à 0°C		Période de reproduction	PDN	Probabilité d'éclosion Probabilité d'envol Phénologie de reproduction	
Nombre de jours avec une température inférieure à -10°C	Période de reproduction	PDN	Probabilité d'éclosion Probabilité d'envol Phénologie de reproduction		
Température moyenne	Période de reproduction	DDC	Succès reproducteur		

4- Modèles de capture-marquage-recapture (CMR)

L'estimation des taux vitaux est centrale dans cette thèse et les modèles de CMR peuvent être utiles pour estimer une taille de population ainsi que les taux vitaux. Le but de cette section est d'introduire la modélisation CMR utilisée dans cette thèse, l'approche et les modèles utilisés sont décrits de façon précise dans la partie matériel et méthode des différents chapitres.

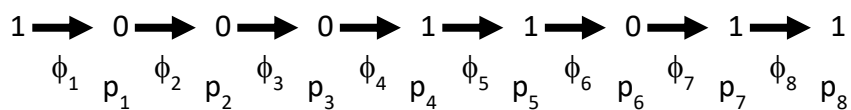
L'étude d'un système biologique nécessite de déterminer quels sont les processus qui affectent le système. Dans une approche de modélisation il s'agit de déterminer comment décrire ces processus dans un contexte mathématique. Par conséquent, l'un des rôles majeurs de la statistique en écologie est de construire et de tester des modèles qui peuvent être utilisés pour simuler avec précision les principaux processus biologiques qui sont supposés piloter la dynamique du système étudié. Avant les techniques de CMR les premiers modèles estimant les effectifs des populations considéraient que chaque population est un tout, tous les individus composant la population comportant des traits identiques et subissant les mêmes contraintes. Par exemple, le modèle de Verhulst (1838) exclut les variations environnementales en considérant que l'abondance d'une population est limitée par deux facteurs : la disponibilité en ressources et la densité des individus.

Par la suite, les modèles ont pris en compte la variabilité individuelle grâce au suivi d'individus marqués pour estimer les paramètres démographiques (utilisés notamment en dynamique des populations). Ces méthodes permettent d'estimer des taux de survie grâce au marquage d'individus ensuite recapturés ou repris morts (par exemple par la chasse ou la pêche). L'estimation de la dispersion se fait alors à partir de données de recaptures et nécessite qu'un individu soit capturé au moins deux fois pour estimer le taux de mortalité. Les individus non capturés incluent à la fois les individus non détectés (présents, mais non capturés) et les individus réellement absents (car émigrants). Avec le modèle CJS (Cormack 1964, Jolly 1965, Seber 1965, voir Lebreton et al. 1992) la probabilité de détection est estimée simultanément et permet d'obtenir des estimations de survie non biaisées. Plusieurs exemples portant sur l'estimation des taux de survie entre une méthode naïve (faisant l'hypothèse d'une détection parfaite) et une méthode CMR ont rapporté une sous-estimation des taux de survie lorsque la détection est considérée parfaite (Martin 1995, Gimenez et al. 2008). Par ailleurs, ce modèle CJS pose

les bases de nombreux outils statistiques utilisés jusqu'à nos jours pour estimer les paramètres démographiques en fonction du temps, de l'âge ou d'autres caractéristiques individuelles (Lebreton et al. 1992).

D'une manière simple on peut décrire un échantillonnage effectué pour composer un modèle CJS de la façon suivante : lors d'un premier évènement de capture chaque individu est marqué par un code unique. Les occasions d'échantillonnage effectuées au cours des années suivantes peuvent se traduire par un enregistrement des observations pour chaque individu identifié de manière unique à un moment donné de l'étude. L'ensemble des enregistrements d'un individu est appelé historique de vie et se compose d'une ligne vectrice de longueur k (par exemple le nombre d'années de l'étude) composé de 1 et de 0 indiquant si l'individu a été observé (noté 1) ou non (noté 0). Par exemple, un individu capturé à t_0 , non observé à t_1 , t_2 et t_3 , revu à t_4 et t_5 , non observé à t_6 puis revu à t_7 et t_8 donnerait une histoire de vie de type [100011011]. Un individu non observé peut être soit : i) mort, ii) vivant mais non présent sur la zone de capture, iii) présent sur la zone de capture mais non observé. Cependant, il n'est pas possible de distinguer les individus morts des individus vivants qui ont émigrés de façon permanente (sauf dans le cas de populations strictement fermées ou dans le cas de suivis simultanés sur plusieurs sites), on parle ainsi de survie apparente.

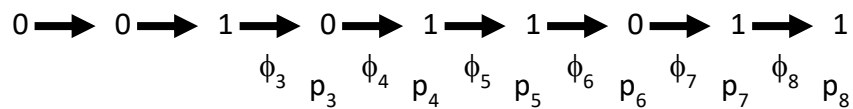
Le diagramme suivant montre la relation entre l'histoire de vie de l'individu et les



paramètres du modèle $\{\phi_t, p_t\}$:

Si ϕ est le taux de survie et p le taux de recapture, alors la probabilité d'observer cette histoire de vie s'écrit :

$$\phi_1 \cdot (1-p_1) \cdot \phi_2 \cdot (1-p_2) \cdot \phi_3 \cdot (1-p_3) \cdot \phi_4 \cdot p_4 \cdot \phi_5 \cdot p_5 \cdot \phi_6 \cdot (1-p_6) \cdot \phi_7 \cdot p_7 \cdot \phi_8 \cdot p_8$$



L'exemple suivant montre un individu marqué à la 3ème occasion.

Il n'y a pas d'information sur ϕ_1 et ϕ_2 ni sur p_1 et p_2 . La probabilité d'observer cette histoire de vie est :

$$\phi_3 \cdot (1-p_3) \cdot \phi_4 \cdot p_4 \cdot \phi_5 \cdot p_5 \cdot \phi_6 \cdot (1-p_6) \cdot \phi_7 \cdot p_7 \cdot \phi_8 \cdot p_8$$

Ainsi la probabilité d'être rencontré à une occasion d'échantillonnage particulière est régie par les deux paramètres: ϕ et p . Ces paramètres sont estimés par la méthode du maximum de vraisemblance. Ainsi le paramètre qui maximise la probabilité d'obtenir les histoires de captures observées réellement est la valeur la plus probable du paramètre.

L'intégration de plusieurs sites de recaptures dans les modèles (Arnason 1973, Schwarz et al. 1993) donne les prémices des modèles multi sites, permettant d'estimer les déplacements d'individus entre plusieurs sites (Brownie et al. 1993). La généralisation de ces modèles en modèle multi-états a ensuite permis de remplacer l'intérêt pour la localisation géographique par le statut biologique de l'individu, incluant ainsi l'hétérogénéité individuelle dans la démographie (Lebreton et al. 2009). Alors que le modèle multi sites estime le mouvement d'individus entre un point A et un point B, le modèle multi états estime la probabilité d'un individu de passer d'un état A (i.e reproducteur) à un état B (i.e non reproducteur). Récemment les modèles multi états ont été généralisés en modèles multi évènements. Dans ces modèles, les états considérés dans lesquels les individus se trouvent au moment de leur capture ou recapture ne sont pas certains (Pradel 2005). Dans nos études, nous nous sommes intéressés principalement aux états biologiques liés à la reproduction des individus (succès, échec, non reproduction) et l'appartenance des individus à un état est toujours connue. Nous avons donc uniquement utilisé des modèles multi états.

L'emploi de ces modèles repose sur les postulats suivants : i) les individus présents dans la population à un temps t ont tous la même probabilité d'être capturé, ii) les individus marqués dans la population à un temps t ont tous la même probabilité de survivre entre t et $t+1$, iii) les marques posées sur les individus ne peuvent pas être

perdus, iv) toutes les captures sont instantanées, par rapport à l'intervalle entre l'occasion (t) et (t + 1), et chaque relâché est fait immédiatement après capture, v) les histoires de vie des individus sont indépendantes les unes des autres vi) Les individus échantillonnés sont représentatifs de la population sur laquelle les inférences doivent être faites, vii) Le nombre de relâchés est connu, viii) les paramètres estimés sont basés sur le meilleur modèle d'approximation. La base des inférences est le modèle, donc les résultats sont conditionnels au modèle utilisé. Certains tests d'ajustements (Goodness Of Fit, GOF), permettent de tester les hypothèses i et ii, examinant ainsi si le modèle temps-dépendant décrit de façon appropriée le processus ayant généré les données.

5- Vérification et contrôle de la qualité des données

En explorant le jeu de données sur les pétrels des neiges il est apparu que certaines données étaient incomplètes ou erronées. En consultant les données démographiques archivées au Centre d'étude biologique de Chizé nous avons pu identifier plusieurs sources d'erreurs. La première source provient du nom de colonie attribué. Dans le suivi des pétrels des neiges les nids (identifiés et numérotés) de trois colonies bénéficient d'un suivi particulier (détaillé dans la partie 2-2 de ce chapitre). Certains nids sont présents autour de ces colonies mais ne sont ni numérotés ni identifiés et ne font donc pas partie de la colonie d'étude. Cependant il est apparu que dans la base de données lors de certaines années certains nids étaient attribués à une des colonies d'étude ajoutant ainsi de nouveaux individus au jeu de données qui ne seront pas suivis par la suite ce qui génère une diminution des probabilités de capture et de survie dans nos analyses. Ces nids n'ayant pas de numéro il est facile de les identifier et de les retirer du jeu de données. J'ai ainsi retiré 1013 données erronées provenant de ce type d'erreurs. Les autres sources d'erreurs proviennent d'erreurs de sexage ou d'erreurs de lecture de bague. En parcourant la base de données nous avons remarqué que certains individus étaient sexés mâle certaines années et femelle d'autres années. Nous avons donc créé des réseaux d'oiseaux où les individus sont reliés aux partenaires qu'ils ont eut au cours de leur vie. Dans ces réseaux, les mâles et les femelles sont identifiés par une couleur (bleu et rose respectivement), la couleur des liens détermine la colonie d'appartenance, l'épaisseur des liens détermine le nombre de fois où ils ont été observés en couple (Figure 9).

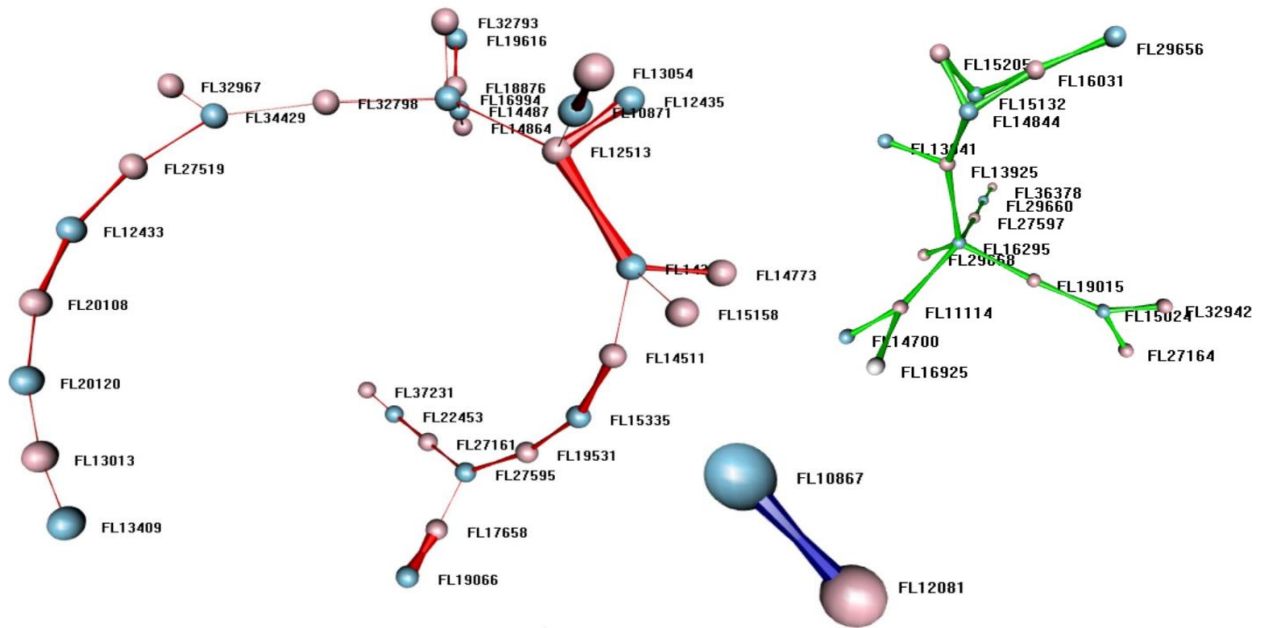


Figure 9. Représentation de réseaux plus ou moins complexes de pétrels des neiges de l'île des Pétrels, Terre Adélie, Antarctique. Les points roses représentent les femelles, les points bleus représentent les mâles, les numéros associés à chaque point représentent les numéros de bagues des individus. Les liens de couleur rouge représentent la colonie « Damier », les liens de couleur bleue la colonie « Hybride », les liens de couleur verte la colonie « Pylone ».

Ainsi 184 réseaux ont été examinés afin de détecter les éventuelles erreurs de lecture de bagues. Par exemple la figure 10 nous montre deux individus femelle observés en couple une seule fois et dont le numéro de bague est particulièrement proche. Sur le terrain, la lecture de bague peut parfois être délicate, effectivement en fonction de l'état de la bague, de l'agitation de l'oiseau et de la lumière une erreur peut survenir.

Les réseaux d'individus ont aussi mis en évidence des erreurs de sexage et des individus non sexés (Figure 11) ce qui a permis de corriger le sexe ou de sexer retrospectivement 194 individus.

Le jeu de données corrigé de ces erreurs a ensuite été utilisé pour construire les histoires de vie des pétrels des neiges et effectuer les analyses de CMR.

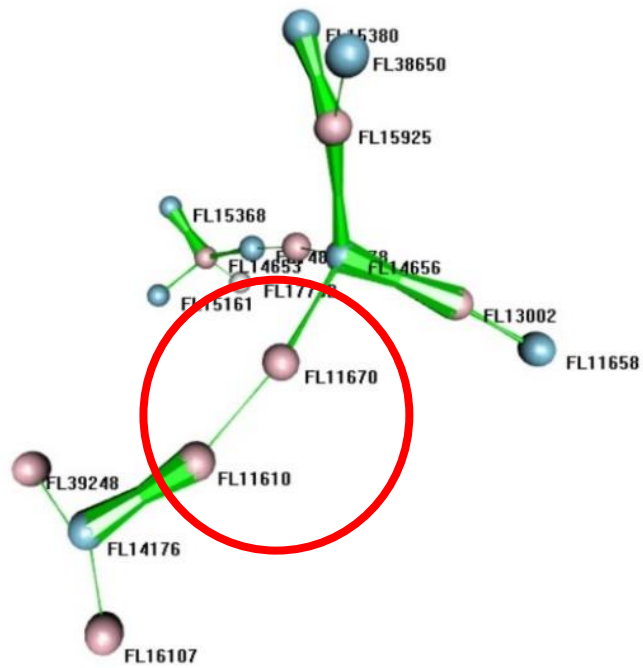


Figure 10. Exemple d'un lien factice entre deux femelles dû probablement à une erreur de lecture de bague dans la colonie « Pylone ».

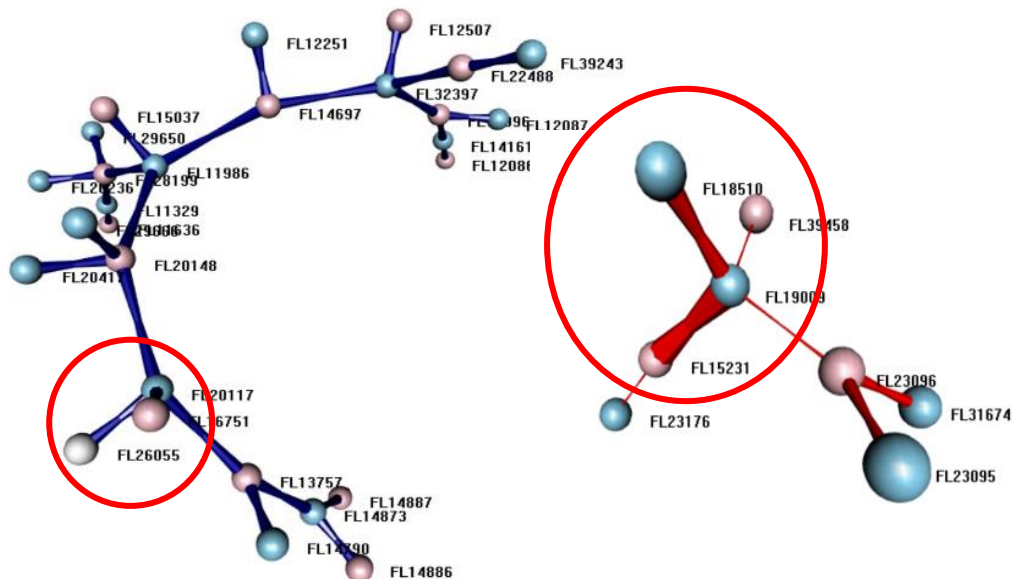


Figure 11. A droite exemple d'un individu non sexé au sein d'un réseau dans la colonie « Hybride ». A gauche exemple de deux individus observés ensemble pendant plusieurs années au sein d'un réseau dans la colonie « Damier » avec un individu victime d'une erreur de sexage.

Concernant les damiers du Cap le jeu de données utilisé considère une seule colonie (représentant l'ensemble de l'archipel) et ne tient pas compte du sexe. De plus, les adultes au nid ne sont contrôlé qu'une fois par an ce qui fournit une information sur la présence d'un seul partenaire. Ce jeu de donnée étant moins précis que celui des pétrels des neiges il n'est pas possible d'effectuer des corrections aussi fines. Cependant, le jeu de données n'avait jamais été exploité auparavant et certaines erreurs ou incertitudes concernant les statuts de reproduction des adultes ont été reporté, j'ai donc contrôlé l'exactitude des données à l'aide des archives papiers. J'ai ainsi corrigé 194 statuts de reproduction.

Chapitre 2: Climate change favors the dynamics of a long-lived Antarctic seabird



Sauser C., Delord K. and Barbraud C. (in prep). Climate change favors the dynamics of a long-lived Antarctic seabird.

Abstract

Predicting the responses of populations in changing environments is an important task for ecologists. Understanding the population dynamics of species breeding at high latitudes may be hampered by the lack of information due to their inaccessibility. Using long-term mark–recapture data acquired over 53 years in Pointe Géologie, Terre Adélie, Antarctica, we estimated age-specific demographic parameters and evaluated the effect of the environment on survival of a poorly known species, the cape petrel *Daption capense*. We then modelled the dynamics of the species using a life-cycle model and performed prospective and retrospective analyses to estimate the sensitivity of the population growth rate to demographic parameters, and to quantify their relative contribution. Survival of Cape petrel increased with age, juvenile survival was 0.610 (\pm 0.193), survival at age-class 2 to 4 was 0.739 (\pm 0.158), survival over age 5 was 0.920 (\pm 0.031). The minimum age at first reproduction was 3 years old and the age at which all birds were recruited 14 years. Breeding success decreased over the time and was correlated with the sea surface temperature during the breeding period, the percentage of days with snow and the number of breeding pairs of south polar skua. In contrast survival increased over the time and was correlated with the southern annular mode. The stochastic population growth rate was 1.019 and adult survival over age 5 made the largest contribution to variance of the population growth rate. Our results suggest that, despite the decrease in breeding success, the population size of Cape petrel at Pointe Géologie increase due to the increase in immature and adult survival which have a greater contribution to the variance of the population growth rate.

1- Introduction

Evidence of the effects of global changes on the dynamics of vertebrate populations has already been demonstrated (Parmesan & Yohe 2003, Lebreton 2011, Jenouvrier 2013, Sydeman et al 2015), especially at the poles where rapid changes have been observed (e.g. Barbraud & Weimerskirch 2001, Hansen et al 2013, Descamps et al 2017, Hinke et al 2017). Identifying and understanding how vital rates influence changes in the size of a population helps to better anticipate its responses to environmental variability. In long-lived species, population growth rate is often highly sensitive to changes in adult survival, and a slight change in survival can affect the overall population dynamics (Gaillard et al. 2000, Sæther & Bakke 2000). This led to the expectation that vital rates to which population growth rate is most sensitive are buffered against environmental stochasticity (Morris & Doak 2004). However, several studies have shown that environmental variation can affect the survival of younger individuals or indirectly the survival of adults through a higher cost of reproduction (Oro et al 2010, Champagnon et al 2018). In addition, other vital rates (i.e. fertility) contribute to the variation of the population growth rate and these rates can also be affected by the environment (Stearns 1992). Thus, estimating the sensitivities and contributions relative to each vital rate allows to assess the effects of environmental fluctuations on populations and to understand their dynamics.

Despite the context of unprecedented climate change in polar environments, the dynamics of most polar species are still poorly studied and insufficiently understood. Deciphering the species-specific responses to environmental change is however fundamental to better understand and anticipate the impacts of global change on Antarctic ecosystems (Constable et al. 2014). Among Antarctic seabirds, the Cape petrel *Daption capense* is an example of a long-lived species for which demographic processes and population dynamics have been little studied (Pinder 1966, Beck 1969, Sagar et al. 1996), and how environmental variation affects its vital rates remains unknown. However, the Cape petrel is one of the most abundant seabirds in the Southern Ocean (Brooke 2004) and is occasionally caught in longline fisheries as a bycatch species (Jiménez et al. 2009).

Here, we propose a comprehensive demographic study of a population of Cape petrels in Terre Adélie, Antarctica. Using long-term individual monitoring, we first estimated demographic parameters including age-dependent survival, age at first breeding and breeding success. We then investigated how environmental variation could influence vital rates. Finally, we modeled the population dynamics using a matrix population model, and carried out prospective and retrospective analyses to estimate sensitivities and contributions of demographic parameters to the population growth rate.

2- Material and methods

2-1. Species and study site

Cape petrels are small Procellariiforms (440 g, 80-91 cm wingspan) breeding on coasts of Antarctic mainland and Peninsula, and antarctic and subantarctic islands (Marchant & Higgins 1990). Nest sites are situated in diverse habitats, including steep rocky areas with ledges, crevices, overhangs, caves, cliffs, rock tumble, inshore rock stacks and terraces.

Cape petrels were studied at Pointe Géologie archipelago (66°40'S, 140°01'E), Terre Adélie, Antarctica. Adults arrive in late October – early November at their breeding site and lay a single egg in early December that hatches in January (Mougin 1968). The chick fledges in late February at a size similar to that of an adult. At Pointe Géologie during the breeding season Cape petrels feed primarily on crustaceans (mainly Antarctic krill *Euphausia crystallorophias* and crystal krill *E. superba*) in the vicinity of the colonies (Ridoux & Offredo 1989, Delord et al. 2016). Cape petrels mainly feed in open-water areas at the edge of the pack-ice or in the open ocean (Veit & Hunt 1991, Ainley et al. 1992). During the non-breeding season Cape petrels also feed on cephalopods (Bierman & Voous 1950, Ainley et al. 1984)

On average 455 breeding pairs breed annually on five islands (Petrels Island ≈ 150 pairs, Bernard Island ≈ 240 pairs, Lamarck Island ≈ 30 pairs, Rostand Island ≈ 35 pairs, Le Mauguen Island ≈ 1 pair) of the archipelago (Micol & Jouventin 2001, Project IPEV 109 unpublished data). All nests were monitored twice annually since the breeding season 1965/1966 on Petrels Island and since 1985/1986 on the entire archipelago. Each year chicks were captured and ringed with a stainless steel ring just before fledging. At the

beginning of the incubation period, individuals present on a nest were checked and individually identified when ringed. Generally adult individuals were not captured for identification and the ring was read by gently turning it around the leg with a 30 cm metal stick equipped with a piece of rubber. To minimize disturbance only one check was carried out per nest during the incubation period to allow individual identification, therefore only one partner was controlled. Individuals were not sexed.

2-2. Estimation of the demographic parameters

To estimate the vital rates and the effects of age, we used multi-state capture–mark–recapture (MSCMR) models (Brownie et al. 1993; Lebreton and Pradel 2002) which provide unbiased demographic estimators by taking into account imperfect detectability of marked individuals. We estimated the following parameters: apparent survival probability, as the probability that an individual survives from year t to $t+1$, the probability of first breeding, as the probability that an individual breeds for the first time, and the recapture probability. To do so, we constructed a MSCMR model with four states consisting of one juvenile state, one immature state, one breeder state and the dead state. Capture histories were coded considering 4 events corresponding to field observations: 0 = not observed, 1 = captured and marked as a chick, 2 = seen as a non breeder, 3 = seen as a breeder at least once during the study. The dead state was not observable. In this model all parameters were age dependent. The probability of first breeding for age 1 and 2 was fixed to 0 since there was no record of an individual observed as a breeder until age 3. Individuals seen on an egg during one breeding season were considered as recruited in the breeding component of the population for the following seasons. Since the field monitoring effort varied between two periods we considered recapture probabilities in two distinct periods (1965 to 1985 and 1986 to 2018). We use individual encounter histories of 1672 individuals for the period 1986 to 1985 and 7179 for the period 1986 to 2018.

The first step in the CMR modelling consisted of testing the assumption of independence of fates and identity of rates among individuals by implementing goodness-of-fit (GOF) tests. The GOF tests for multistate models (Pradel, Wintrebert, & Gimenez, 2003) were performed on our general model using the software U-Care (v2.3.4 Choquet, Lebreton, Gimenez, Reboulet, & Pradel, 2009).

Second, we performed a model selection, using program E-SURGE (v.2.1.4, Choquet, Rouan & Pradel 2009b), to investigate the effects of age on vital rates and recapture probability. Using a step-down approach (Lebreton et al. 1992), we modeled the recapture probabilities first, then the probability of first breeding and then the survival probabilities. Model selection was done using the second-order Akaike Information Criterion (AICc). The best model was the lowest AICc model, and we considered that two models i and j were different when the ΔAICc was greater than 2, where $\Delta\text{AICc} = \text{AICc}_i - \text{AICc}_j$ (Anderson & Burnham, 2002). If the difference in AICc values between 2 models was <2 , the models are deemed to have equal statistical support and the simplest was preferred. When there was uncertainty in model selection (i.e. $\Delta\text{AICc} < 2$), we used the “model averaging” procedure to obtain parameter estimates. To do this, we calculated the average value for the parameter by averaging over all models in the candidate model set with common elements in the parameter structure, weighted by normalized AICc model weights. To represent both conditional variation specific to the model, as well as variation resulting from model selection uncertainty (i.e. among the models in the candidate model set) we estimated the unconditional variance (Burnham & Anderson 2004) and then the unconditional standard error was given by the square root of the unconditional variance.

Since we did not have information on the breeding output at the individual level (nests were not marked and thus for each individually identified individual we did not know whether it fledged a chick or not), we estimated breeding success from time series of counts of breeding pairs during the early incubation period and of chicks just before fledging. Breeding success was estimated as the annual number of fledged chicks divided by the annual number of breeding pairs. The annual number of breeding pairs has been quantified since 1991 thus the breeding success was calculated over the period 1991 to 2017. Since Cape petrels lay only one egg, variance and standard error of breeding success estimates were calculated using the variance of a binomial distribution.

2-3. Environmental covariates

Selection of environmental covariates was based on previous knowledge on seabirds and Cape petrel ecology. To investigate an effect on survival rates and breeding success, we used a large-scale climatic index, the southern annular mode (SAM). SAM is

the dominant mode of atmospheric variability in the Southern Hemisphere and is characterized by the displacements of atmospheric masses between polar and mid-latitudes (Marshall 2003). SAM is related to changes in temperature in the Antarctic and in sea-surface temperature (SST) of the Southern Ocean. In positive phase, SAM induces i) cold SST and high chlorophyll around 60°S, i.e. corresponding to the latitudinal distribution of Cape petrels during the breeding season (Delord et al 2016); and ii) warm SST and low chlorophyll between 50°S and 40°S, i.e. corresponding to the latitudinal wintering area of Cape petrels (Delord et al 2016).

We also used local oceanographic covariates on foraging areas of Cape petrels on different temporal and spatial scales (Delord et al 2016): the sea ice concentration (SIC) during the breeding season and the SST during the breeding and non-breeding seasons. SIC and SST contribute to annual primary productivity and play an important role in the life cycle of many organisms (Vacchi et al. 2012, Carr et al 2006). SIC and SST were extracted during summer for the sector 62°S-65°S / 137°E-145°E, corresponding to the Dumont d'Urville Sea where Cape petrels forage during the breeding season (Delord et al 2016, Barbraud et al unpublished data). SST in winter was extracted from 3 sectors corresponding to the areas frequented by Cape petrels during the non-breeding period (157°S-160°S / 50°E-57°E, 167°S-170°S / 39°E-44°E, 142°S / 41°E-42°E; Delord et al 2016).

We used meteorological data recorded at the study site to investigate the effect of local weather on breeding success. Low temperatures and strong winds during incubation can increase the energy needs of parents incubating the egg. This can increase the frequency of egg neglect (i.e. interrupting a day or more of incubation) if parents have to leave the nest unattended to forage at sea, and suboptimal nest temperatures during incubation may have a negative impact on embryonic development in birds, potentially resulting in breeding failure (Ardia et al. 2009). In addition, snowfalls during the breeding season may be a major cause of death of eggs and chicks in seabirds, with also negative impacts on the body condition of chicks or incubating parents (Martin and Wiebe, 2004; Kuepper, et al 2018). To test for these weather effects on breeding success, we used the number of days of wind above 100 km.h⁻¹, the number of days with snowfall and the average maximum temperature during the breeding period (November to March) as covariates over the period 1991 to 2017. Meteorological data were obtained from the

Dumont d'Urville station weather station of Météo France public administrative institution.

To test for predation effects we used the annual number of breeding pairs of south polar skuas on Ile des Pétrels from 1981 to 2018. Each year, as part of demographic monitoring, the number of pairs of skuas breeding on Ile des Pétrels were recorded and monitored throughout the breeding season. More details on the monitoring methodology are provided in Pacoureau et al (2018).

2-4. Modelling the effects of environmental covariates

We investigated the effects of covariates on survival probability and breeding success. For survival probability we used the structure of the selected MSCMR model that best described the age-dependent variation to which each covariate was added in interaction with age. Relationships between covariates and survival were fitted using a logit link function: $\text{logit}(\theta) = B_0 + B_1 * X_n$ where θ is the demographic trait, B_0 is an intercept parameter, B_1 is a slope parameter and X_n is the value of the covariate at year n .

We performed an analysis of deviance (ANODEV, Grosbois et al., 2008), to assess the fit of a covariate model relative to that of the constant and the time-dependent models and to test the significance of each relationship. This ANODEV was calculated as:

$$ANODEV = \frac{\frac{\text{Deviance (Mcst)} - \text{Deviance (Mcov)}}{J - 1}}{\frac{\text{Deviance (Mcov)} - \text{Deviance (Mt)}}{n - J}}$$

where J is the number of parameters involved to explain the relationship between the demographic parameter θ and the covariate, n is the number of parameters estimated by the time-dependent model for the vital rate θ , $Mcov$ is the covariate model, Mt is the time-dependent model and $Mcst$ is the constant model. The proportion of deviance explained by covariates (R^2 , Skalski, 1996) was estimated as:

$$r^2 = \frac{\text{Deviance (Mcst)} - \text{Deviance (Mcov)}}{\text{Deviance (Mcst)} - \text{Deviance (Mt)}}$$

In order to avoid a spurious correlation with covariates in the presence of temporal trends, linear trends in demographic parameters were investigated using

ANODEV tests, and in environmental covariates in R with linear regression. If temporal trends were detected we followed the procedure in Grosbois et al. (2008), i.e. using residuals of the linear regression of the covariates, to test whether the covariates accounted for a significant fraction of the variation in survival about the trend.

For breeding success we also tested for a temporal trend in breeding success and covariates using linear models. To examine the relationship between environmental covariates and breeding success, we created a generalized additive model (GAM) explaining the variation in breeding success according to covariates, whose predictors depended on a smoothing function and breeding success was a function of covariates. To account for possible temporal autocorrelation we built an optimal error structure (ARMA) in the GAM models (Zuur 2009). The comparison was based on the AIC of the concurrent models. We applied the ARMA structure to the model. Residual normality was visually verified. We used a GAM with a Gaussian family and identity link function. Models were fitted with R 3.6.2 R Core Team (2019). To detect collinearity between covariates we used variance inflation factors (Zuur 2009).

2-5. Population modelling

To model the dynamics of the population we built a female-only, age-classified prebreeding census matrix population model (Caswell 2001). The life cycle of Cape petrel was structured by age (Appendix A1). Survival rates depend on three age-classes (first-year survival, survival from age 2 to 4, adult survival from age 5 and older). Between 1

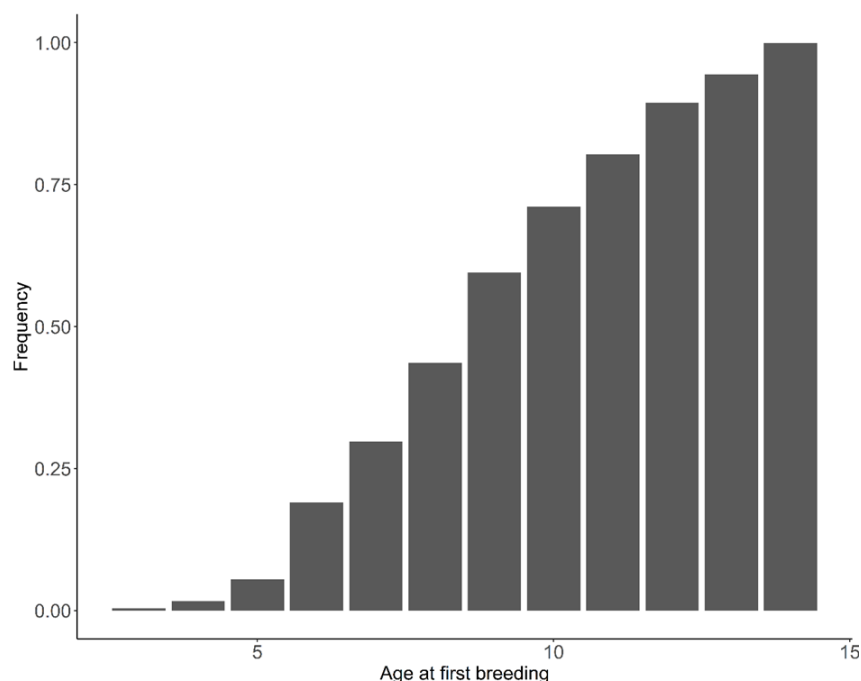


Figure 1. Cumulative frequency of age at first breeding by age-class for cape petrels breeding at Pointe Géologie archipelago, Terre Adélie, Antarctica during the period 1965-2018

and 2 years old, individuals are immature, and then, between 3 and 14, they are able to start breeding and are thus considered as prebreeders. We thus constructed a matrix population model with 14 age-classes (the minimum age at first breeding being 3 years and the age at which all birds were recruited being 14 years, Figure 1). The age-specific proportion of breeders was taken from the proportions of individuals observed breeding for the first time for each age classes. We assumed equal survival between sexes and a sex ratio 1:1.

We constructed a deterministic model based on the mean values of the estimated vital rates to obtain the deterministic population growth rate (λ). We used this deterministic model to estimate the stable age distribution, the generation time, the reproductive value and the sensitivities and elasticities of the growth rate to each demographic parameter. We then estimated the contribution of temporal variations of survival and breeding success (θ) to the variability of λ using the first-order Taylor expansion $(\lambda)=s(\theta)^2 \text{ var}(\theta)$, where $s(\theta)$ is the sensitivity of λ to parameter θ , and we assumed that vital rates varied independently (Caswell 2001).

The deterministic growth rate describes the population trend for constant, invariant vital rates, so we constructed a stochastic model to account for variability in those rates. To do so, we chose random values for survival or fertility rates from beta distributions using the mean and process variance values from our MSCMR model and from the breeding success analysis.

The deterministic and stochastic matrix population models were analysed by Monte Carlo simulations (1000 iterations) using the package popbio (Stubben et al. 2007) implemented in program R (R Development Core Team 2019).

3- Results

The GOF test for the model was overall not significant ($\chi^2 = 211.53$, p-value= 0.080, df= 184, Table 1) indicated that our model fitted the data satisfactorily.

The 3G.SR test was not estimated, this came from the fact that we used the GOF test for multistate models which include a state 1 which is observed only once and then is never seen, a state 2 which is seen again or transit to a state 3 which can be seen again

but cannot return to a state 2. To estimate the test 3G.SR, we suppressed the first encounter and restarted the test 3G.SR (χ^2 : 42.75, P value: 0.27 df: 38).

Table 1. Results from the goodness of fit tests performed on Cape petrel capture-recapture data from Pointe Géologie archipelago, Terre Adélie, Antarctica, 1965-2018.

Test	χ^2	P value	df
WBWA	4.75	0.907	10
3G.SR	NA	NA	NA
3G.Sm	117.16	0.401	114
M.ITEC	35.67	0.033	22
M.LTEC	53.94	0.045	38
Sum of tests	211.53	0.080	184

3-1. Demographic parameters

The model selection procedure on the recapture probability retained two distinct periods, 1966 to 1985 and 1986 to 2018, 6 age-classes for individuals never seen as breeders and 16 age-classes for individuals seen as breeders at least once during the study. Overall recapture probability was relatively low (Table 2). It was lower during the period 1966-1985 than during the period 1986-2018 and increased with age.

Table 2. Estimates of recapture probability after model selection according to age, breeding state and period for cape petrels breeding at Pointe Géologie archipelago, Terre Adélie, Antarctica during the period 1965-2018.

State	Age-classes	Period 1966 to 1985	Period 1986 to 2018
Non Breeder	2	<0.01	<0.01
	6	<0.01	0.04
Breeder	4	<0.01	0.07
	16	0.03	0.28

Eleven age-classes best described age variation in probability of first breeding. The probability increases from age 3 to age 8 (from 0.004 ± 0.003 to 0.200 ± 0.056). From ages 9 to 13, estimates vary between 0.102 ± 0.059 and 0.335 ± 0.072 .

The best model structure for the annual survival probability had three age-classes: first-year survival, survival from age 2 to 4 and survival from age 5 and older. However, several models had similar AICc, leading to high uncertainty in model selection. Apparent survival was thus estimated from the models with $\Delta AICc < 10$ using model averaging on the three each age-classes. Model averaged adult apparent survival increased from 0.61 ± 0.19 during the first year to 0.92 ± 0.03 at five years and older (Table 3). The average breeding success was 0.62 ± 0.05 . The breeding success estimated each year over the period 1991-2017 showed a negative linear temporal trend (slope = -0.012 ± 0.004 , t-test = -2.859 , $P = 0.009$, $R^2 = 0.24$, Figure 2).

Table 3. Model averaged estimates of apparent survival according age-classes for Cape petrels breeding at Pointe Géologie archipelago, Terre Adélie, Antarctica during the period 1965-2018. Estimates were obtained from the model averaging of models select with $\Delta AICc < 10$. SE: standard error.

Age-class	Weighted Estimate	Unconditional SE
1	0.61	0.19
2 to 4	0.74	0.16
5+	0.92	0.03

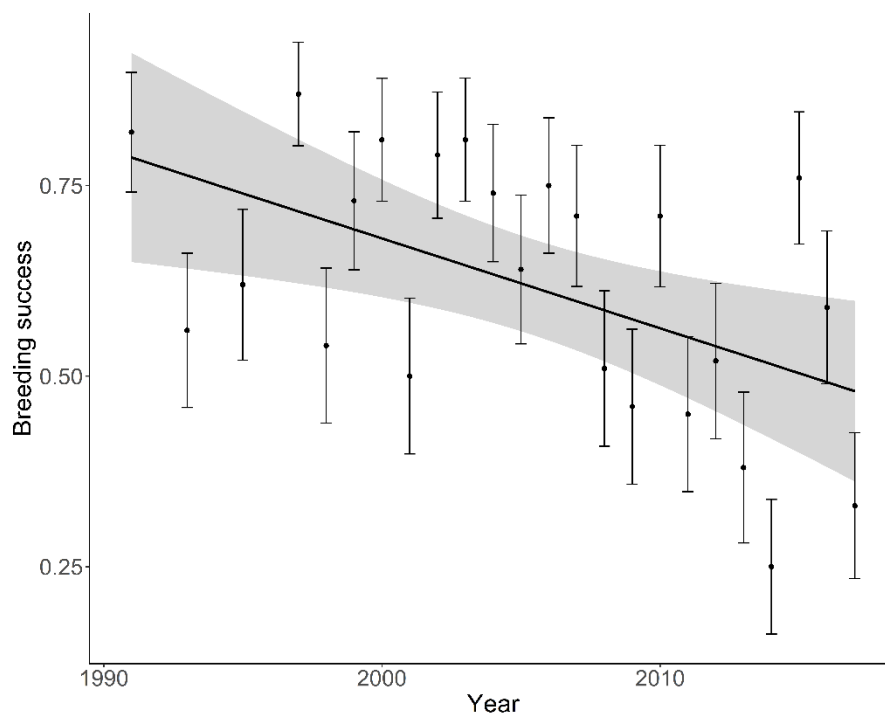


Figure 2. Time series of breeding success for cape petrels breeding at Pointe Géologie archipelago, Terre Adélie, Antarctica, 1991-2017. Plain line correspond to estimate from linear regression with the standard error. Dots correspond to the values of breeding success by year.

3-2. Effect of environmental covariates

The SST during breeding and non-breeding period showed no trend over the time (slope = -10.09 ± 6.92 , t-value = -1.46 , $P = 0.15$; slope = 9.40 ± 5.02 , t-value = 1.87 , $P = 0.06$, Figure 3) and there was no effect of SST on survival during the breeding or non-breeding periods (Table 4). The SAM showed a positive trend over the time (slope = 13.75 ± 2.64 , t-value = 5.21 , $P < 0.001$, Figure 3) and had a positive effect on survival (Table 4, Figure 4). The survival probability also showed a positive linear trend over time for individuals aged 2 to 4 and for individuals older than five, but not for juveniles, for which a negative trend was detected (Table 4). However, time dependent survival estimates for juveniles were poorly estimated and had large variances (Figure 4). Thus, the temporal trend in juvenile survival and the relationship between SAM and juvenile survival were considered as unreliable. After accounting for linear trends in both survival and SAM, de-trended SAM accounted for a significant fraction of the variation in survival about the trend (ANODEV: F-statistic = 2.76, $P = 0.007$, $R^2 = 0.09$).

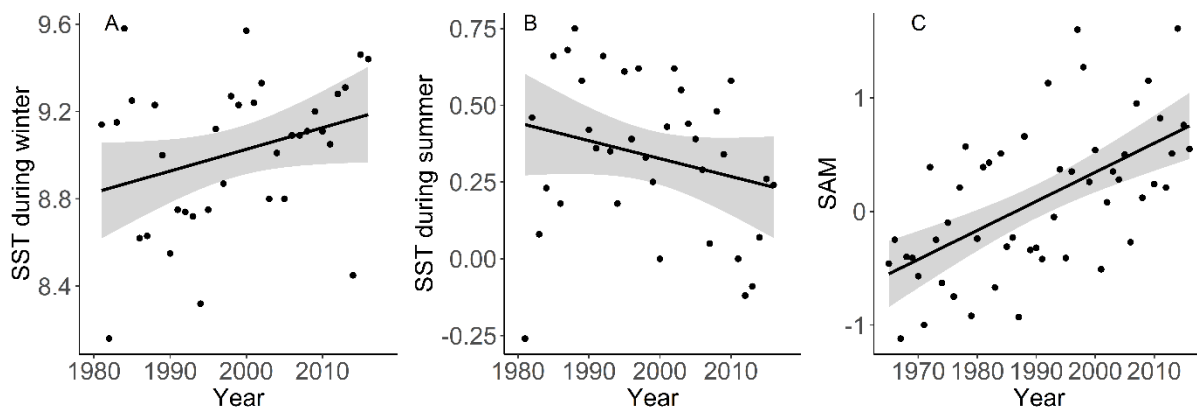


Figure 3. Relationship over time of sea surface temperature during winter (A), sea surface temperature during summer (B) during the period 1980-2018 and southern annular mode (C) during the period 1970-2018. Relationships are shown for SST but are not statistically significant.

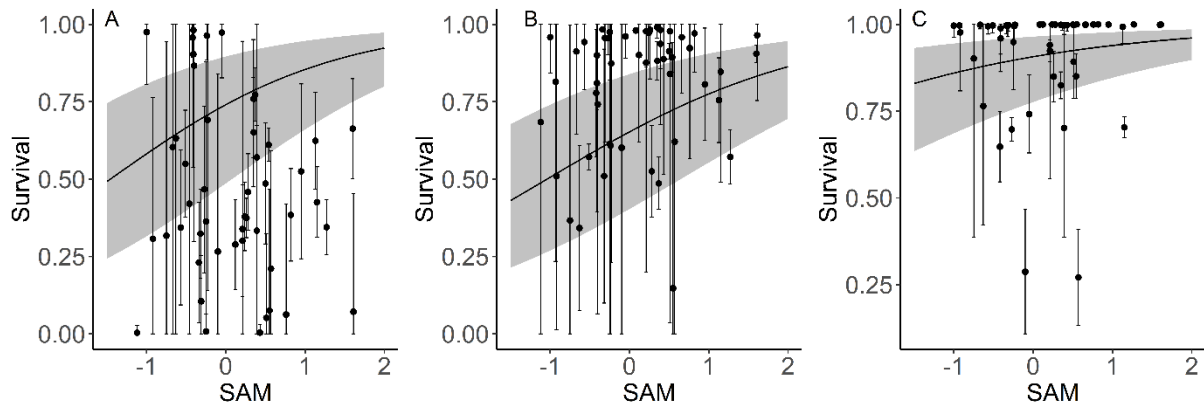


Figure 4. Survival estimates of cape petrels at Pointe Géologie, Antarctica, for 3 age-classes, juvenile survival (A), survival from 2 to 4 (B), survival of age 5 and older (C) modelled as function of southern annular mode (plain line) with 95% confidence intervals and annual estimates obtained from the time dependent model (filled circles).

Table 4. Testing for the effects of covariates and linear trend on survival probability of Cape petrels breeding at Pointe Géologie, Terre Adélie, Antarctica during the period 1966-2018. Dev: deviance. J: number of parameters describing the relationship between the demographic trait and the covariate. ANODEV is the F-statistic testing the null hypothesis that the focal covariate has no effect on demographic parameters. R^2 : proportion of deviance explained by the covariate. Slopes are on the logit scale. SE: standard error. All covariates were standardized. In bold characters models for which the specific ANODEV was statistically.

Models	Dev	J	F-statistic	P-value	R^2	Age-klasse	Slope (SE)
SAM	21010.33	6	12.42	<0.001	0.29	1	0.75 (0.25)
						2 to 4	0.63 (0.08)
						5+	0.48 (0.10)
De-trended	20942.93	6	2.76	0.007	0.09	1	NS
						2 to 4	1.16 (0.17)
						5+	1.71 (0.27)
SST winter	20905.11	6	1.34	0.255	0.06		
SST summer	20912.98	6	0.85	0.518	0.03		
Linear	20999.03	6	13.52	<0.001	0.31	1	-0.83 (0.27)
						2 to 4	0.71 (0.16)
						5+	0.48 (0.10)

The covariates used to test the effect of environmental variations on breeding success showed no collinearity (variance inflation factors <3). The model detected a negative impact of the percentage of days with snow and of the number of breeding pairs of skuas on breeding success of Cape petrels (Table 5, Figure 5). The model also detected a positive influence of SST during the breeding season on breeding success (Table 5, Figure 5).

Table 5. Results of the GAM for breeding success of Cape petrels breeding in Pointe Géologie, Terre Adélie, Antarctica, 1965-2018. The proportion of deviance explained by the model was 35%.

Covariates	Edf	F	p-value
SST summer	1	34.31	<0.001
Breeding pairs of Skua	1	36.56	<0.001
% windy days	1	2.83	0.112
% day with snow	1	27.98	<0.001
Average temperature	1	0.01	0.934
SAM	1	0.19	0.672
SIC summer	1	0.45	0.511

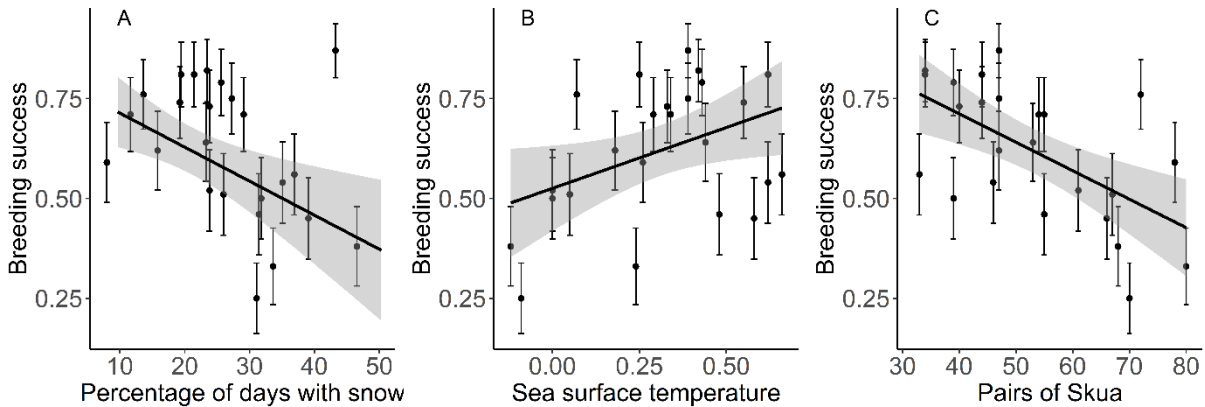


Figure 5. Relationships between percentage of days with snowfall (A), sea surface temperature during breeding in foraging areas (B), number of breeding pairs of skua in Pointe Géologie archipelago (C), and breeding success of cape petrels breeding at Pointe Géologie, Terre Adélie, Antarctica, 1965-2018. Plain line corresponds to the estimated smoother from the GAM models with the standard error.

3-3. Population modelling

The deterministic model, using the mean parameter values in Table 6, yielded a long-term annual population growth rate of 1.0193, indicating that the population would increase slightly, and a generation time of 13.3 years. The prospective analysis indicated that the population growth rate showed the highest sensitivity to survival of individuals of age 5 and older, followed by survival from year 2 to 4, first-year survival and breeding success (Table 6). The retrospective analysis suggested a large contribution of survival of older individuals to the population growth rate. Survival from year 2 to 4 had an intermediate contribution. First year survival and breeding success had small contributions (Table 6).

Table 6. Mean demographic parameter values, sensitivities and elasticities of population growth rate, and contributions to variance of the population growth rate for the Cape petrel from 1965 to 2018. Sensitivities, elasticities and contributions to variance were calculated on the basis of a deterministic model. SE: standard error.

Parameter	Mean (SE)	Sensitivity	Elasticity	Contribution
First-year survival	0.610 (0.193)	0.136	0.081	0.00158
Survival year 2to4	0.739 (0.158)	0.248	0.163	0.00252
Survival year 5+	0.920 (0.031)	0.837	0.755	0.01939
Breeding success	0.618 (0.052)	0.134	0.081	0.00021

The stochastic population growth rate was 1.0188 [95%CI = 1.0182-1.0194].

4- Discussion

4-1. Demography and population dynamics of Cape petrels

This long term study demonstrated a gradual increase in survival of Cape petrels which is categorized by age-classes. Our estimate of first-year survival (0.610) is consistent with those obtained on other procellariiforms (e.g. Fay et al 2015, Nicoll et al 2016, VanderWerf and Young 2016). As well for adult survival, our estimate (0.920) approximates those obtained on other procellariidae (e.g. Jones et al 2008, Jenouvrier et al 2003, Waugh et al 2006, Cuthbert and Davis 2002). Survival of young individuals in long-lived species is often lower than survival of adults (Jones et al 2011), and our results showed this is also true for Cape petrels. Improving demographic performance (here survival) with age is a pattern reported in many wild animal populations (Forslund and Pärt 1995, Gaillard and Yoccoz 2003). This may be a consequence of selective

disappearance of phenotypes and/or of an improvement of foraging or migration skills required to cope with environmental constraints (Williams 1957, Curio 1983, Rebke et al 2010). Our estimate of adult survival (0.920) is also consistent, although lower, with the literature on Cape petrels. Hudson (1966) estimated an average annual survival rate for adult Cape petrels of 94 to 95 percent on Signy Island. Subsequently, using simple binomial models, Sagar et al. (1996) estimated adult survival of male and female Cape petrels in the Snares Islands (New Zealand) at 0.939 and 0.844, respectively.

Cape petrels from Pointe Géologie were considered as prebreeders from 3 years old. This minimum age at first reproduction obtained from observations is consistent with observations made at other sites. Pinder (1966) observed a 4-year-old breeding bird, Beck (1969) observed a 3-year-old breeding bird despite a low sampling effort and a low recapture rate of birds banded as chicks. Average breeding success at Pointe Géologie (0.62) was close to those obtained by Prévost (1964) on the same study site (between 0.60 - 0.65) despite the negative trend that we observed since the beginning of our time series (1990-2018). However, estimates obtained on other study sites are lower [0.33 at Signy, Pinder (1966); 0.54 at Snares, Sagar et al (1996)]. These lower averages can be due to sampling bias: relatively few years were monitored for breeding success at Signy and Snares and our results indicate that breeding success can vary importantly from year to year. In addition, Pinder's study (1966) monitored a small number of nests. However, these regional differences in adult survival and breeding success may also reflect bet-hedging underlying changes in life history traits as an adaptive response to environmental variability, as observed in a handful of seabird species [black-browed albatross *Thalassarche melanophris* Nevoux et al. (2010); European shag *Phalacrocorax aristotelis* Fortin et al. (2013)]. Indeed, the population with the lowest breeding success (Signy) was the one with the highest adult survival, the Pointe Géologie population had the highest breeding success but lowest survival and the Snares population was intermediate. Thus, we cannot exclude that these intraspecific differences in life history traits in Cape petrels constitute an adaptation to differences in environmental variability between breeding sites.

Population modelling showed that the growth rate was mainly sensitive to adult survival, as expected for a long-lived species (Lebreton and Clobert 1991).

Our findings suggest that the Cape petrel population should be slightly increasing at a rate of 1.9% per year in Terre Adélie. Our estimate is consistent with the observed population growth rate calculated from counts of breeding pairs between 1984 and 2018 which was 1.0147. The slight increase in the population size may be explained by the increase in adult and immature survival despite the decrease in breeding success which had a lower contribution.

4-2. Environmental drivers

The theory of life history traits predicts that the vital rates to which population growth rate is most sensitive are often buffered against environmental variation. However, some studies have shown an influence of environmental covariates on juvenile survival (e.g. Oro et al 2010) or on adult survival through a higher reproductive cost (e.g. Lescroël et al 2009). For Cape petrels, we reported a positive influence of a global climatic index, the SAM, on survival for all age-classes. Our results showed a positive relationship between SAM and the probability of survival of Cape petrels and this relationship remained effective on the de-trended series of SAM, which means that SAM affected the interannual variations of survival probability. Migration data of Cape petrels during the non-breeding period indicate that they stay mainly south of 50°S (Delord et al 2016). In this area, a positive phase of SAM leads to an increase in the abundance of phytoplankton (Lovenduski and Gruber 2005). We therefore suggest that SAM in the positive phase allows an increase in the abundance of resources for Cape petrels, thus increasing their probability of survival during the non-breeding period, which is the period during which most mortality occurs in seabirds (Barbraud & Weimerskirch 2003). Changes in climate and oceanographic conditions in this part of the Southern Ocean (i.e. increasing SAM) therefore seem favourable to the survival and populations of Cape petrels. Although little information is available to understand the underlying mechanisms linking SAM to the demography of southern seabird populations, the effects of this climate index are relatively strong. Previous studies in Antarctica have shown an influence of SAM on the survival of snow petrels *Pagodroma nivea* (Sauser et al 2018) and on the juvenile survival of emperor penguins *Aptenodytes forsteri* (Abadi et al 2017), two species breeding in Terre Adélie. SAM is also known to affect seabird species living in the subantarctic environment. For example, a positive relationship between the age of recruitment of wandering albatrosses *Diomedea exulans* breeding at Crozet (southern Indian Ocean) and

SAM has been shown (Fay et al 2017). Fay et al suggested that the climatic conditions induced by SAM influenced food availability several years before the first breeding, affecting the time at which an individual reached the body condition required to breed. Another study showed that the survival of male southern giant petrels *Macronectes giganteus* breeding at South Georgia was positively affected by SAM (Gianuca et al 2019). In this region, a positive phase of SAM is linked to warmer sea conditions, thus the positive effect of SAM on the survival suggests that the survival of this species was higher in the relatively warmer years.

Breeding success was influenced by several environmental covariates through different forcings. Locally, on the breeding colony, the percentage of snow days had a negative effect on breeding success. As documented for snow petrels (Chastel et al 1993), we suggest that in years with a high percentage of snow days during the breeding season, eggs and/or chicks of Cape petrel were more affected by flooding in nests, resulting in higher proportion of failures during incubation and chick rearing.

Interestingly, we found that the number of breeding pairs of south polar skuas had a negative effect on breeding success. Cape petrels breed in open nests and therefore may be exposed and sensitive to predation of eggs or chicks by skuas. Although Cape petrels defend their nest against predators by spitting stomach oil towards intruders, diet studies of south polar skuas and brown skuas (*C. lonnbergi*) documented a significant proportion of Cape petrel eggs and chicks in their diet (Pinder 1966, Baker and Barbraud 2001). Skuas probably take unguarded eggs and chicks, a behaviour that we observed at Pointe Géologie (Barbraud pers. obs.). The relationship between Cape petrel breeding success and skuas pairs suggests that predation is not uncommon and that there is a top-down control of the Cape petrel population dynamics.

Sea surface temperature had a positive influence on the breeding success of Cape petrels. This result appears surprising as SST anomalies are generally negatively related to demographic parameters in seabirds (Barbraud et al. 2012). However, given the observed range of SST values [-0.12, 0.66] we strongly suspect that low values of SST in the studied area corresponded to more sea ice in the foraging areas. Since Cape petrels avoid sea ice (both fast ice and pack ice) and prefer to feed in open waters (Veit & Hunt 1991, Ainley et al. 1992, Barbraud and Delord unpublished data), this suggests that foraging habitat may

be limited when SST were low (corresponding to more sea ice), limiting the availability of resources for Cape petrels. In the light of these results the negative temporal trend in breeding success of Cape petrels at Pointe Géologie could be partly driven by i) the increasing breeding population size of south polar skuas (Pacoureaux et al. 2019) and ii) more frequent occurrence of sea ice during the summer (Barbraud et al. 2015).

To conclude, this work constitutes the most comprehensive study on the demography of Cape petrels and identified important environmental drivers of its population dynamics in East Antarctica. Our results showed that environmental variation had contrasting effects on different vital rates, but indicate that increasing survival, linked to a positive trend in SAM, mainly contributed to the growth of the population over the past decades, despite a negative trend in breeding success mainly due to increased predation pressure and sea ice changes. At a broader scale, since SAM affects the climate across the Southern Ocean to Antarctica, it is possible that other breeding populations of Cape petrels around Antarctica were also positively affected by the increasing trend in SAM. Since the positive trend in SAM is primarily due to stratospheric ozone depletion and increases in greenhouse gases as a consequence of human activities (Shindell & Schmidt 2004, Solomon et al. 2016, Fogt & Marshall 2020), our results suggest an unexpected and unpredicted positive consequence of these global changes for populations of an Antarctic seabird.

Acknowledgements

We thank the field workers involved in long-term demographic studies since 1981 and Dominique Joubert for invaluable help with data management. The long-term demographic study at Dumont d'Urville station was supported by the French Polar Institute IPEV (programme No 109, resp. H. Weimerskirch). The Ethics Committee of IPEV and Comité de l'Environnement Polaire approved the field procedures. The study is a contribution to the Projet SENSEI (Sentinels of the sea ice) funded by Fondation BNP Paribas.

Literature cited

Abadi, F., C. Barbraud, and O. Gimenez (2017). Integrated population modeling reveals the impact of climate on the survival of juvenile emperor penguins. *Global Change Biology* 23:1353–1359.

Ainley, D. G., E. F. O'Connor, and R. J. Boekelheide (1984). *The Marine Ecology of Birds in the Ross Sea, Antarctica*. Ornithological Monographs:iii–97.

Ainley, D. G., C. A. Ribic, and W. R. Fraser (1992). Does prey preference affect habitat choice in Antarctic seabirds? *Marine Ecology Progress Series*:207–221.

Ardia, D. R., J. H. Pérez, E. K. Chad, M. A. Voss, and E. D. Clotfelter (2009). Temperature and life history: experimental heating leads female tree swallows to modulate egg temperature and incubation behaviour. *Journal of Animal Ecology* 78:4–13.

Baker, S. C., and C. Barbraud (2001). Foods of the South Polar skua *Catharacta maccormicki* at Ardery Island, Windmill Islands, Antarctica. *Polar Biology* 24:59–61.

Barbraud, C., K. Delord, and H. Weimerskirch (2015). Extreme ecological response of a seabird community to unprecedented sea ice cover. *Royal Society Open Science* 2:140456–140456.

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.

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

Beck, J. R. (1969). Food, moult and age of first breeding in the Cape Pigeon, *Daption capensis* Linnaeus. *British Antarctic Survey Bulletin* 21:33–44.

Bierman, W. H., and K. H. Voous (1950). *Birds Observed and Collected During the Whaling Expeditions of the Willem Barendsz in the Antarctic, 1946-1947 and 1947-1948*. E.J. Brill.

Brooke, M., and J. Cox (2004). Albatrosses and petrels across the world. Oxford University Press, Oxford.

Brownie, C., J. E. Hines, J. D. Nichols, K. H. Pollock, and J. B. Hestbeck (1993). Capture-recapture studies for multiple strata including non-Markovian transitions. *Biometrics*:1173–1187.

Burnham, K. P., and D. R. Anderson (2004). Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research* 33:261–304.

Carr, M.-E., M. A. M. Friedrichs, M. Schmeltz, M. Noguchi Aita, D. Antoine, K. R. Arrigo, I. Asanuma, O. Aumont, R. Barber, M. Behrenfeld, R. Bidigare, et al. (2006). A comparison of global estimates of marine primary production from ocean color. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 53:741–770.

Caswell, H. (2001). Matrix population models. Sunderland, MA. Sinauer Associates, Inc.

Champagnon, J., J.-D. Lebreton, H. Drummond, and D. J. Anderson (2018). Pacific Decadal and El Niño oscillations shape survival of a seabird. *Ecology* 99:1063–1072.

Chastel, O., H. Weimerskirch, and P. Jouventin (1993). High annual variability in reproductive success and survival of an Antarctic seabird, the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia* 94:278–285.

Choquet, R., J.-D. Lebreton, O. Gimenez, A.-M. Reboulet, and R. Pradel (2009a). U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPTURE–RECAPTURE data. *Ecography* 32:1071–1074.

Choquet, R., L. Rouan, and R. Pradel (2009b). Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models. In *Modeling Demographic Processes In Marked Populations* (D. L. Thomson, E. G. Cooch and M. J. Conroy, Editors). Springer US, Boston, MA, pp. 845–865.

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, et al. (2014). Climate change and Southern Ocean ecosystems I: how changes in physical habitats directly affect marine biota. *Global Change Biology* 20:3004–3025.

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

Cuthbert, R., and L. S. Davis (2002). Adult survival and productivity of Hutton's Shearwaters. *Ibis* 144:423–432.

Delord, K., P. Pinet, D. Pinaud, C. Barbraud, S. De Grissac, A. Lewden, Y. Cherel, and H. Weimerskirch (2016). Species-specific foraging strategies and segregation mechanisms of sympatric Antarctic fulmarine petrels throughout the annual cycle. *Ibis* 158:569–586.

Descamps, S., J. Aars, E. Fuglei, K. M. Kovacs, C. Lydersen, O. Pavlova, Å. Ø. Pedersen, V. Ravolainen, and H. Strøm (2017). Climate change impacts on wildlife in a High Arctic archipelago – Svalbard, Norway. *Global Change Biology* 23:490–502.

Fay, R., C. Barbraud, K. Delord, and H. Weimerskirch (2017). Contrasting effects of climate and population density over time and life stages in a long-lived seabird. *Functional Ecology* 31:1275–1284.

Fay, R., H. Weimerskirch, K. Delord, and C. Barbraud (2015). Population density and climate shape early-life survival and recruitment in a long-lived pelagic seabird. *Journal of Animal Ecology* 84:1423–1433.

Fogt, R. L., and G. J. Marshall (2020). The Southern Annular Mode: variability, trends, and climate impacts across the Southern Hemisphere. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*:e652.

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

Fortin, M., C.-A. Bost, P. Maes, and C. Barbraud (2013). The demography and ecology of the European shag *Phalacrocorax aristotelis* in Mor Braz, France. *Aquatic living resources* 26:179–185.

Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison, and C. Toïgo (2000). Temporal Variation in Fitness Components and Population Dynamics of Large Herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:367–393.

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

Gianuca, D., S. C. Votier, D. Pardo, A. G. Wood, R. B. Sherley, L. Ireland, R. Choquet, R. Pradel, S. Townley, J. Forcada, G. N. Tuck, and R. A. Phillips (2019). Sex-specific effects of fisheries and climate on the demography of sexually dimorphic seabirds. *Journal of Animal Ecology* 88:1366–1378.

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.

Hansen, B. B., V. Grøtan, R. Aanes, B.-E. Sæther, A. Stien, E. Fuglei, R. A. Ims, N. G. Yoccoz, and Aashild Ø Pedersen (2013). Climate events synchronize the dynamics of a resident vertebrate community in the high Arctic. *Science* 339:313–315.

Hinke, J. T., S. G. Trivelpiece, and W. Z. Trivelpiece (2017). Variable vital rates and the risk of population declines in Adélie penguins from the Antarctic Peninsula region. *Ecosphere* 8:e01666.

Hudson, R. (1966). Adult survival estimates for two Antarctic Petrels. *BAS Bull* 8:63–73.

Jenouvrier, S. (2013). Impacts of climate change on avian populations. *Global Change Biology* 19:2036–2057.

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

Jiménez, S., A. Domingo, and A. Brazeiro (2009). Seabird bycatch in the Southwest Atlantic: interaction with the Uruguayan pelagic longline fishery. *Polar Biology* 32:187–196.

Jones, C. J., H. Clifford, D. Fletcher, P. Cuming, and P. O. Lyver (2011). Survival and age-at-first-return estimates for grey-faced petrels (*Pterodroma macroptera gouldi*) breeding on Mauao and Motuotau Island in the Bay of Plenty, New Zealand. *Notornis* 58:71–80.

Kuepper, N. D., C. Marek, N. Coria, M. M. Libertelli, and P. Quillfeldt (2018). Facultative hypothermia as a survival strategy during snowstorm induced food shortages in Antarctic storm-petrel chicks. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 224:76–83.

Lebreton, J. D., and J. Clobert (1991). Bird population dynamics, management, and conservation: the role of mathematical modelling. *Bird population studies*:105–125.

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

Lebreton, J.-D. (2011). The impact of global change on terrestrial Vertebrates. *Comptes Rendus Biologies* 334:360–369.

Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson (1992). Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs* 62:67–118.

Lescroël, A., K. M. Dugger, G. Ballard, and D. G. Ainley (2009). Effects of individual quality, reproductive success and environmental variability on survival of a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology* 78:798–806.

Lovenduski, N. S., and N. Gruber (2005). Impact of the Southern Annular Mode on Southern Ocean circulation and biology. *Geophysical Research Letters* 32.

Marchant, S., and P. J. Higgins (1990). Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic birds. Vol. 1: Ratites to Ducks, Part A-Ratites to Petrels, Part B-Australian Pelican to Ducks. Oxford University Press, Melbourne.

Marshall, G. J. (2003). Trends in the Southern Annular Mode from observations and reanalyses. *Journal of Climate* 16:4134–4143.

Martin, K., and K. Wiebe (2004). Coping Mechanisms of Alpine and Arctic Breeding Birds: Extreme Weather and Limitations to Reproductive Resilience. *Integrative and Comparative Biology* 44:177–185.

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.

Mougin, J.-L. (1968). Etude écologique de quatre espèces de pétrels antarctiques. *Oiseau et RFO*:2–52.

- Nevoux, M., J. Forcada, C. Barbraud, J. Croxall, and H. Weimerskirch (2010). Bet-hedging response to environmental variability, an intraspecific comparison. *Ecology* 91:2416–2427.
- Nicoll, M. A. C., M. Nevoux, C. G. Jones, N. Ratcliffe, K. Ruhomaun, V. Tatayah, and K. Norris (2017). Contrasting effects of tropical cyclones on the annual survival of a pelagic seabird in the Indian Ocean. *Global Change Biology* 23:550–565.
- Oro, D., R. Torres, C. Rodríguez, and H. Drummond (2010). Climatic influence on demographic parameters of a tropical seabird varies with age and sex. *Ecology* 91:1205–1214.
- Pacoureaux, N., M. Authier, K. Delord, and C. Barbraud (2018). Population response of an apex Antarctic consumer to its prey and climate fluctuations. *Oecologia* 189:279–291.
- Pacoureaux, N., K. Delord, S. Jenouvrier, and C. Barbraud (2019). Demographic and population responses of an apex predator to climate and its prey: a long-term study of South Polar Skuas. *Ecological Monographs* 89:e01388.
- Parmesan, C., and G. Yohe (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37–42.
- Pinder, R. (1966). The Cape Pigeon, *Daption capensis* Linnaeus, at Signy Island, South Orkney Islands. *British Antarctic Survey Bulletin* 8:19–47.
- Pradel, R., C. M. A. 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.
- Prévost, J. (1964). Remarques écologiques sur quelques Procellariens antarctiques. *Oiseau*:91–112.
- R Core Team (2019). R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Rebke, M., T. Coulson, P. H. Becker, and J. W. Vaupel (2010). Reproductive improvement and senescence in a long-lived bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:7841–7846.

Ridoux, V., and C. Offredo (1989). The diets of five summer breeding seabirds in Adélie Land, Antarctica. *Polar Biology* 9:137–145.

Sæther, B.-E., and Ø. Bakke (2000). Avian Life History Variation and Contribution of Demographic Traits to the Population Growth Rate. *Ecology* 81:642–653.

Sagar, P. M., A. J. D. Tennyson, and C. M. Miskelly (1996). Breeding and survival of Snares Cape Pigeons *Daption capense australe* at The Snares, New Zealand. *Notornis*:197–207.

Sauser, C., K. Delord, and C. Barbraud (2018). Increased sea ice concentration worsens fledging condition and juvenile survival in a pagophilic seabird, the snow petrel. *Biology Letters* 14:20180140.

Shindell, D. T., and G. A. Schmidt (2004). Southern Hemisphere climate response to ozone changes and greenhouse gas increases. *Geophysical Research Letters* 31:L18209.

Solomon, A., and L. M. Polvani (2016). Highly significant responses to anthropogenic forcings of the midlatitude jet in the Southern Hemisphere. *Journal of Climate* 29:3463–3470.

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

Stubben, C., and B. Milligan (2007). Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software* 22:1–23.

Sydeman, W. J., E. Poloczanska, T. E. Reed, and S. A. Thompson (2015). Climate change and marine vertebrates. *Science* 350:772–777.

Vacchi, M., P. Koubbi, L. Ghigliotti, and E. Pisano (2012). Sea-Ice Interactions with Polar Fish: Focus on the Antarctic Silverfish Life History. In *Adaptation and Evolution in Marine Environments, Volume 1* (G. di Prisco and C. Verde, Editors). Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 51–73.

VanderWerf, E. A., and L. C. Young (2016). Juvenile survival, recruitment, population size, and effects of avian pox virus in Laysan Albatross (*Phoebastria immutabilis*) on Oahu, Hawaii, USA. *The Condor* 118:804–814.

Veit, R. R., and G. L. Hunt (1991). Broadscale density and aggregation of pelagic birds from a circumnavigational survey of the Antarctic Ocean. *The Auk* 108:790–800.

Waugh, S. M., P. F. Doherty, A. N. D. Freeman, L. Adams, G. C. Woods, J. A. Bartle, and G. K. Hedley (2006). Demography of Westland Petrels (*Procellaria westlandica*), 1995–2003. *Emu* 106:219.

Williams, G. C. (1957). Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *evolution*:398–411.

Zuur, A. F. (Editor) (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York, NY.

Chapitre 3: Demographic sensitivity to environmental forcings: a multi-trait, multi-colony approach



Sauser C., Delord K. and Barbraud C. Demographic sensitivity to environmental forcings: a multi-trait, multi-colony approach. In revision in **Oikos**. Comments made by reviewers are available in appendix C

Abstract

Understanding the demographic responses of wild animal populations to different factors is fundamental to make reliable prediction of population dynamics. Both bottom-up processes and top-down regulation operate in terrestrial and marine ecosystems, but their relative contribution on multiple demographic traits remains insufficiently known. In addition, direct weather effects on demographic rates have also been overlooked in marine ecosystems and inferences on the demographic effects of environmental drivers were overwhelmingly made from single study sites. Here, we evaluate the relative effects of these three processes on four vital rates of a long-lived seabird, the snow petrel (*Pagodroma nivea*), within three different breeding colonies. We used multistate capture-recapture modelling and a 36-year-long (1981-2017) individual monitoring dataset to quantify the different drivers (predation, climatic and weather covariates) of probabilities of survival, breeding, hatching and fledging according to colony, sex and breeding status of individuals. Results show that bottom-up forces and local weather affected breeding parameters, and that survival was driven by top-down regulation pressure and bottom-up processes. Hatching and fledging probabilities were highly sensitive to local weather and to bottom-up forces, followed by the sensitivity of breeding probability to bottom-up forces. Survival was less sensitive to bottom-up factors, and was regulated by predation. Demographic parameters depended on the preceding breeding state of individuals, breeding parameters differed between colonies and survival was sex-specific. Our study brings new insights into the drivers of demographic processes in a marine meso-predator, and how these drivers vary according to colonies and individual characteristics. We emphasize the importance of considering multiple study sites to make robust inferences on the effects of environmental drivers on wildlife demography. More generally, robust conclusions about the importance of environmental drivers on demography rely on considering multiple causal effects at multiple sites, while accounting for individual characteristics.

1- Introduction

Multiple demographic processes determine changes in animal populations, and the relative fluctuations of these processes affect the rate of population growth or decline. Identifying and quantifying the strength of the underlying mechanisms affecting these processes, which are often complex and dynamic, is central to determine drivers of population change. This is particularly important within the current context of unprecedented climate change and biodiversity crisis (Ceballos et al. 2017) in order to anticipate how populations will perform. Many animal population studies have identified different drivers of one or multiple demographic processes, but few have simultaneously assessed the effects of extrinsic and intrinsic factors, bottom-up and top-down mechanisms on multiple demographic traits to understand the relative importance of each driver (Horswill et al., 2016).

In marine ecosystems, there is evidence for top-down and bottom-up control on populations at large spatial and temporal scales (Hunt and McKinnell 2006). However, the deciphering of the relative importance of these factors at fine-scales on multiple demographic parameters is less advanced (Collar et al. 2017) than in terrestrial or freshwater ecosystems (Hunter and Price 1992, Leroux and Loreau 2015). It is generally thought that bottom-up and top-down forcings are important in the characterization and control of marine predator populations, such as seabirds or marine mammals. The bottom-up effect is usually considered to have the greatest impact (Stenseth 2002, Sydeman et al. 2015) but this view was recently challenged by studies showing evidence for top-down control of seabird populations (Horswill et al. 2016, Perkins et al. 2018).

Yet, these studies made inference from a single population or colony and generally assumed that climate effects were indirect operating through bottom-up processes. Nevertheless, the strength of bottom-up and top-down regulation can vary in space (Leroux and Loreau 2015), and a population may be divided into several colonies or sub-colonies which may be subject to different weather conditions (local direct climatic effects) in addition to different bottom-up and top-down processes. Consequently, studies comparing simultaneously the relative importance of bottom-

up, top-down and direct weather effects on several demographic processes in multiple populations or colonies are lacking for marine ecosystems.

Here, we analyse temporal and intercolony variations in four demographic traits (probabilities of survival, breeding, hatching and fledging) simultaneously using capture-mark-recapture modelling to quantify bottom-up, top-down and local weather pressures on a polar seabird in Terre Adélie, Antarctica, the snow petrel (*Pagodroma nivea*), while accounting for intrinsic factors such as breeding state or sex. The snow petrel is a pagophilic species foraging exclusively within the pack ice (Ainley et al. 1984, Delord et al. 2016, Barbraud et al. 2019). Sea ice is suspected to affect some of its demographic traits such as survival and breeding success through bottom-up processes (Jenouvrier, Barbraud, & Weimerskirch, 2005). Moreover, the south polar skua (*Stercorarius maccormicki*) is the main predator of snow petrels at its breeding sites (Marchant and Higgins 1990). Snow petrel breeding success is also known to be affected by weather conditions such as snowfalls (Chastel et al. 1993). Finally, several demographic parameters are state or sex dependent (Jenouvrier et al., 2005; Barbraud et al., 2011).

1-1. Hypotheses and predictions

Prediction 1 – Top-down effects

Skuas prey on snow petrel eggs, chicks and adults in varying proportions (Marchant and Higgins 1990). In Terre Adélie, the main prey of south polar skuas during the breeding season is the Adélie penguin *Pygoscelis adeliae* (Pacoureaux et al. 2019), snow petrels being secondary prey. Remains of adult snow petrels consumed by skuas are occasionally observed nearby skua nests and in the vicinity of snow petrel colonies (Barbraud unpublished data). The sudden disappearance of snow petrel eggs and chicks from their nest has also been attributed to skua predation. Therefore, the abundance of skuas can be expected to negatively affect the survival and/or reproductive performances of snow petrels. Apart from south polar skuas, snow petrels have no other predators.

Prediction 2 – Bottom-up effects

The impact of climate on resource availability and accessibility is well documented in seabirds (Frederiksen et al. 2004, Barbraud et al. 2018). The climate system drives - through the interannual variations of the atmosphere or the hydrosphere and external limiting factors (i.e. greenhouse gases or variation in solar intensity) - the changes in sea ice (Persson and Vihma 2016). More specifically wind and temperature are the main factors behind variation in sea ice prevalence (Stammerjohn et al. 2008). The sea ice characteristics (concentration, extent, thickness) together with other factors such as stratification of the water column, determine the availability of nutrients and light on which the primary producers depend (Arrigo et al. 2008). In turn, primary producers impact the abundance of Antarctic fishes and crustaceans. Snow petrels feed primarily on sea ice-associated fishes (Antarctic silverfish *Pleuragramma antarctica*) and crustaceans (*Euphausia spp.*) (Ainley et al. 1984, Ridoux and Offredo 1989) whose distribution and abundance are strongly related to sea ice (Vacchi et al. 2012, Bluhm et al. 2016). Accordingly, studies have shown links between sea ice and vital rates of snow petrels likely reflecting bottom-up processes (i.e. prey abundance) or physical constraints (i.e. prey accessibility) (Jenouvrier et al. 2005b, Sauser et al. 2018). Therefore, we expect to find an effect of sea ice characteristics during and outside the breeding season on survival and reproductive parameters.

Prediction 3 – Local weather and colony effects

Direct local weather effects on demographic traits have been demonstrated in many animal species (Sæther 1997, Rodriguez and Bustamante 2003, Anthony et al. 2006) but have seldom been investigated in seabirds which however nest in potentially exposed areas (Chambers et al. 2011). One of the main causes of breeding failure in snow petrels is flooding and freezing of the egg or chick due to accumulated snow at the nest site following heavy snowfalls and little wind, which melts and then freezes at night (Chastel et al. 1993). We therefore expect direct effects of local weather conditions on breeding success parameters such as the hatching or the fledging probability. Local weather conditions may also interact with the specific topographic characteristics of the colonies. The studied snow petrel colonies are close to each

other (< 1 km) but their orientations and topography differ, which makes them more or less vulnerable to local weather conditions such as wind exposure and snow accumulation. Thus, we expect variability in hatching and fledging probabilities between colonies.

Prediction 4 - Sex effects

The snow petrel is a sexually dimorphic species, males being larger ($\approx 8\%$) and heavier ($\approx 20.5\%$) than females (Barbraud and Jouventin 1998). A previous study (Barbraud et Chastel 1999) showed that the body condition of females, but not of males, had a significant effect on hatching success. Being structurally smaller, females have a lower fasting capacity, and the higher breeding effort of females may reduce their survival (Jenouvrier et al., 2005). Thus, we expected differential survival between males and females with a lower survival for females.

Prediction 5 –Differences between breeding states

Theoretical and empirical studies across a wide range of wild animal species provide strong evidence for state-dependent demographic parameters reflecting differences in individual quality or demographic strategy (McNamara and Houston 1996, Wilson and Nussey 2010). State-dependent demographic traits are common among seabirds (Fay et al. 2018), including snow petrels (Jenouvrier et al., 2005). In these long-lived iteroparous species, the yearly breeding state can be considered as a surrogate of individual quality, assuming that individual quality influences the probability that an individual is in a given annual state (Cam et al. 1998, 2002). In general, non-breeders are lower-quality individuals and successful breeders higher-quality ones. We therefore expect different survival probabilities between states but also different reproductive performances. In addition, lower-quality individuals may be more affected by environmental fluctuations, particularly when these are harsh (Jenouvrier et al. 2015). Thus, we also expect a greater impact of different drivers (climate, predator) on lower-quality individuals.

2- Methods

The overall approach to our analysis is to study the response of demographic traits (survival and reproductive performance) to bottom-up, top-down and weather variables, while accounting for individual characteristics (sex, previous breeding state considered here as a proxy of the individual quality) and breeding colony. In a first step we identify, for each vital rate, if there are demographic differences between colonies (prediction 3), sexes (prediction 4) and breeding states (prediction 5). Then, for each demographic trait, we separately test the influence of bottom-up, top-down and direct weather effects using a set of covariates selected for their biological relevance according to the snow petrel ecology (prediction 1, 2 and 3).

2-1. Monitoring methodology

Snow petrels were studied at Ile des Pétrels (66°40'S, 140°01'E), Pointe Géologie archipelago, Terre Adélie, Antarctica. Around 200 breeding pairs were monitored annually since the breeding season 1981/1982 (hereafter 1981) in three colonies (Damier: \approx 72 pairs; Hydride: \approx 77 pairs; Pylone: \approx 140 pairs) in which nest sites were individually marked (Fig 1). Adults and chicks were leg-banded with a stainless steel band. Adults were sexed by vocalization and relative size (Barbraud et al. 2000). A capture-mark-recapture program is ongoing annually during the breeding season with several nest visits following the laying period. The rings of birds occupying a nest site are checked just after egg laying. Hatching dates are recorded by daily inspections of nest contents, and a final nest visit in mid-February is made to ring the chicks just before fledging. More details about the species study and the monitoring methodology are provided in Appendix B1 and in Chastel et al., (1993) and Barbraud & Weimerskirch (2001).

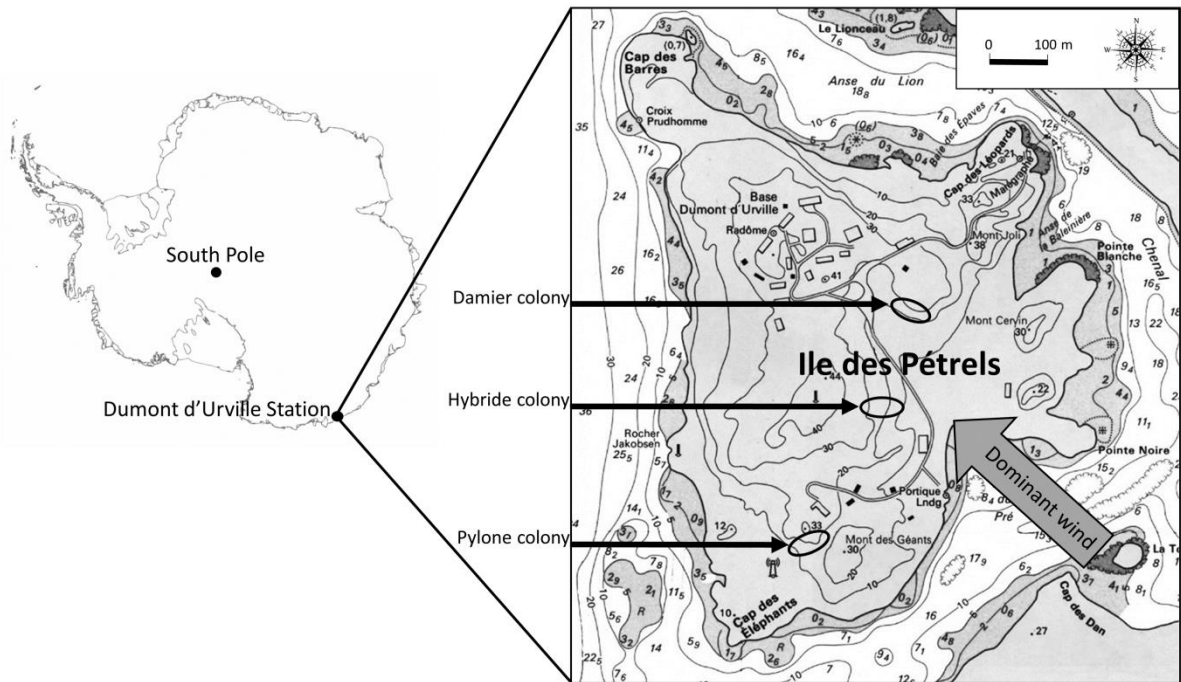


Figure 1. Map showing location of Ile des Pétrrels at Pointe Géologie Archipelago, Terre Adélie, Antarctica and the three monitored colonies of snow petrels on the island.

2-2. General model

We considered observations of individuals banded as adults ($n = 1428$) in the three colonies monitored during the period 1981-2018 to build encounter histories. The sex and colony of each individual were known. To estimate demographic parameters simultaneously and the effects of colony, sex, previous breeding status and covariates while taking into account imperfect detectability of marked individuals, we used multi-state capture-mark-recapture (MSCMR) models (Brownie et al. 1993, Lebreton and Pradel 2002). We estimated the following demographic parameters: the survival probability (Φ) as the probability that an individual survives from year t to $t+1$, the breeding probability (β) as the probability that an individual breeds (i.e. lay an egg) in year $t+1$ given that it survived, the hatching probability (δ) as the probability that an individual hatches its egg in year $t+1$ given that it bred and survived, the fledging probability (γ) as the probability that an individual fledges a chick in year $t+1$ given that it hatched its egg, bred and survived, and the recapture probability (ρ). To do so, we constructed a MSCMR model with five states consisting of one non-breeder state (NB),

three breeder states [failed breeder at the egg stage (FBE), failed breeder at the chick stage (FBC), successful breeder (SB)], and the dead state (†). Capture histories were coded considering five events corresponding to field observations: 0 = not observed, 1 = seen as NB, 2 = seen as FBE, 3 = seen as FBC, 4 = seen as SB. The dead state was not observable. In this model, all parameters were time, state, sex and colony dependent. Details of the parameterization of the general model can be found in Appendix B2.

2-3. Environmental covariates

We used previous knowledge on seabirds and snow petrel ecology to select yearly environmental covariates. To characterize bottom-up forces we included a large-scale climatic index, the Southern Annular Mode, a local climate covariate on different spatial and temporal scales, the sea ice concentration (SIC), and a covariate representing favourable foraging habitat the snow petrel on different spatial and temporal scales (i.e. the surface areas covered by 30 to 90% sea ice). To characterize top-down forces we used the number of breeding pairs of south polar skuas. To characterize the effect of local weather we used the number of days of wind above 100 km.h⁻¹, the number of days above 0°C, the number of days below -10°C and the number of days with snowfall. The effects of environmental covariates were tested separately on the four demographic parameters (Φ , β , δ , γ – Table B1) with a correlative approach to assess their potential influence. We also tested for density-dependence with a proxy of population size (number of breeding pairs) on some demographic parameters. More details on environmental covariates and their modelling are available in Appendix B3 and B4, Table B2.

3- Results

The goodness of fit tests indicated that the general model fitted the data correctly for each group (Appendix B2, Table B3).

3-1. Effects of colony, sex and state on demographic patterns

The model selection procedure retained the effects of previous state of breeding, sex, colony and time on the recapture probability (Table B4, model 10).

The model selected for the fledging probability (Table B4, model 14) indicated a difference between states and colonies (Fig 2). Fledging probability was higher i) for successful breeders, failed breeders at the chick stage, non-breeders than for failed breeders at the egg stage; ii) for Damier and Pylone colonies than for the Hybride colony (Table 1).

For the probability of hatching, the selected model (Table B4, model 14) suggested a difference between states, sex and colonies (Fig 2). Hatching probability was higher for i) failed breeders at the chick stage and successful breeders than for failed breeders at the egg stage and non-breeders; ii) for females than for males, and iii) for the Damier colony than for the Hybride and Pylone colonies (Table 1).

For the breeding probability, the model selected (model 22) indicated a difference between states and colonies (Fig 2). Breeding probability was lower i) for non-breeders than for successful breeders and failed breeders; ii) for the Damier colony than Hybride and Pylone colonies (Table 1).

Finally, the model selected for survival probability (Table B4, model 26) indicated a difference between states and sexes (Fig 2). Survival was higher for males than for females, and for successful breeders compared to failed breeders and non-breeders (Table1).

Chapitre 3: Demographic sensitivity to environmental forcings: a multi-trait, multi-colony approach

Table 1. Average estimates of demographic parameters according to previous breeding state, sex, and colony for snow petrels breeding in three colonies at Ile des Pétrels, Terre Adélie, Antarctica during the period 1981-2018. Estimates were obtained from the selected model structure when testing for the effects of previous breeding state, sex and colony. SE: standard error. SB: successful breeder. NB: non-breeder. FBE: failed breeder at the egg stage. FBC: failed breeder at the chick stage.

Parameter	State or group	Estimate (SE)
Fledging probability	NB	0.848 (0.030)
	FBE	0.829 (0.021)
	FBC	0.821 (0.035)
	SB	0.845 (0.015)
	Damier	0.846 (0.028)
	Hybride	0.834 (0.026)
	Pylone	0.850 (0.022)
Hatching probability	NB	0.558 (0.037)
	FBE	0.589 (0.026)
	FBC	0.708 (0.049)
	SB	0.695 (0.019)
	Male	0.612 (0.033)
	Female	0.672 (0.033)
	Damier	0.672 (0.036)
	Hybride	0.629 (0.035)
Breeding probability	NB	0.475 (0.021)
	FBE	0.787 (0.017)
	FBC	0.811 (0.031)
	SB	0.855 (0.012)
	Damier	0.693 (0.023)
	Hybride	0.760 (0.021)
	Pylone	0.759 (0.017)
Survival probability	NB	0.935 (0.008)
	FBE	0.920 (0.008)
	FBC	0.936 (0.016)
	SB	0.956 (0.005)
	Male	0.933 (0.009)
	Female	0.941 (0.010)

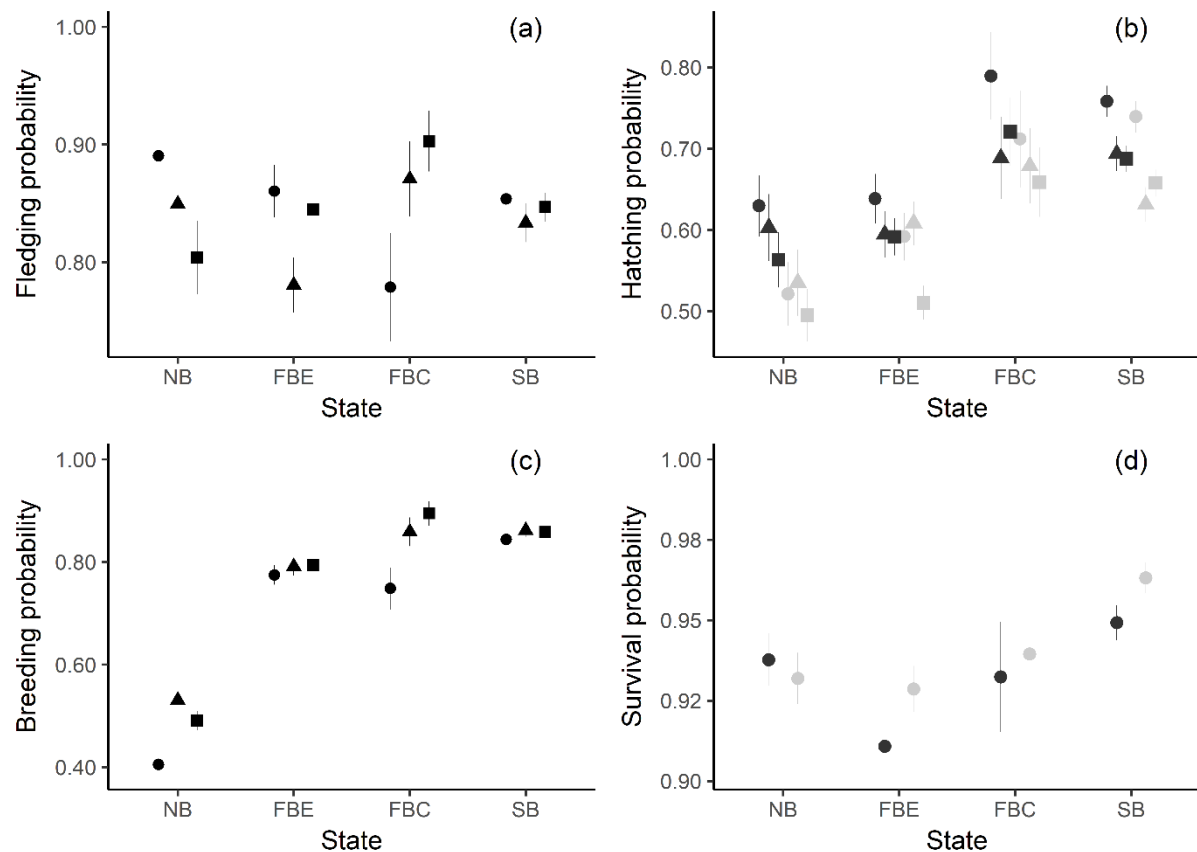


Figure 2. Estimates of four demographic parameters (\pm SE). Fledging probability according to state and colony (a), hatching probability according to state, sex and colony (b), breeding probability according to state and colony (c), and survival probability according to state and sex (d) for snow petrels breeding at Ile des Pétrels, Terre Adélie, Antarctica, 1981-2018. NB: non-breeder the previous year, FBE: failed breeder at the egg stage the previous year, FBC: failed breeder at the chick stage the previous year, and SB: successful breeder the previous year. Dots, triangles and squares correspond to Damier, Hybride and Pylone colonies, respectively. Black and grey correspond to females and males, respectively. Estimates are from model 26 (Table S4).

3-2. Top-down, bottom-up and local weather effects

For survival 12 significant slopes were identified (Table B5). Testing for an effect of the covariates for which significant slopes were detected, ANODEV tests detected four effects on the probability of survival (Table B6). Survival of males that were in the failed breeder state was negatively related to the number of breeding pairs of south polar skuas (Fig 3) and to SIC of the preceding summer in the winter range. Survival of males in the successful breeding state was negatively affected by SIC in winter but was positively related to the surface of favourable foraging habitat in winter.

For breeding probability 21 significant slopes were identified (Table B7) and from these, five effects were detected by ANODEV tests (Table B8). At one colony (Hybride) SIC during the prelaying period negatively affected the breeding probability

of individuals that previously failed (Fig 3). At the Pylone colony, the breeding probability of successful breeders was positively affected by SIC of the preceding summer in the winter range. This covariate had a negative effect on individuals from the Hybride colony, but this negative relationship was due to an outlier. The relationship disappeared when this outlier was removed.

For hatching probability, 46 significant slopes were identified (Table B9), and 17 significant effects were detected by ANODEV tests (Table B10). Negative effects of SAM and of the number of days with snowfall during the incubation period were detected on males (Fig 3) and females from different colonies (Hybride and Pylone) and in different breeding states (non-breeder, failed breeders at the egg stage, successful breeder). Positive effects of the number of days above 0°C and of SIC during the incubation period were detected in male and female hatching success at different colonies and in different states (non-breeder, successful breeder). Finally, the number of windy days had a negative effect on hatching probability of females previously in the non-breeding state in one colony (Damier), but a positive effect on male hatching success that previously failed at the egg stage from another colony (Hybride).

For fledging probability 34 significant slopes were identified (Table B11), and 11 effects were detected by ANODEV tests (Table B12). For two colonies, a positive effect of the number of breeding pairs of south polar skuas and of the number of days below -10°C during the chick rearing period was detected for individuals that previously failed (Fig 3). For two colonies, SAM and the number of windy days during the chick rearing period negatively affected the fledging success of individuals that previously failed or were non-breeders. A negative effect of the number of days with snowfall during the chick rearing period was detected on the fledging success of individuals previously successful in the Pylone colony.

We did not detect negative density-dependence in the demographic parameters (results not shown).

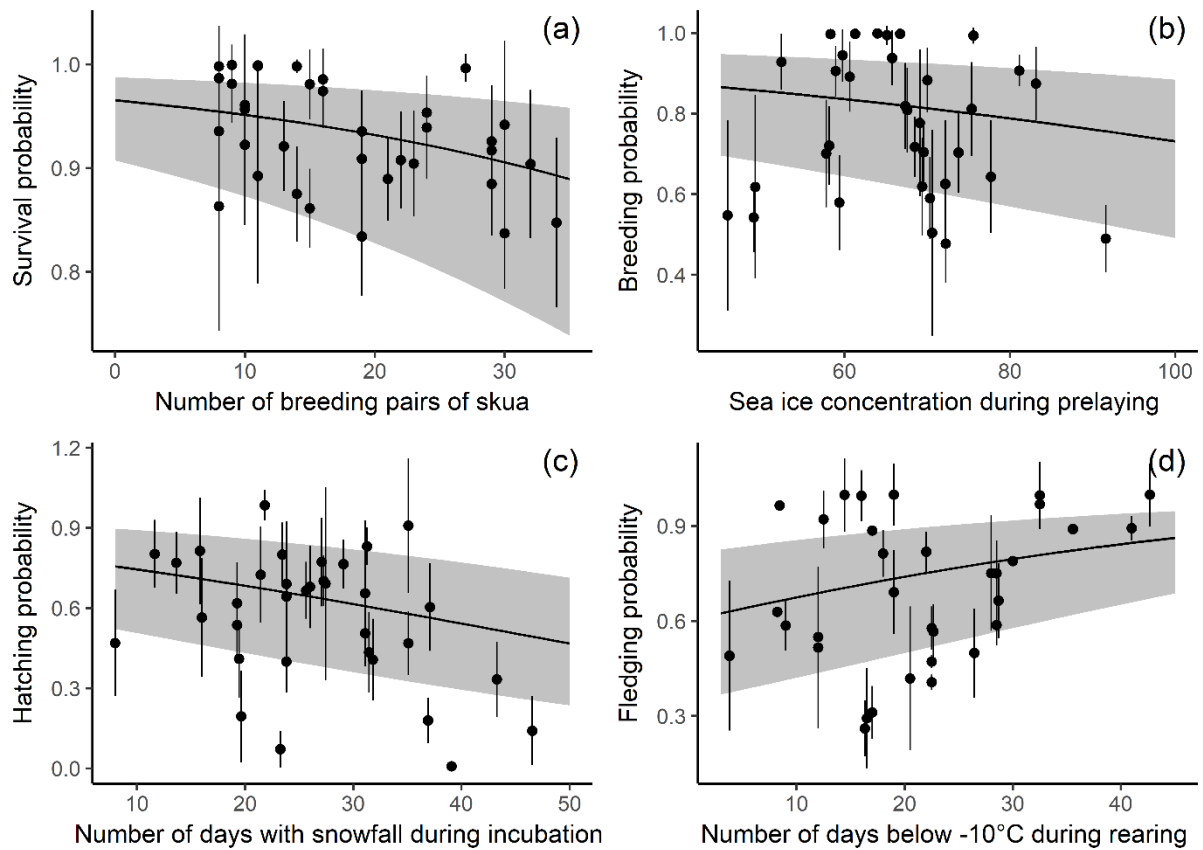


Figure 3. Four demographic parameters modelled as function of covariates (plain line) with 95% confidence intervals and annual estimates obtained from the time dependent model (filled circles). Survival of males that failed at the egg stage as a function of the number of breeding pairs of skua (a). Breeding probability of failed breeders at the egg stage from the Hybride colony as a function of sea ice concentration during the prelaying period (b). Hatching probability of male that failed at the egg stage from the Hybride colony as a function of the number of days with snowfall during the incubation period (c). Fledging probability of failed breeders at the egg stage from the Hybride colony as a function of the number of day below -10°C during the rearing period (d). Error bars indicate (\pm SE).

3-3. Sensitivity analysis

The sensitivity analysis revealed that the survival probability was most sensitive to SIC in winter (Table S13). The probability of breeding was most sensitive to SIC during the previous summer in the winter zone (Table B13). The probabilities of hatching and fledging were most sensitive to SAM (Table B13). Sensitivities, estimated from the partial derivatives of the demographic parameters with respect to each covariate, were higher for hatching and fledging probabilities (mean of all sensitivities: 0.102 and 0.144 respectively, from Table 2) than for survival and breeding probabilities (mean of all sensitivities: 0.03 and 0.06 respectively, from Table 2).

Chapitre 3: Demographic sensitivity to environmental forcings: a multi-trait, multi-colony approach

Table 2. Summary of the significant effects of covariates on four demographic parameters of male and female snow petrels breeding in three colonies at Ile des Pétrels, Terre Adélie, Antarctica during the period 1981-2018. Sensitivity: the relative importance of the effect of each covariate. R²: proportion of deviance explained by the covariate. Slopes (B₁) are on the logit scale. SE: standard error. SB: successful breeder. NB: non-breeder. FBE: failed breeder at the egg stage. FBC: failed breeder at the chick stage.

Group	State	Sensitivity	R ²	B ₁ (se)
Survival probability				
Number of breeding pairs of south polar skuas				
Male	FBE	-0.03	0.14	-0.30 (0.12)
Sea ice concentration in winter				
Male	SB	-0.06	0.13	-1.04 (0.46)
Surface area of the favorable foraging habitat in winter				
Male	SB	0.01	0.13	0.32 (0.10)
Sea ice concentration during the preceding summer in the winter range				
Male	FBE	-0.02	0.12	-0.28 (0.10)
Breeding probability				
Sea ice concentration during the preceding summer in the winter range				
Hybride colony	FBC	-0.11	0.17	-0.91 (0.30)
Pylone colony	SB	0.04	0.13	0.55 (0.10)
Sea ice concentration during prelaying period				
Hybride colony	FBE	-0.03	0.12	-0.26 (0.11)
Hatching probability				
Number of days with snowfall during incubation period				
Male, Hybride colony	FBE	-0.11	0.12	-0.39 (0.13)
Female, Pylone colony	SB	-0.09	0.38	-0.41 (0.08)
Southern annular mode				
Male, Hybride colony	NB	-0.12	0.13	-0.71 (0.18)
Female, Pylone colony	NB	-0.12	0.15	-0.54 (0.15)
Female, Pylone colony	FBE	-0.10	0.12	-0.34 (0.10)
Male, Pylone colony	NB	-0.12	0.13	-0.54 (0.14)
Male, Pylone colony	FBE	-0.12	0.25	-0.48 (0.14)
Number of day above 0°C during incubation period				
Female, Damier colony	NB	0.08	0.27	0.44 (0.16)
Male, Damier colony	NB	0.10	0.24	0.45 (0.15)
Female, Pylone colony	SB	0.06	0.12	0.28 (0.07)
Male, Pylone colony	NB	0.10	0.19	0.36 (0.12)

Number of windy days during incubation period				
Male, Hybride colony	FBE	0.09	0.17	-0.36 (0.12)
Sea ice concentration during incubation period				
Female, Damier colony	NB	0.11	0.32	0.52 (0.20)
Male, Damier colony	NB	0.12	0.21	0.50 (0.20)
Number of breeding pairs of south polar skuas				
Female, Damier colony	NB	0.09	0.25	0.39 (0.19)
Fledging probability				
Number of breeding pairs of south polar skuas				
Damier colony	FBC	0.08	0.22	0.65 (0.32)
Number of day below -10°C during rearing period				
Hybride colony	FBE	0.07	0.13	0.40 (0.14)
Southern annular mode				
Hybride colony	NB	-0.25	0.17	-1.04 (0.30)
Number of days with snowfall during rearing period				
Pylone colony	SB	-0.14	0.11	-0.38(0.10)
Number of windy days during rearing period				
Damier colony	FBC	-0.18	0.14	-0.69 (0.25)

4- Discussion

This study is among the first to simultaneously consider and provide evidence for the influence of individual state, top-down and bottom-up regulation, local weather and colony site on multiple demographic traits in a marine meso-predator (Fig 4). We showed that interannual variation in probabilities of survival, breeding, hatching and fledging in snow petrels were partly determined by a combination of individual quality, predation pressure, local weather effects, sea ice concentration and large scale climatic patterns, with differences between neighboring colonies and between sexes. In terrestrial ecosystems, empirical studies suggested that populations of the same species exposed to similar climatic oscillations exhibit similar demographic variation and, consequently, similar demographic trends (Stenseth et al., 1999; Sæther et al., 2007). However, recent studies showed large intraspecific variations in population responses to similar environmental change (Rushing et al. 2016). Demographic responses of populations to environmental change may be affected by sex or colony

because individuals in different categories may respond differently (Morganti et al. 2019). Our study brings new evidence that such intraspecific variations in responses to

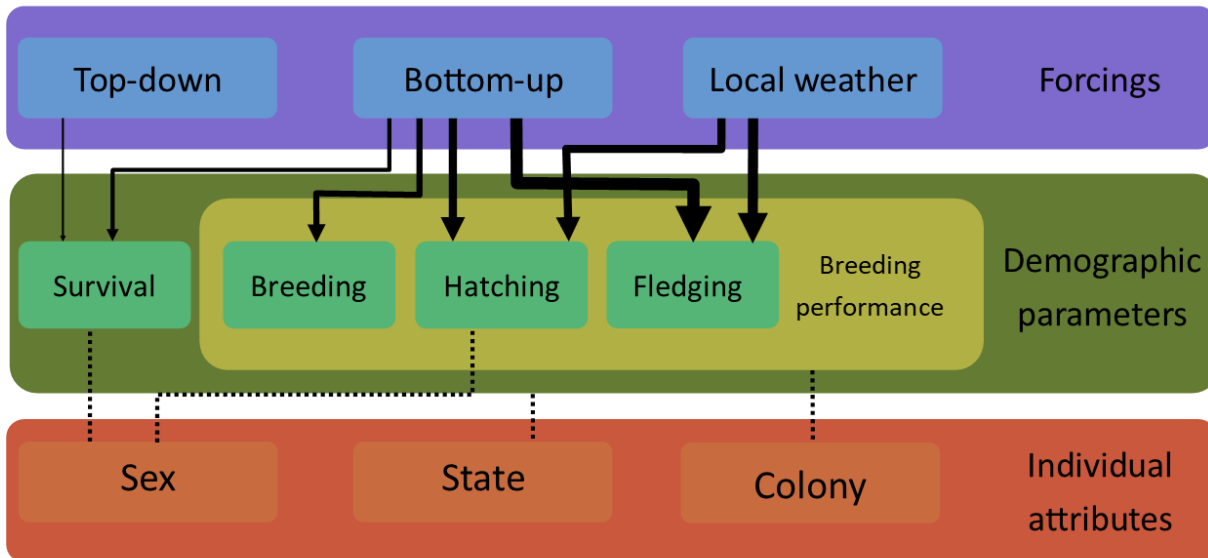


Figure. 4. Diagram summarizing the main relationships between environmental forcings, demographic parameters and individual attributes of snow petrels breeding at Ile des Pétrels, Terre Adélie, Antarctica, 1981-2018. Plain arrows show the effects of forcings on each demographic parameter, with the thickness of arrows being proportional to the sensitivity of the demographic parameter to each effect. Dotted lines show the effect of individual attributes on demographic parameters (Table B4, model 26). Only statistically significant relationships are shown.

environmental change also occur in marine ecosystems.

4-1. State effect

Consistent with our predictions and with the theory of life histories, our results showed variations in all demographic parameters according to the previous breeding state (McNamara and Houston 1996). Individuals previously successful in their reproductive attempt had higher survival and reproductive performances than other individuals. These results suggest that variations in demographic traits between different states partly reflect variations in individual quality, with individuals in the successful breeding state being higher quality individuals (Cam et al. 1998). Poor breeding performance is generally related to poor individual quality, defined as “an axis of among-individual heterogeneity that is positively correlated with individual fitness” (Wilson and Nussey 2010). This individual quality may induce differences in the ability of individuals to find and allocate resources or avoid predators and is supported

by observations of individuals having different performance levels that are consistent through life (McCleery et al. 2008). Positive correlations between life-history traits are frequently reported (Cam et al. 2002, Fay et al. 2016) and are interpreted as individuals varying in their abilities to acquire resources (Van Noordwijk and de Jong 1986).

State differences may also be partly determined by age. For example, the lower performances of previous non-breeders and failed breeders may reflect a higher proportion of young individuals in these states, which are generally less performant than older individuals (Forslund and Pärt 1995).

4-2. Sex effect

In birds, the cost of reproduction is often different between males and females. Provision of care, such as incubating eggs and raising young is energetically costly, so the theory of parental care predicts higher mortality for the care-giving sex, which is often the female (Liker and Székely 2005). In snow petrels, a previous study detected higher mortality in females than in males (Jenouvrier et al., 2005). Our study confirms this finding, but highlights the impact of sex only on the survival of previous breeders. Non-breeders did not show a difference in survival between sexes. We suggest that among breeders, females had a lower survival than males, but not among non-breeders, thereby pointing for higher costs of reproduction for females than for males. Studies in other sexually dimorphic species such as the wandering albatross (*Diomedea exulans*), indicate higher reproductive costs (Weimerskirch et al. 2000) and lower survival in females than in males (Pardo et al. 2013). Snow petrels are strongly sexually size dimorphic, females being smaller than males, and there is some evidence that reproduction may be more costly in females than in males during chick rearing (Barbraud and Chastel 1999). We thus suggest that females experienced higher costs of reproduction than males during chick rearing, resulting in a difference in survival.

We also detected an effect of sex on hatching probability; in average females had a higher probability of hatching their egg than males. This result may appear surprising since snow petrels are socially monogamous when breeding and mate and nest fidelity are high (Jouventin and Bried 2001). We strongly suspect that this difference may be due to a bias in the data collection (Appendix B5, Table B14).

4-3. Top-down effects

Our study brings a new contribution to the emerging view of a top-down control of seabird populations through an impact of predation on demographic rates (Horswill et al., 2016). Predation pressure from south polar skuas had a negative effect on the survival of male snow petrels that previously failed at the egg stage. The same trend was found for females but the confidence interval of the slope parameter included zero (95% CI: -0.43, 0.02). One of the reasons for this higher mortality among previous failed breeders at the egg stage in relation to the number of south polar skuas may be a higher risk of predation among inexperienced individuals with lower anti-predatory skills (Griesser and Suzuki 2016). Based on our results, we speculate that failed breeders at the egg stage are inexperienced or poor quality individuals and are more affected by predation. Skua predation mainly occurs at colonies during the breeding season (Weimerskirch et al., 2015). In snow petrels, individuals that lost their egg often wander and display in the colonies (Marchant and Higgins 1990) and may be more vulnerable to predation. Although non-breeding individuals may also be considered as poor quality or inexperienced individuals vulnerable to predation, these individuals are present only at the beginning of the breeding season and spend less time wandering and displaying in the colonies and are therefore less exposed to predation. At Terre Adélie, the snow petrel population is stable. However, given the increasing trend of pairs of nesting skuas (Pacoureaux et al. 2018) and the effect of predation on snow petrel survival, this may affect the snow petrel population in the future.

Contrary to our prediction, fledging success was positively linked to the number of skua breeding pairs. We suspect that this relationship reflects an indirect unknown environmental effect that positively affected the main preys of both species, i.e. Adélie penguins for south polar skuas (Pacoureaux et al. 2018) and Antarctic silverfish for snow petrels chicks (Delord et al. 2016).

4-3. Bottom-up effects

Climatic variability can have contrasting effects on marine predator populations including seabirds (Barbraud et al., 2012; Sydeman, Thompson, & Kitaysky, 2012). Although increases in sea surface temperature are generally negatively related to

reproductive performances and occasionally survival, the effects of sea ice variability are more contrasted (Post et al. 2013). It can be inferred from our results that increases in sea ice concentration generally had negative effects on demographic parameters of snow petrels breeding at Pointe Géologie. The relationships are however complex and vary between periods and parameters: SIC in winter affects survival probability, SIC during the preceding summer affects survival and breeding probability, SIC during prelaying period affects the breeding probability and SIC during incubation affects hatching probability. The underlying mechanisms of these processes are likely associated with abundance or accessibility to food resources. The distribution of phytoplankton biomass is determined by the availability of light and nutrients (Arrigo et al. 2008). Since sea ice concentration partially determines the amount of light entering the water column, in combination with other factors such as water column stratification, high SIC can provide a suboptimal habitat for krill and Antarctic silverfish (Meyer et al. 2017), the main prey of snow petrels. In addition to decreasing prey abundance, high SIC values can reduce prey accessibility by providing structures that offer protection from predators (Meyer et al. 2017). Thus, our results supports previous studies showing an impact of environmental conditions on survival and reproduction of marine predators through effects related to the availability (Barbraud et al. 2018) and abundance of prey (Bustnes et al. 2013).

In terrestrial animals, foraging habitat characteristics (area, quality, or heterogeneity) have been identified as drivers of demographic rates and population dynamics (Ram et al. 2017). Although the fundamental principles relating population dynamics with foraging habitat that have emerged from terrestrial ecological studies should apply in marine systems (Steele, 1991), few studies have investigated the links between foraging habitats and demography in marine species. This may be related to the difficulty of characterizing foraging habitats in marine species, which has only been possible during the last decade with the development of miniaturized bio-logging tools (Hussey et al. 2015). Here, we found that the proportion of foraging habitat in the wintering distribution area had a positive effect on survival. Indeed a large area of favorable foraging habitat is likely to facilitate foraging effort, decrease potential competition and thus positively affect the chances of survival. Since foraging habitat characteristics can be described for an increasing number of marine animals and

particularly seabirds, we encourage further studies to investigate the links between these and the demography of monitored populations.

Coherently with a previous study on snow petrels that showed a negative influence of Southern Annular Mode (SAM) on juvenile survival (Sauser et al. 2018), we detected a negative overall effect of SAM on hatching and fledging probability. We interpret this relationship in a similar way than we did previously with SIC. Indeed, in its positive phase, the SAM induces an Ekman drift northward thus increasing the extent of fast ice (Holland et al. 2017), which potentially decreases the access to resources. In addition, in years with a high positive SAM it has been shown that the net primary production is lower in some regions in Antarctica (La et al. 2019), suggesting a decline in abundance of resources for marine predators.

Bottom-up effects affected demographic parameters for all the previous states of breeding. First, bottom-up effects were detected on demographic traits of failed breeders and non-breeders. Assuming these individuals were lower quality individuals as explained above, this result is consistent with findings from previous studies showing a greater sensitivity of lower quality individuals to climate fluctuations (Lescroël et al. 2009). Moreover, in the closely related southern fulmar (*Fulmarus glacialis*), it has been established that the previous state of breeding had an influence on the demographic responses to environmental conditions (Jenouvrier et al., 2015). However, we also found that bottom-up effects negatively affected the survival and breeding probabilities of successful breeders. This may also suggest the existence of a reproductive cost for these individuals which may have a poorer body condition at the end of the breeding season due to their higher breeding effort.

4-4. Colony and local weather effects

Most population dynamic studies suggest that nearby populations exhibit relatively similar temporal variation in demographic parameters (Bjørnstad et al. 1999). Analyses of synchrony in changes in vital rates can help identify factors that regulate populations (Lahoz-Monfort et al., 2013). However, local factors such as predation, microclimate or small-scale habitat features can generate asynchrony between neighbouring populations or colonies (Tavecchia et al. 2008). In our study, we highlighted differences in several breeding parameters between very nearby seabird

colonies. Several processes may explain these differences. First, interactions between weather and orientation of the colonies: the Pylone colony faces West, the Hybride colony faces South-East and the Damier colony faces South. The dominant winds at Ile des Pétrels are oriented South-East. Hence, nests in the three colonies differ in their exposure to snowdrift and potential subsequent flooding during melting, but also in their exposure to wind and thus energetic costs for individuals staying in the nests. More specifically we suspect that Hybride and Damier colonies are more exposed to wind due to their topography and orientation. Second, nest characteristics may also vary between colonies which may determine nest microclimate and breeding output as shown in the Wilson's storm petrel *Oceanites oceanicus* (Michielsen et al. 2019). These two factors may explain differences in hatching and fledging probability. Third, availability of nest sites within colonies may differ and explain differences in breeding probability through competition for nest sites for example. Regardless of the underlying causes for these differences between colonies, our results caution using data from a single population or colony for making inferences and generalization on the effects of environmental factors on demographic processes.

Apart from colony effects, hatching and fledging probability showed a high sensitivity to local weather. We observed a negative effect of the snowfall, a positive effect of the temperature and a contrasting effect of the wind (positive during incubation and negative during breeding). The link between these covariates and demographic parameters is partially described in the literature. For example, snowfall can cause flooding in nests affecting both eggs and chicks (Chastel et al. 1993, Michielsen et al. 2019). Temperature is known to play a vital role during egg incubation (Deeming and Reynolds 2015), but may also prevent the melting of snowdrifts above nests and thus flooding of nests and hypothermia of wet chicks when temperatures drop at night.

Interestingly these effects of local weather variables differed between colonies. For example, we found a positive effect of the number of days above 0°C during the incubation period on the hatching probability for two colonies but no effect for the third one. This further supports our above hypotheses about the interactions between

colony characteristics and weather as determinants of differences in colony-level breeding performance.

4-5. Conclusion

Our study suggests that bottom-up, top-down and local weather effects are important factors explaining variations in vital rates in interaction with the effects of sex and breeding state. Direct weather effects were detected on breeding parameters, which were the most sensitive to variation in environmental covariates. Bottom-up effects were detected on breeding and survival parameters, and top-down effects were detected on survival, which was the least sensitive parameter to variation in environmental covariates. Together our results suggest that similar processes drive the vital rates and population dynamics in marine and terrestrial vertebrates.

Our study clearly shows that reproductive parameters may vary at small spatial scales at the intra-specific level, here at the colony scale. Very few studies have taken into account such spatial heterogeneity when investigating the relationships between vital rates and the environment, and generally make inferences from a single study site or colony. Making general inferences about such relationships requires further studies investigating bottom-up, top-down and local weather effects on multiple traits and sites across a broader range of species in marine ecosystems. Considering the effect of different environmental forcings on several demographic parameters and across different colonies would make it possible to better understand how ecosystems are structured and how populations are responding to global change.

Acknowledgements

We thank the field workers involved in long-term demographic studies since 1981 and Dominique Joubert for invaluable help with data management. The long-term demographic study at Dumont d'Urville station was supported by the French Polar Institute IPEV (programme No 109, resp. H. Weimerskirch). The Ethics Committee of IPEV and Comité de l'Environnement Polaire approved the field procedures. The study is a contribution to the Projet SENSEI (Sentinels of the sea ice) funded by Fondation BNP Paribas.

Literature cited

Ainley, D. G. et al. 1984. The Marine Ecology of Birds in the Ross Sea, Antarctica. - Ornithological Monographs: iii–97.

Anthony, R. G. et al. 2006. Status and Trends in Demography of Northern Spotted Owls, 1985–2003. - Wildlife Monographs 163: 1–48.

Arrigo, K. R. et al. 2008. Primary production in the Southern Ocean, 1997–2006. - Journal of Geophysical Research: Oceans 113: C08.

Barbraud, C. and Jouventin, P. 1998. What Causes Body Size Variation in the Snow Petrel *Pagodroma nivea*? - Journal of Avian Biology 29: 161.

Barbraud, C. and Chastel, O. 1999. Early body condition and hatching success in the snow petrel *Pagodroma nivea*. - Polar Biology 21: 1–4.

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

Barbraud, C. et al. 2011. Contrasted demographic responses facing future climate change in Southern Ocean seabirds: Seabird demography and climate change. - Journal of Animal Ecology 80: 89–100.

Barbraud, C. et al. 2012. Effects of climate change and fisheries bycatch on Southern Ocean seabirds: a review. - Marine Ecology Progress Series 454: 285–307.

Barbraud, C. et al. 2018. Density dependence, prey accessibility and prey depletion by fisheries drive Peruvian seabird population dynamics. - Ecography 41: 1092–1102.

Barbraud, C. et al. 2019. Sexual segregation in a highly pagophilic and sexually dimorphic marine predator. - bioRxiv 472431, ver.4 peer-reviewed and recommended by PCI Ecology.

Chapitre 3: Demographic sensitivity to environmental forcings: a multi-trait, multi-colony approach

Bjørnstad, O. N. et al. 1999. Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony. - *Trends in Ecology & Evolution* 14: 427–432.

Bluhm, B. A. et al. 2016. Sea ice as a habitat for macrograzers. - In: *Sea Ice*. 3rd ed.n. Wiley-Blackwell, pp. 394–414.

Brownie, C. et al. 1993. Capture-recapture studies for multiple strata including non-Markovian transitions. - *Biometrics*: 1173–1187.

Bustnes, J. et al. 2013. Changes in the Norwegian breeding population of European shag correlate with forage fish and climate. - *Marine Ecology Progress Series* 489: 235–244.

Cam, E. et al. 1998. Are Adult Nonbreeders Prudent Parents? The Kittiwake Model. - *Ecology* 79: 2917.

Cam, E. et al. 2002. Influence of behavioural tactics on recruitment and reproductive trajectory in the kittiwake. - *Journal of Applied Statistics* 29: 163–185.

Ceballos, G. et al. 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. - *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114: E6089–E6096.

Chambers, L. E. et al. 2011. Observed and predicted effects of climate on Australian seabirds. - *Emu - Austral Ornithology* 111: 235–251.

Chastel, O. et al. 1993. High annual variability in reproductive success and survival of an Antarctic seabird, the snow petrel *Pagodroma nivea*. - *Oecologia* 94: 278–285.

Collar, S. et al. 2017. Top-Down and Bottom-Up Interactions Influence Fledging Success at North America's Largest Colony of Caspian Terns (*Hydroprogne caspia*). - *Estuaries and Coasts* 40: 1808–1818.

Deeming, D. C. and Reynolds, S. J. 2015. *Nests, Eggs, and Incubation: New Ideas about Avian Reproduction*. - Oxford University Press.

Delord, K. et al. 2016. Species-specific foraging strategies and segregation mechanisms of sympatric Antarctic fulmarine petrels throughout the annual cycle. - *Ibis* 158: 569–586.

- Fay, R. et al. 2016. Variation in the age of first reproduction: different strategies or individual quality? - *Ecology* 97: 1842–1851.
- Fay, R. et al. 2018. From early life to senescence: individual heterogeneity in a long-lived seabird. - *Ecological Monographs* 88: 60–73.
- Forslund, P. and Pärt, T. 1995. Age and reproduction in birds — hypotheses and tests. - *Trends in Ecology & Evolution* 10: 374–378.
- Frederiksen, M. et al. 2004. Scale-dependent climate signals drive breeding phenology of three seabird species. - *Global Change Biology* 10: 1214–1221.
- Griesser, M. and Suzuki, T. N. 2016. Kinship modulates the attention of naïve individuals to the mobbing behaviour of role models. - *Animal Behaviour* 112: 83–91.
- Holland, M. M. et al. 2017. Sensitivity of Antarctic sea ice to the Southern Annular Mode in coupled climate models. - *Climate Dynamics* 49: 1813–1831.
- Horswill, C. et al. 2016. Unravelling the relative roles of top-down and bottom-up forces driving population change in an oceanic predator. - *Ecology* 97: 1919–1928.
- Hunt, G. L. and McKinnell, S. 2006. Interplay between top-down, bottom-up, and wasp-waist control in marine ecosystems. - *Progress in Oceanography* 68: 115–124.
- Hunter, M. D. and Price, P. W. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. - *Ecology* 73: 724–732.
- Hussey, N. E. et al. 2015. Aquatic animal telemetry: A panoramic window into the underwater world. - *Science* 348: 1255642–1255642.
- Jenouvrier, S. et al. 2005a. Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabird species. - *Ecology* 86: 2889–2903.
- Jenouvrier, S. et al. 2005b. Modelling population dynamics of seabirds: importance of the effects of climate fluctuations on breeding proportions. - *Oikos* 108: 511–522.
- Jenouvrier, S. et al. 2015. Extreme climate events and individual heterogeneity shape life-history traits and population dynamics. - *Ecological Monographs* 85: 605–624.

Chapitre 3: Demographic sensitivity to environmental forcings: a multi-trait, multi-colony approach

Jouventin, P. and Bried, J. 2001. The effect of mate choice on speciation in snow petrels. - *Animal Behaviour* 62: 123–132.

La, H. S. et al. 2019. Zooplankton and micronekton respond to climate fluctuations in the Amundsen Sea polynya, Antarctica. - *Scientific Reports* 9.

Lahoz-Monfort, J. J. et al. 2013. Breeding together: modeling synchrony in productivity in a seabird community. - *Ecology* 94: 3–10.

Lebreton, J. D. and Pradel, R. 2002. Multistate recapture models: Modelling incomplete individual histories. - *Journal of Applied Statistics* 29: 353–369.

Leroux, S. J. and Loreau, M. 2015. Theoretical perspectives on bottom-up and top-down interactions across ecosystems. - In: *Trophic Ecology: Bottom-Up and Top-Down Interactions across Aquatic and Terrestrial Systems*. Ecological Reviews. Cambridge University Press, pp. 3–28.

Lescroël, A. et al. 2009. Effects of individual quality, reproductive success and environmental variability on survival of a long-lived seabird. - *Journal of Animal Ecology* 78: 798–806.

Liker, A. and Székely, T. 2005. Mortality costs of sexual selection and parental care in natural populations of birds. - *Evolution* 59: 890–897.

Marchant, S. and Higgins, P. J. 1990. *Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic birds*. Vol. 1: Ratites to Ducks, Part A-Ratites to Petrels, Part B-Australian Pelican to Ducks. - Oxford University Press.

McCleery, R. H. et al. 2008. Age-specific reproduction in a long-lived species: the combined effects of senescence and individual quality. - *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275: 963–970.

McNamara, J. M. and Houston, A. I. 1996. State-dependent life histories. - *Nature* 380: 215–221.

Meyer, B. et al. 2017. The winter pack-ice zone provides a sheltered but food-poor habitat for larval Antarctic krill. - *Nature Ecology & Evolution* 1: 1853–1861.

Michielsen, R. J. et al. 2019. Nest characteristics determine nest microclimate and affect breeding output in an Antarctic seabird, the Wilson's storm-petrel. - PLOS ONE 14: e0217708.

Morganti, M. et al. 2019. Different trends of neighboring populations of Lesser Kestrel: Effects of climate and other environmental conditions. - Population Ecology 61: 300–314.

Pacoureaux, N. et al. 2018. Population response of an apex Antarctic consumer to its prey and climate fluctuations. - Oecologia 189: 279–291.

Pacoureaux, N. et al. 2019. Demographic and population responses of an apex predator to climate and its prey: a long-term study of South Polar Skuas. - Ecological Monographs 89: e01388.

Pardo, D. et al. 2013. Evidence for an age-dependent influence of environmental variations on a long-lived seabird's life-history traits. - Ecology 94: 208–220.

Perkins, A. et al. 2018. Combined bottom-up and top-down pressures drive catastrophic population declines of Arctic skuas in Scotland. - Journal of Animal Ecology 87: 1573–1586.

Persson, O. and Vihma, T. 2016. The atmosphere over sea ice. - In: Sea Ice. 3rd ed. Wiley-Blackwell, pp. 160–196.

Post, E. et al. 2013. Ecological Consequences of Sea-Ice Decline. - Science 341: 519–524.

Ram, D. et al. 2017. What drives current population trends in forest birds – forest quantity, quality or climate? A large-scale analysis from northern Europe. - Forest Ecology and Management 385: 177–188.

Ridoux, V. and Offredo, C. 1989. The diets of five summer breeding seabirds in Adélie Land, Antarctica. - Polar Biology 9: 137–145.

Rodriguez, C. and Bustamante, J. 2003. The effect of weather on lesser kestrel breeding success: can climate change explain historical population declines? - Journal of Animal Ecology 72: 793–810.

Chapitre 3: Demographic sensitivity to environmental forcings: a multi-trait, multi-colony approach

Rushing, C. S. et al. 2016. Quantifying drivers of population dynamics for a migratory bird throughout the annual cycle. - *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283: 20152846.

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

Sæther, B.-E. et al. 2007. The extended Moran effect and large-scale synchronous fluctuations in the size of great tit and blue tit populations. - *Journal of Animal Ecology* 76: 315–325.

Sauser, C. et al. 2018. Increased sea ice concentration worsens fledging condition and juvenile survival in a pagophilic seabird, the snow petrel. - *Biology Letters* 14: 20180140.

Stammerjohn, S. E. et al. 2008. Sea ice in the western Antarctic Peninsula region: Spatio-temporal variability from ecological and climate change perspectives. - *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 55: 2041–2058.

Steele, J. H. 1991. Can ecological theory cross the land-sea boundary? - *Journal of Theoretical Biology* 153: 425–436.

Stenseth, N. 2002. Ecological Effects of Climate Fluctuations. - *Science* 297: 1292–1296.

Stenseth, N. C. et al. 1999. Common Dynamic Structure of Canada Lynx Populations Within Three Climatic Regions. - *Science* 285: 1071–1073.

Sydeman, W. et al. 2012. Seabirds and climate change: roadmap for the future. - *Marine Ecology Progress Series* 454: 107–117.

Sydeman, W. J. et al. 2015. Climate change and marine vertebrates. - *Science* 350: 772–777.

Tavecchia, G. et al. 2008. Living close, doing differently: small-scale asynchrony in demography of two species of seabirds. - *Ecology* 89: 77–85.

Vacchi, M. et al. 2012. Sea-Ice Interactions with Polar Fish: Focus on the Antarctic Silverfish Life History. - In: di Prisco, G. and Verde, C. (eds), *Adaptation and Evolution in Marine Environments, Volume 1*. Springer, pp. 51–73.

Van Noordwijk, A. J. and de Jong, G. 1986. Acquisition and Allocation of Resources: Their Influence on Variation in Life History Tactics. - *The American Naturalist* 128: 137–142.

Weimerskirch, H. et al. 2000. Sex Differences in Parental Investment and Chick Growth in Wandering Albatrosses: Fitness Consequences. - *Ecology* 81: 309–318.

Weimerskirch, H. et al. 2015. Population-specific wintering distributions of adult south polar skuas over three oceans. - *Marine Ecology Progress Series* 538: 229–237.

Wilson, A. J. and Nussey, D. H. 2010. What is individual quality? An evolutionary perspective. - *Trends in Ecology & Evolution* 25: 207–214.

Chapitre 4: Sea ice impact on phenotypic traits and juvenile survival



Sauser C., Delord K. and Barbraud C. Sea ice affects breeding phenology of a polar seabird with fitness consequences. In revision in **The Condor**. Comments made by reviewers are available in appendix E.

Sauser C., Delord K. and Barbraud C. 2018. Increased sea ice concentration worsens fledging condition and juvenile survival in a pagophilic seabird, the snow petrel. **Biology letter**, 14:20180140.

Partie 1: Sea ice affects breeding phenology of a polar seabird with fitness consequences.

Abstract

Breeding at the right time is essential for animals living in seasonal environments to ensure that energy requirements for reproduction, especially the nutritional needs for rearing offspring, coincide with peak food availability. Climate change is likely to cause modifications in the timing of maximum food availability, and organisms living in polar environments where the breeding period is heavily contracted may be particularly affected. Here we used a 25-year dataset to study the phenological response of a pagophilic species, the snow petrel, to climate change and its demographic impact. First, we investigated the relationships between climate variables and hatching dates measured in three different neighboring colonies. In a second step, we examined the impact of the hatching date on the fledging probability. Hatching date was mainly determined by the laying date but also by the duration of the incubation period. Our results show that the sea ice concentration during the incubation period influenced the average hatching date, but not the average date of first hatching. The average hatching date had a negative influence on the fledging probability. During the study period, the average hatching date was delayed in the three colonies while sea ice concentration increased. The fledging probability did not show a temporal trend. We suggest that snow petrels adjust the initiation of breeding in response to changes in sea ice concentration. However, this plasticity may be limited, potentially making the snow petrel vulnerable to a mismatch between resource availability and nutritional needs.

1- Introduction

In the current context of unprecedented climate change and biodiversity crisis (Ceballos et al. 2017) it is important to understand how species adapt to environmental changes. Today we know that Earth is warming up and this climate change is already having significant ecological consequences for terrestrial and marine ecosystems (Walther et al. 2002). In particular, changes in the synchronization of cyclic biological events have been observed. For example, phenological events of spring and summer generally occur earlier in the year (Root et al. 2003, Thackeray et al. 2010, 2016, Brown et al. 2016, Cohen et al. 2018). Seasonal synchronization processes are critical for species because they may have an impact on breeding performance, juvenile survival or migration (Verhulst and Nilsson 2008). Thus, for individuals of many species, the synchronization of their phenological cycle with their environment is crucial for maximizing their fitness (Martin 1987).

Organisms living in seasonal habitats are exposed to regular changes in the quality and abundance of food resources. Many also have a limited breeding season, which corresponds to peak food availability. Several mechanisms enable organisms to respond to these seasonal alterations in the abundance of food resources, for example by changing their phenology or qualitatively changing their diet (Visser and Both 2005). Polar environments are characterized by a very short summer season suitable for breeding, with maximum food availability and less stringent weather conditions (Arrigo et al. 2008). As a result, many polar organisms have developed specific adaptations favouring a short breeding cycle (Smetacek and Nicol 2005). However, polar ecosystems are particularly sensitive to climate change and small differences in temperature can have significant effects on physical processes affecting the availability of food resources such as the extent and thickness of sea ice (Fossheim et al. 2015, Frainer et al. 2017). Thus, polar organisms such as seabirds which are heavily timely constrained in their phenology may be particularly sensitive to changes in the timing of peak food availability, which may have demographic and population consequences (Croxall 2002, Chambers et al. 2013, Descamps et al. 2017). However, contrary to terrestrial organisms, relatively few studies have investigated the impact of climate on breeding phenology and the consequences on fitness parameters of marine polar

species. In particular, there is a clear lack of knowledge in the southern hemisphere concerning the phenological responses of polar seabirds to sea ice and climate changes (Barbraud and Weimerskirch 2006, Chambers et al. 2013).

Here we investigated the change in breeding phenology of a sea ice-obligated seabird, the snow petrel (*Pagodroma nivea*), over a 25-year period. From data collected in three nearby colonies, we studied the impact of several environmental covariates on the variation of the hatching date and the consequences on fledging probability (i.e. the probability for a breeding individual to fledge a chick). Snow petrels breed during the austral summer and feed exclusively in pack ice areas (Ainley et al. 1984). Sea ice is suspected to affect the phenology of several polar seabirds (Barbraud and Weimerskirch 2006, Moe et al. 2009, Chambers et al. 2013, Ramírez et al. 2017, Descamps et al. 2019). Therefore, we expected to find a relationship between breeding phenology and sea ice characteristics. Since previous studies suggested that observed phenological adjustments amongst seabirds have been small (Chambers et al. 2013) and given that shifts in breeding phenology may result in a mismatch between peak food availability and the breeding season (Arrigo et al. 2008), we predict that changes in breeding phenology in snow petrels will have demographic consequences. More specifically, we predict that a delay in breeding phenology would have negative effects on fledging probability, a pattern described in other bird species (Morrison et al. 2019).

2- Materials and methods

2-1. Study species

Snow petrels are small Procellariiformes (200-500 g, 80-90 cm wingspan) breeding on rockscape of the coastline and within the Antarctic continent and some sub-Antarctic islands (Brooke 2004). Adults arrive in late October – early November at their breeding site and lay a single egg in December that hatches in January. The chick fledges in March at a body size similar to that of an adult. Snow petrels forage over Antarctic waters partly covered by sea ice, preying on sea ice-associated species, mainly small fish (Antarctic silverfish *Pleuragramma antarcticum*) and crustaceans (Antarctic krill *Euphausia superba*, ice krill *E. crystallorophias* and amphipods such as

Themisto gaudichaudii), whose proportions vary according to locality (Ainley et al. 1984, Ridoux and Offredo 1989, Rau et al. 1992).

Snow petrels were studied at Ile des Pétrels (66°40'S, 140°01'E), Pointe Géologie archipelago, Terre Adélie, Antarctica. On average 550 pairs of snow petrels breed on Ile des Pétrels and 800-1000 pairs breed in the entire archipelago (Micol and Jouventin 2001; CEBC-CNRS unpublished data). Nearly 300 breeding pairs were monitored annually since the breeding season 1992/1993 in three colonies (Damier: ≈72 pairs; Hydride: ≈77 pairs; Pylone: ≈140 pairs) in which nest sites were individually marked. In each colony, hatching date was recorded yearly for each nest. The egg-laying date was collected only for the Pylone colony since the breeding season 2009/2010. Adults and chicks were leg-banded with a stainless steel band. Adults were sexed by vocalization and relative size (Barbraud et al. 2000). A capture-mark-recapture program is ongoing annually during the breeding season with several nest visits following the laying period. The rings of birds occupying a nest site are checked just after egg laying. Hatching dates are recorded by daily inspections of nest contents, and a final nest visit in mid-February is made to ring the chicks just before fledging. More details about the study species and the monitoring methodology are provided in Chastel et al. (1993) and Barbraud and Weimerskirch (2001).

2-2. Environmental covariates

Selection of environmental covariates was based on previous knowledge on seabirds and snow petrel ecology. First, we used a large-scale climatic index, the southern annular mode (SAM). SAM is the dominant mode of atmospheric variability in the Southern Hemisphere and is characterized by the displacements of atmospheric masses between polar and mid-latitudes (Marshall 2003). SAM is related to temperature changes in the Antarctic, sea-surface temperature of the Southern Ocean and the distribution of sea ice around Antarctica. A positive phase of SAM is associated with an amplification of westerly winds at the surface around 60°S. This induces an Ekman drift that increases the extent of Antarctic sea ice, increases upwelling activity near Antarctica and therefore primary productivity in Antarctic marine ecosystems (Thompson et al. 2011). SAM data was selected of the British Antarctic Survey online database (<http://www.nerc-bas.ac.uk/icd/gjma/sam.html>).

Second, we used a local oceanographic covariate on different temporal and spatial scales: the sea ice concentration (SIC). Sea ice is the main foraging habitat of snow petrels both during the breeding and non-breeding periods (Ainley et al. 1984, Delord et al. 2016, Barbraud et al. 2019). Sea ice contributes to annual primary productivity in the seasonal ice zone and plays an important role in the life cycle of krill and Antarctic silverfish (Vacchi et al. 2012), two essential food resources for snow petrels. A low SIC can decrease the abundance of food resources by reducing the snow petrel foraging habitat. However, a high SIC can constitute a less favourable foraging habitat (Barbraud et al. 2019) and can decrease the accessibility of food resources. Accordingly, several demographic parameters, phenotypic traits and foraging behaviours of snow petrels are related to SIC (Jenouvrier et al. 2005, Sauser et al. 2018, Barbraud et al. 2019).

Sea ice can affect the breeding phenology of petrels through different mechanisms and at different periods of the year: during the wintering and prelaying periods SIC may indirectly affect the body condition of adult snow petrels (through food resources), which in turn can potentially affect the timing of laying and hatching via carry-over effects. During incubation, SIC may affect the abundance or accessibility of food resources that may in turn influence the incubation duration and the hatching date. SIC was extracted during the prelaying and incubation periods (in two distinct periods) for the sector 66°S-67°S / 138°E-142°E, corresponding to the Dumont d'Urville Sea where snow petrels forage during the breeding season (Delord et al. 2016, Barbraud et al. 2019). During the winter period (from April to October) SIC was extracted from the sectors 66°S-67°S / 119°E-149°E and 66°S-67°S / 49°E-68°E, where snow petrels are known to distribute during the non-breeding period (Delord et al. 2016).

Third, to characterize the effect of local weather on hatching date we used meteorological data recorded at the study site (Ile des Pétrels). Low temperatures and strong winds during incubation may increase the energy demands of parents incubating the egg. This can enhance the frequency of egg neglect (i.e. interruption of a day or more of incubation) if parents must leave the nest unattended for feeding at sea, and thus increase the length of the incubation period (Boersma 1982). In addition,

Partie 1: Sea ice affects breeding phenology of a polar seabird with fitness consequences.

suboptimal nest temperatures during incubation may have a negative impact on embryonic development in birds (Ardia et al. 2009). Therefore, over the period 1993 to 2018, we used the number of days of wind above 100 km.h⁻¹, the number of days above 0°C, and the number of days below -10°C as covariates. Snowfalls during the breeding season may be a major cause of death of eggs and chicks in polar seabirds, with negative impacts on the body condition of chicks or incubating parents (Martin and Wiebe 2004, Kuepper et al. 2018). We, therefore, used the number of days with snowfall during the breeding period (November to March) over the period 1993 to 2018 as a covariate. Meteorological data were obtained from the Dumont d'Urville station weather station of Météo France public administrative institution.

2-3. Modelling phenological response to environmental changes

The phenological dataset included hatching date measured during 25 years (1993 to 2018) at the three study colonies, while egg-laying date was only available for 8 years (2010 to 2018) at a single colony. Given that there are differences in breeding success between colonies (Sausser et al. unpublished data), we therefore chose to use the hatching date to measure the phenological response because the time series were longer and allowed us to take into account the colony effect. To verify that the hatching date reflected the egg-laying date while accounting for the incubation duration, we modelled the relative effects of the egg-laying date and incubation duration on the hatching date at the colony where egg-laying date was recorded. We used a generalized linear mixed model where we estimated the relative variance explained by each factor and we added year as a random effect to take into account interannual variability. Then, we modelled the effect of environmental variables on the hatching date using a two-step approach.

First, using generalized additive models (GAM) we tested for temporal trends in hatching date and covariates (Zuur 2009). We used two metrics for hatching date: the mean hatching date, which characterizes the average hatching date for each colony; and the first hatching date, which characterizes the average of the first hatching date for all colonies. To account for temporal autocorrelation we built an optimal error structure (ARMA) in the GAM models (Zuur 2009). We assessed the best optimal structure by comparing models with ARMA structure to a model without ARMA

structure. The comparison was based on the Akaike Information Criteria (AIC) of the concurrent models. To test for differences between colonies, colony was modelled as a fixed factor in the GAM model. To detect correlations between covariates we used variance inflation factors (Zuur 2009).

Second, model averaging was performed to estimate the effect of covariates on the hatching date. We created a model explaining the variation in hatching date according to 10 covariates by constructing a general least square (GLS) model to apply the ARMA structure with the maximum likelihood method of estimation (Fox and Weisberg 2019). Full models were then used as bases in the MuMIn R package (Barton 2009) to obtain every possible combination of explanatory variables (without interaction) and order them by corrected Akaike Information Criterion (AICc). Package MuMIn was then used to perform model averaging by calculating the Akaike weight of each model within $2\Delta AIC$ of the best model.

2-4. Demographic modelling

We used observations of individuals banded as adults ($n = 1428$) in the three colonies monitored during the period 1981-2018 to build encounter histories. The sex and colony of each marked individual were known. Our aim was to estimate the impact of hatching date on the fledging probability. We thus used the same capture-mark-recapture model as in Sauser et al. (unpublished data). This multi-state capture-mark-recapture (MSCMR) model (Brownie et al. 1993, Lebreton and Pradel 2002) allows estimating several demographic parameters simultaneously and the effects of colony, sex, previous breeding status and covariates while taking into account imperfect detectability of marked individuals. The estimated demographic parameters are: the survival probability (Φ) as the probability that an individual survives from year t to $t+1$, the breeding probability (β) as the probability that an individual breeds (i.e. lay an egg) in year $t+1$ given that it survived, the hatching probability (δ) as the probability that an individual hatches its egg in year $t+1$ given that it bred and survived, the fledging probability (γ) as the probability that an individual fledges a chick in year $t+1$ given that it hatched its egg, bred and survived, and the recapture probability (p). The MSCMR model is constructed with five states consisting of one non-breeder state (NB), three breeder states [failed breeder at the egg stage (FBE), failed breeder at the

Partie 1: Sea ice affects breeding phenology of a polar seabird with fitness consequences.

chick stage (FBC), successful breeder (SB)], and the dead state (†). Capture histories were coded considering five events corresponding to field observations: 0 = not observed, 1 = seen as NB, 2 = seen as FBE, 3 = seen as FBC, 4 = seen as SB. The dead state was not observable. In this model, all parameters were time, state, sex and colony dependent. We performed a model selection to obtain a reference model which was used to test for the effects of covariates on fledging probability. Details of the parameterization of the general model and model selection can be found in Appendix D1.

Hatching dates were available for the period 1993-2018 and therefore were applied to the corresponding time period in the MSCMR model. The relationship between hatching date and fledging probability was fitted using a logit link function: $\text{logit}(\theta) = B_0 + B_1 * X_n$ where θ is the fledging probability, B_0 is an intercept parameter, B_1 is a slope parameter and X_n is the value of the covariate at year n . We performed an analysis of deviance (ANODEV, Grosbois et al., 2008) to assess the fit of a covariate model relative to that of the constant and the time-dependent models and to test the significance of each relationship. This ANODEV was calculated as:

$$ANODEV = \frac{\frac{\text{Deviance (Mcst)} - \text{Deviance (Mcov)}}{J - 1}}{\frac{\text{Deviance (Mcov)} - \text{Deviance (Mt)}}{n - J}}$$

where J is the number of parameters involved to explain the relationship between the demographic parameter θ and the covariate, n is the number of parameters estimated by the time-dependent model for the vital rate θ , $Mcov$ is the covariate model, Mt is the time-dependent model and $Mcst$ is the constant model.

The proportion of deviance explained by covariates (R^2 , Skalski, 1996) was estimated as:

$$r^2 = \frac{\text{Deviance (Mcst)} - \text{Deviance (Mcov)}}{\text{Deviance (Mcst)} - \text{Deviance (Mt)}}$$

3- Results

3-1. Relative effects of egg-laying date and incubation duration on hatching date

We found a strong influence of egg-laying date and length of the incubation period on hatching date (egg-laying date: F-statistic = 154.76, $P < 0.001$; incubation period: $F = 15.26$, $P < 0.001$). Egg-laying date and length of the incubation period explained 88% and 9% of the variance in hatching date, respectively. Therefore, hatching date was a very good indicator of egg-laying date.

3-2. Temporal trends in hatching date and covariates

There were positive temporal trends in the mean hatching date of the three colonies (Table 1, Figure 1) but these trends did not differ between colonies. The mean hatching date was delayed by ≈ 3 days in 25 years. No temporal trend was detected for the first hatching date during the study period (Table 1, Figure 1).

Table 1. Results of the GAM models testing for temporal trends in hatching date for snow petrels breeding in three colonies (Damier, Hybride, Pylone) at Ile des Pétrels, Terre Adélie, Antarctica during the period 1993-2018. ARMA correspond to the selected ARMA structure.

	Smoother edf	F-test	P-value	ARMA
Mean hatching date	3.625	50.01	<0.001	1,1
Mean hatching date - Damier	1	34.40	<0.001	1,1
Mean hatching date - Hybride	2.82	29.33	<0.001	
Mean hatching date - Pylone	1	27.25	<0.001	
First hatching date	1	1.24	0.276	0,0

Partie 1: Sea ice affects breeding phenology of a polar seabird with fitness consequences.

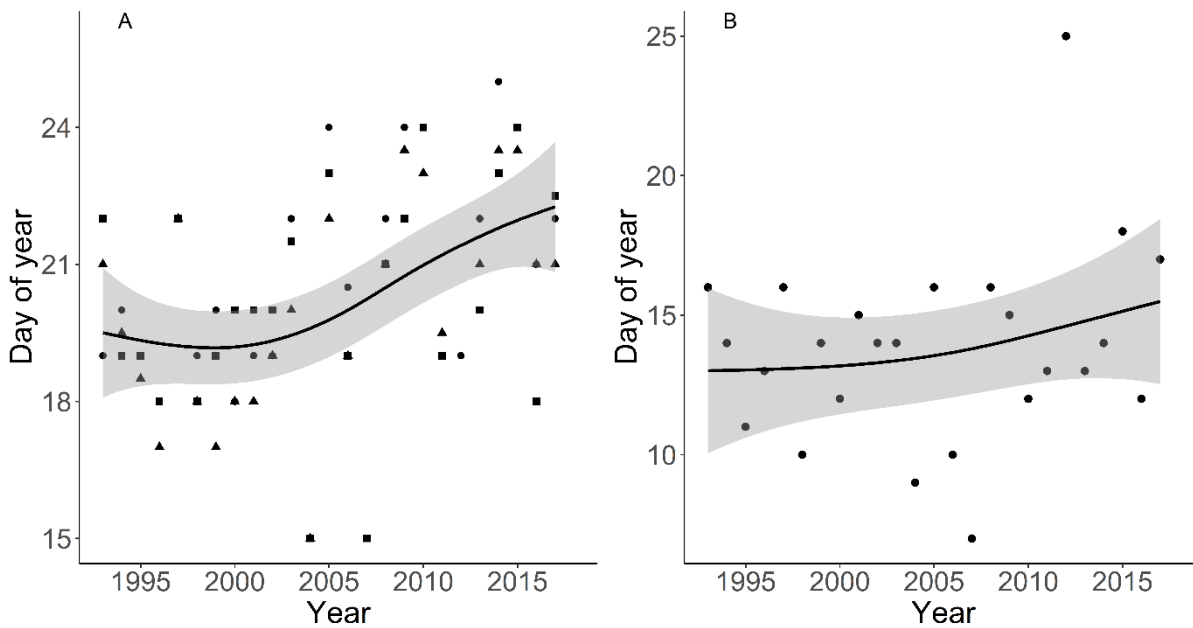


Figure 1. Time series of mean hatching date A and mean first hatching date B in annual Julian day for snow petrels breeding at Ile des Pétrels, Terre Adélie, Antarctica, 1993-2018. Plain line corresponds to the estimated smoother from the GAM models with the standard error. For mean hatching date A dots, triangles and squares correspond to raw data of Damier, Hybride and Pylone colonies, respectively. For first hatching date B dots correspond to raw data of average first hatching date in the three colonies.

Concerning covariates, there were positive temporal trends for the percentage of snow days during the prelaying period, the percentage of windy days during incubation and the SIC during incubation. We detected a negative temporal trend for the number of days above 0°C during incubation, the number of days above 0°C during prelaying, the number of windy days during prelaying and SIC during winter (Table 2, Figure D1).

Table 2. Results of GAM models testing for temporal trends in covariates during the period 1993-2018. ARMA correspond to the selected ARMA structure.

Variable	Smoother edf	F-test	P-value	ARMA
Southern Annular Mode	1	1.68	0.207	0,0
Number of days with snowfall during incubation period	1	0.74	0.400	0,0
Number of days with snowfall during prelaying period	1	134.50	<0.001	2,2
Number of days under 0°C during incubation period	1	139.10	<0.001	2,1
Number of days under 0°C during prelaying period	2.584	49.45	<0.001	0,2
Number of windy days during incubation period	3.813	38.43	<0.001	2,1
Number of windy days during prelaying period	4.916	38.70	<0.001	2,1
Sea ice concentration during incubation	1	6.65	0.017	0,0
Sea ice concentration during prelaying	1	1.70	0.205	0,0
Sea ice concentration during winter	1	64.28	<0.001	2,1

3-3. Effect of environmental covariates on hatching date

Covariates used to test the effect of environmental variation on hatching date were not correlated (variance inflation factors < 3). The model averaging procedure detected the influence of SIC and the number of windy days during the incubation period on mean hatching date (Table 3, Figure 2). Mean hatching date was delayed during years of high SIC and high number of windy days during the incubation period. No influence of covariates was detected on the first hatching date (Table 3).

Partie 1: Sea ice affects breeding phenology of a polar seabird with fitness consequences.

Table 3. Results of the model averaging procedure testing for the effects of covariates on mean hatching date and first hatching date for snow petrels breeding at Ile des Pétrels, Terre Adélie, Antarctica, 1993-2018.

Covariate	Estimate	Std error	z-value	P-value
Mean hatching date				
Southern Annular Mode	0.28	0.46	0.61	0.545
Number of windy days during incubation period	0.13	0.03	3.79	<0.001
Sea ice concentration during incubation period	0.10	0.02	5.41	<0.001
First hatching date				
Number of windy days during incubation period	0.05	0.09	0.57	0.570
Southern annular mode	0.29	0.89	0.31	0.755

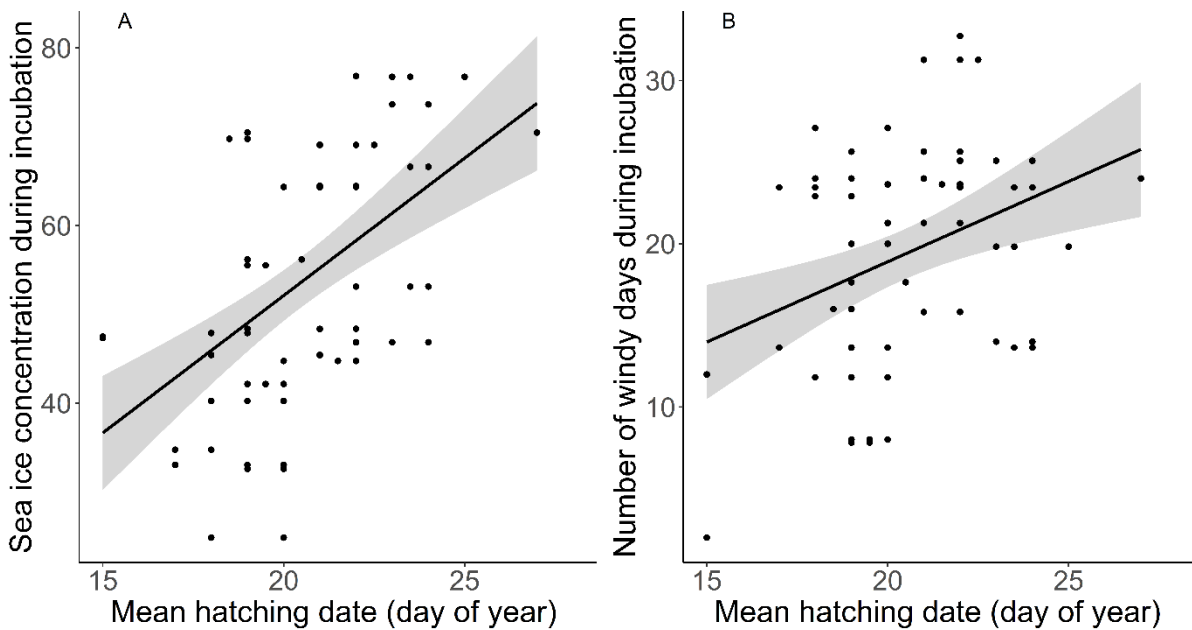


Figure 2. Relationships between sea ice concentration during incubation A, number of windy days during incubation B and mean hatching dates in annual Julian day of snow petrels, at Ile des Pétrels, Terre Adélie, Antarctica, 1993-2018. Plain line corresponds to the estimated smoother from the GAM models with the standard error.

3-4. Effect of hatching date on fledging probability

We did not detect a temporal trend in fledging probability using ANODEV (F-statistic = 0.31, $P = 0.906$). The ANODEV tests showed a negative effect of the mean hatching date on the fledging probability, with the same effect in the three colonies (Table 4, Figure 3). Thus, chicks that hatched earlier had a higher probability of fledging than late hatched chicks. A similar trend was observed for the effect of the first hatching date, but was not significant.

Table 4. Testing for the effect of hatching date on fledging probability of snow petrels at Ile des Pétrels, Terre Adélie, Antarctica during period 1993-2018. Dev: deviance. J: number of parameters describing the relationship between the demographic trait and the covariate. ANODEV is the F-statistic ($F(df1,df2)$) testing the null hypothesis that the focal covariate has no effect on demographic parameters. R^2 : proportion of deviance explained by the covariate. Slopes (B_1) are on the logit scale. SE: standard error. LCI: Lower confidence interval. UCI: upper confidence interval. All covariates were standardized.

Covariate	Dev	J	F-statistic	p-value	R^2	Colony, B_1 (SE)	LCI	UCI
Mean hatching date	47009.91	6	3.01	0.014	0.05	Damier, -0.26 (0.10)	-0.45	-0.01
						Hybride, -0.19 (0.09)	-0.36	-0.01
						Pylone, -0.52 (0.09)	-0.71	-0.34
First hatching date	47019.55	6	2.27	0.054	0.04	Damier, -0.53 (0.14)	-0.81	-0.26
						Hybride, -0.35 (0.11)	-0.57	-0.14
						Pylone, -0.49 (0.10)	-0.69	-0.29

Partie 1: Sea ice affects breeding phenology of a polar seabird with fitness consequences.

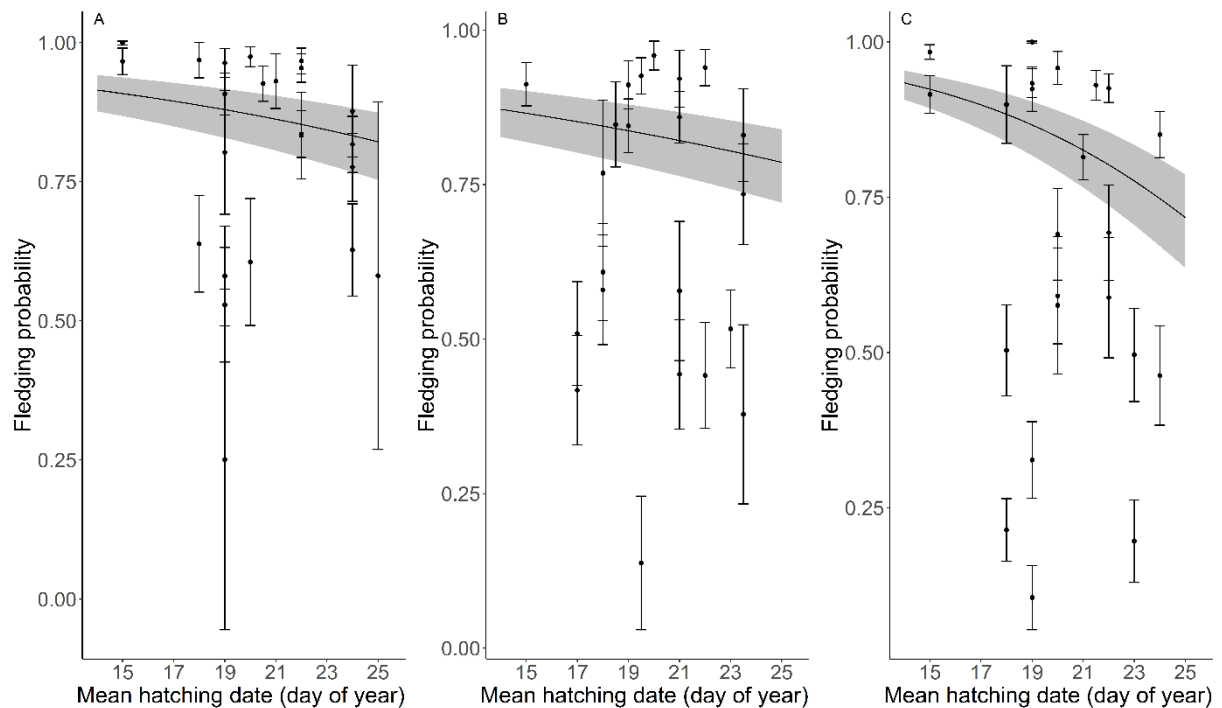


Figure 3. Fledging probability modelled as a function of mean hatching date in annual Julian day (plain line) with 95% confidence intervals and annual estimates of fledging probability obtained from the time dependent model (filled circles) of snow petrels breeding on A Damier colony, B Hybride colony and C Pylone colony, at Ile des Pétrels, Terre Adélie, Antarctica, 1993-2018. Error bars are standard errors.

4- Discussion

We found a clear phenological response (delayed breeding) of a long-lived polar seabird to climate change. First, mean hatching date of snow petrels was delayed during the study period. Second, SIC and the number of windy days during the incubation period were environmental predictors of snow petrel phenology. Third, SIC showed a positive trend indicating that SIC increased during the study period. In addition, we found that delayed breeding had a negative impact of fledging probability.

Since laying date was a very strong predictor of hatching date, results suggest that snow petrels delayed breeding during the study period. This is coherent with previous findings showing delayed breeding in this Antarctic seabird community (Barbraud and Weimerskirch 2006). However, our findings are new since Barbraud and Weimerskirch (2006) did not find a trend in snow petrel phenology using first laying date as a

phenological parameter. In our study, by using mean hatching date (which is a very good indicator of mean laying date) we found a clear trend in breeding phenology, but no trend was apparent when using first hatching date.

Conform to our first prediction, results showed delayed hatching date in relation to increasing SIC during the incubation period. This suggests that snow petrels started breeding later when SIC was high during the breeding period. This is consistent with results from Descamps et al. (2019) showing delayed breeding of surface feeding Arctic seabirds with delayed spring onset, highlighting the key role of foraging behaviour and habitat in the phenological responses of polar seabirds to climate change. The link between sea ice and reproductive phenology has been demonstrated for several organisms in the Arctic (i.e Kerby and Post 2013, Ramírez et al. 2017). Sea ice plays a key role in the primary production of the polar seas by driving the rhythm of the two impulses of marine autotrophs that form the basis of Arctic food webs: sea ice algae and phytoplankton (Ji et al. 2013). Changes in the timing of these productivity surges can result in a mismatch between resource needs and availability, thereby affecting the transfer of biomass and energy to higher trophic levels, such as seabirds (Moe et al. 2009, Mallory et al. 2010, Ramírez et al. 2017). In the Arctic, warming is rapid and is already affecting some seabirds such as the Thick-billed Murre (*Uria lomvia*), whose populations are declining in a large part of the species' range (Ramírez et al. 2017). In Antarctica, the links between breeding phenology and sea ice are less well understood (Barbraud and Weimerskirch 2006). Although some studies have found relationships between climate change and the phenology of seabirds, the responses differ according to the regions studied (Emmerson et al. 2011, Chambers et al. 2013, Youngflesh et al. 2017). Here, we speculate that high SIC may negatively impact the abundance and accessibility of snow petrel food resources. Since SIC partly determines the amount of light entering in the water column, combined with other factors such as water column stratification, a high SIC may provide a suboptimal habitat for krill and Antarctic silverfish (Meyer et al. 2017), the main prey of snow petrels, through a decrease in primary productivity. In addition to decreasing abundance, high SIC may also reduce access to prey by providing protective shelter from aerial predators (Meyer et al. 2017).

Partie 1: Sea ice affects breeding phenology of a polar seabird with fitness consequences.

In addition to SIC, we also found a positive relationship between the mean hatching date and the number of windy days during the incubation period. Thus, snow petrels hatched their egg later when conditions were windier during the incubation period. A greater exposure of incubating individuals to wind may increase their energy expenditure through increased thermal loss. Therefore, individuals may be forced to leave the nest for foraging at sea, which could i) increase the frequency of egg neglect and thus the length of the incubation period resulting in a delay in hatching date, and ii) slow down the embryonic development during incubation.

The associations between phenology, breeding success and specific environmental factors are poorly known for Antarctic seabirds, although this is critical to understand the mechanisms by which seabirds respond to climate change (Reed et al. 2009). We found that mean hatching date had a negative influence on fledging probability. Late hatching can cause a mismatch between the high energetic demands during chick-rearing and peak food availability. In Antarctica sea ice retreat in early spring generates an increase in primary productivity during the austral summer with a peak in December and January, then a decrease in February and March (Arrigo et al. 2008, Smith and Comiso 2008). The chick-rearing period of snow petrels takes place from the end of January to the beginning of March, thus towards the end of the peak in primary productivity. Consequently, during years when chicks hatch late, food availability may be lower during the chick-rearing period, negatively affecting chick growth and body condition and their survival at the nest. This is coherent with results from a recent study on snow petrels showing that high SIC had a negative impact on the body condition of fledglings (Sausser et al. 2018). Our results are consistent with the literature that describes the influence of phenological changes on the fitness of individuals (Both et al. 2006, Moller et al. 2008, Thackeray et al. 2010). Specifically in seabirds, it is documented that early breeding improves breeding performance (Frederiksen et al. 2004) as opposed to late breeding that decreases breeding performance. In the Arctic, warming is causing changes in the phenology of melting sea ice, a key driver of primary production, and its fitness consequences have been shown for some seabird species (Wanless et al. 2009, Moe et al. 2009, Descamps et al. 2019).

In addition to the mismatch between energetic demands and peak in food availability, other factors may affect the fledging probability. Indeed, a late hatching date will induce a late fledging date, which may increase the exposure of chicks to poor weather conditions towards the end of the austral summer such as more frequent snowfalls and more windy conditions. As a matter of fact, we have shown in a companion study, that increasing number of windy days and snowfalls during the chick rearing period negatively affect snow petrel fledging success (Sausser et al. unpublished data).

Although we observed a negative relationship between hatching date and fledging probability, and despite the fact that hatching showed a positive trend linked to increasing SIC, fledging probability did not show any trend. This suggests that individuals showed some level of phenotypic plasticity in the timing of breeding, which appears to be relatively common among birds (Charmantier and Gienapp 2013). Indeed, the generation time of snow petrel (≈ 25 years, Péron et al. 2016) is too long to have allowed a micro-evolutionary change in the timing of breeding during the study period (25 years). Therefore, we speculate that individuals were able to adjust their breeding date to changes in environmental conditions such as SIC, without affecting their fledging success. This plasticity in the timing of breeding may involve changes in diet (e.g. Pierotti and Annett 1991), foraging habitat selection (Paiva et al. 2010, Pettex et al. 2012), and migratory behaviour (Pulido 2007), as observed in other seabird species (Grémillet and Charmantier 2010). For an ice-obligate Arctic species such as the Mandt's Black Guillemot (*Cepphus grylle mandtii*), an earlier laying date has been observed and associated with an increase in the number of fledglings at the individual level suggesting phenotypic plasticity (Sauve et al. 2019). However, the breeding success of this population is declining (Divoky et al. 2015), suggesting that this species has a limited capacity for phenotypic plasticity to respond to environmental changes.

So far, climate change in Antarctica has been contrasted, particularly regarding sea ice (Maksym 2019). Similar to our study area, SIC showed a positive trend during the austral summer in East Antarctica since the late 1970s (Parkinson and Cavalieri 2012), and our results suggest that this may have impacted the breeding phenology of snow petrels in this region. Climate projections indicate major changes in sea ice characteristics in the coming decades (Turner et al. 2013), highlighting the need for

Partie 1: Sea ice affects breeding phenology of a polar seabird with fitness consequences.

further fine-scale studies on the phenological responses of Antarctic seabirds to environmental changes and fitness consequences in order to fully understand the ecological consequences of climate change.

Literature cited

Ainley, D. G. et al. 1984. The Marine Ecology of Birds in the Ross Sea, Antarctica. - Ornithological Monographs: iii–97.

Ardia, D. R. et al. 2009. Temperature and life history: experimental heating leads female tree swallows to modulate egg temperature and incubation behaviour. - Journal of Animal Ecology 78: 4–13.

Arrigo, K. R. et al. 2008. Primary production in the Southern Ocean, 1997–2006. - Journal of Geophysical Research 113: C08.

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

Barbraud, C. and Weimerskirch, H. 2006. Antarctic birds breed later in response to climate change. - Proceedings of the National Academy of Sciences 103: 6248–6251.

Barbraud, C. et al. 2000. Body size and determinants of laying date variation in the Snow Petrel *Pagodroma nivea*. - Journal of Avian Biology 31: 295–302.

Barbraud, C. et al. 2019. Sexual segregation in a highly pagophilic and sexually dimorphic marine predator. - bioRxiv 472431, ver.4 peer-reviewed and recommended by PCI Ecology.

Barton, K. 2009. Mu-MIn: Multi-model inference. R Package Version 0.12.2/r18.

Boersma, P. D. 1982. Why Some Birds Take so Long to Hatch. - The American Naturalist 120: 733–750.

Both, C. et al. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. - Nature 441: 81–83.

- Brooke, M. and Cox, J. 2004. Albatrosses and petrels across the world. - Oxford University Press Oxford.
- Brown, C. J. et al. 2016. Ecological and methodological drivers of species' distribution and phenology responses to climate change. - *Global Change Biology* 22: 1548–1560.
- Brownie, C. et al. 1993. Capture-recapture studies for multiple strata including non-Markovian transitions. - *Biometrics*: 1173–1187.
- Ceballos, G. et al. 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. - *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114: E6089–E6096.
- Chambers, L. E. et al. 2013. Phenological Changes in the Southern Hemisphere (B Hérault, Ed.). - *PLoS ONE* 8: e75514.
- Charmantier, A. and Gienapp, P. 2013. Climate change and timing of avian breeding and migration: evolutionary versus plastic changes. - *Evolutionary Applications* 7: 15–28.
- Chastel, O. et al. 1993. High annual variability in reproductive success and survival of an Antarctic seabird, the snow petrel *Pagodroma nivea*. - *Oecologia* 94: 278–285.
- Cohen, J. M. et al. 2018. A global synthesis of animal phenological responses to climate change. - *Nature Climate Change* 8: 224–228.
- Croxall, J. P. 2002. Environmental Change and Antarctic Seabird Populations. - *Science* 297: 1510–1514.
- Delord, K. et al. 2016. Species-specific foraging strategies and segregation mechanisms of sympatric Antarctic fulmarine petrels throughout the annual cycle. - *Ibis* 158: 569–586.
- Descamps, S. et al. 2017. Circumpolar dynamics of a marine top-predator track ocean warming rates. - *Global Change Biology* 23: 3770–3780.
- Descamps, S. et al. 2019. Diverging phenological responses of Arctic seabirds to an earlier spring. - *Global Change Biology* 25: 4081–4091.

Partie 1: Sea ice affects breeding phenology of a polar seabird with fitness consequences.

Divoky, G. J. et al. 2015. Effects of recent decreases in arctic sea ice on an ice-associated marine bird. - *Progress in Oceanography* 136: 151–161.

Emmerson, L. et al. 2011. Reproductive consequences of environment-driven variation in Adélie penguin breeding phenology. - *Marine Ecology Progress Series* 440: 203–216.

Fossheim, M. et al. 2015. Recent warming leads to a rapid borealization of fish communities in the Arctic. - *Nature Climate Change* 5: 673–677.

Fox, J. and Weisberg, S. 2019. *An R companion to applied regression*. - Sage, Thousand Oaks.

Frainer, A. et al. 2017. Climate-driven changes in functional biogeography of Arctic marine fish communities. - *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114: 12202–12207.

Frederiksen, M. et al. 2004. Estimating true age-dependence in survival when only adults can be observed: an example with Black-legged Kittiwakes. - *Animal Biodiversity and Conservation* 27: 541–548.

Grémillet, D. and Charmantier, A. 2010. Shifts in phenotypic plasticity constrain the value of seabirds as ecological indicators of marine ecosystems. - *Ecological Applications* 20: 1498–1503.

Grosbois, V. et al. 2008. Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. - *Biological Reviews* 83: 357–399.

Jenouvrier, S. et al. 2005. Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabird species. - *Ecology* 86: 2889–2903.

Ji, R. et al. 2013. Sea ice phenology and timing of primary production pulses in the Arctic Ocean. - *Global Change Biology* 19: 734–741.

Kerby, J. T. and Post, E. 2013. Advancing plant phenology and reduced herbivore production in a terrestrial system associated with sea ice decline. - *Nature Communications* 4.

- Kuepper, N. D. et al. 2018. Facultative hypothermia as a survival strategy during snowstorm induced food shortages in Antarctic storm-petrel chicks. - *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 224: 76–83.
- Lebreton, J. D. and Pradel, R. 2002. Multistate recapture models: Modelling incomplete individual histories. - *Journal of Applied Statistics* 29: 353–369.
- Maksym, T. 2019. Arctic and Antarctic Sea Ice Change: Contrasts, Commonalities, and Causes. - *Annual Review of Marine Science* 11: 187–213.
- Mallory, M. L. et al. 2010. Effects of Climate Change, Altered Sea-Ice Distribution and Seasonal Phenology on Marine Birds. - In: Ferguson, S. H. et al. (eds), *A Little Less Arctic*. Springer Netherlands, pp. 179–195.
- Marshall, G. J. 2003. Trends in the Southern Annular Mode from observations and reanalyses. - *Journal of Climate* 16: 4134–4143.
- Martin, T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. - *Annual review of ecology and systematics* 18: 453–487.
- Martin, K. and Wiebe, K. 2004. Coping Mechanisms of Alpine and Arctic Breeding Birds: Extreme Weather and Limitations to Reproductive Resilience. - *Integrative and Comparative Biology* 44: 177–185.
- Meyer, B. et al. 2017. The winter pack-ice zone provides a sheltered but food-poor habitat for larval Antarctic krill. - *Nature Ecology & Evolution* 1: 1853–1861.
- Micol, T. and Jouventin, P. 2001. Long-term population trends in seven Antarctic seabirds at Pointe Géologie (Terre Adélie) Human impact compared with environmental change. - *Polar Biology* 24: 175–185.
- Moe, B. et al. 2009. Climate change and phenological responses of two seabird species breeding in the high-Arctic. - *Marine Ecology Progress Series* 393: 235–246.
- Moller, A. P. et al. 2008. Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. - *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 16195–16200.

Partie 1: Sea ice affects breeding phenology of a polar seabird with fitness consequences.

Morrison, C. A. et al. 2019. Why do earlier-arriving migratory birds have better breeding success? - *Ecology and Evolution* 9: 8856–8864.

Paiva, V. et al. 2010. Foraging plasticity in a pelagic seabird species along a marine productivity gradient. - *Marine Ecology Progress Series* 398: 259–274.

Parkinson, C. L. and Cavalieri, D. J. 2012. Antarctic sea ice variability and trends, 1979–2010. - *The Cryosphere* 6: 871–880.

Péron, G. et al. 2016. Evidence of reduced individual heterogeneity in adult survival of long-lived species: BRIEF COMMUNICATION. - *Evolution* 70: 2909–2914.

Pettex, E. et al. 2012. Multi-scale foraging variability in Northern gannet (*Morus bassanus*) fuels potential foraging plasticity. - *Marine Biology* 578: 117–150.

Pierotti, R. and Annett, C. A. 1991. Diet Choice in the Herring Gull: Constraints Imposed by Reproductive and Ecological Factors. - *Ecology* 72: 319–328.

Pulido, F. 2007. Phenotypic changes in spring arrival: evolution, phenotypic plasticity, effects of weather and condition. - *Climate Research* 35: 5–23.

Ramírez, F. et al. 2017. Sea ice phenology and primary productivity pulses shape breeding success in Arctic seabirds. - *Scientific Reports* 7.

Rau, G. H. et al. 1992. $\delta^{15}N/\delta^{14}N$ and $\delta^{13}C/\delta^{12}C$ in Weddell Sea birds, seals, and fish: implications for diet and trophic structure. - *Marine Ecology Progress Series*: 1–8.

Reed, T. E. et al. 2009. Timing is everything: flexible phenology and shifting selection in a colonial seabird. - *Journal of Animal Ecology* 78: 376–387.

Ridoux, V. and Offredo, C. 1989. The diets of five summer breeding seabirds in Adélie Land, Antarctica. - *Polar Biology* 9: 137–145.

Root, T. L. et al. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. - *Nature* 421: 57–60.

Sausser, C. et al. 2018. Increased sea ice concentration worsens fledging condition and juvenile survival in a pagophilic seabird, the snow petrel. - *Biology Letters* 14: 20180140.

- Sauve, D. et al. 2019. Phenotypic plasticity or evolutionary change? An examination of the phenological response of an arctic seabird to climate change. - *Functional Ecology* 33: 2180–2190.
- Skalski, J. R. 1996. Regression of abundance estimates from mark–recapture surveys against environmental covariates. - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53(1): 196–204.
- Smetacek, V. and Nicol, S. 2005. Polar ocean ecosystems in a changing world. - *Nature* 437: 362–368.
- Smith, W. O. and Comiso, J. C. 2008. Influence of sea ice on primary production in the Southern Ocean: A satellite perspective. - *Journal of Geophysical Research: Oceans* 113: C08.
- Thackeray, S. J. et al. 2010. Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. - *Global Change Biology* 16: 3304–3313.
- Thackeray, S. J. et al. 2016. Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. - *Nature* 535: 241–245.
- Thompson, D. W. J. et al. 2011. Signatures of the Antarctic ozone hole in Southern Hemisphere surface climate change. - *Nature Geoscience* 4: 741–749.
- Turner, J. et al. 2013. Temporal and spatial evolution of the Antarctic sea ice prior to the September 2012 record maximum extent: RECORD EXTENT OF ANTARCTIC SEA ICE. - *Geophysical Research Letters* 40: 5894–5898.
- Vacchi, M. et al. 2012. Sea-Ice Interactions with Polar Fish: Focus on the Antarctic Silverfish Life History. - In: di Prisco, G. and Verde, C. (eds), *Adaptation and Evolution in Marine Environments*, Volume 1. Springer, pp. 51–73.
- Verhulst, S. and Nilsson, J.-Å. 2008. The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. - *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363: 399–410.

Partie 1: Sea ice affects breeding phenology of a polar seabird with fitness consequences.

Visser, M. E. and Both, C. 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. - *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272: 2561–2569.

Walther, G.-R. et al. 2002. Ecological responses to recent climate change. - *Nature* 416: 389–395.

Wanless, S. et al. 2009. Long-term changes in breeding phenology at two seabird colonies in the western North Sea. - *Ibis* 151: 274-285.

Youngflesh, C. et al. 2017. Circumpolar analysis of the Adélie Penguin reveals the importance of environmental variability in phenological mismatch. - *Ecology* 98: 940–951.

Zuur, A. F. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York, NY.

Partie 2: Increased sea ice concentration worsens fledging condition and juvenile survival in a pagophilic seabird, the snow petrel.

Abstract

Polar sea ice is changing rapidly, threatening many taxa in the Arctic and the Antarctic. Little is known about the effects of sea ice on early life history traits of sea ice specialist species, although juvenile stages are a critical component of population dynamics and recruitment. We examined how annual variation in sea ice concentration affects juvenile survival and body condition at fledging in the snow petrel *Pagodroma nivea* using long-term datasets encompassing 22 years for body condition and 37 years for juvenile survival. We show that sea ice concentration (SIC) and southern annular mode (SAM), the principal mode of variability of the atmospheric circulation in the Southern Hemisphere, have strong nonlinear effects on juvenile survival and body condition. Below $\approx 20\text{-}30\%$ SIC, body condition remained stable, but decreased almost linearly for higher SIC. Juvenile survival was negatively related to SIC and to SAM during the chick rearing period. We suggest that the base of the sea ice food web would be directly affected by sea ice conditions, thus acting locally on the abundance and structure of prey communities.

1- Introduction

Contrary to Arctic sea ice, which has decreased markedly over the last four decades (Serreze and Stroeve 2015) with major consequences for arctic ecosystems and species (Post et al. 2013), Antarctic sea ice extent has increased over the same period, although with large and contrasted regional variations (Simmonds 2015, Parkinson and DiGirolamo 2016). Links between ice, food availability and demography were shown for some arctic species (Divoky et al. 2015) but the response of ice associated seabirds in Antarctic is likely to differ regionally based on projected increases or decreases in sea ice cover (Younger et al. 2016). Recently the Antarctic sea ice extent decreased at a historical record rate (Turner et al. 2017) due to a combination of atmospheric and oceanic conditions (Stuecker et al. 2017), and there is strong evidence that Antarctic sea ice will decrease by the end of the century (Pachauri et al. 2015). Endemic Antarctic animals specialized on sea ice habitats and their associated ecosystems are expected to be impacted by these major changes (Post et al. 2013). Therefore, it is important to document and understand the demographic responses of pagophilic (sea ice dependent) species to sea ice variations.

Among seabirds, the snow petrel (*Pagodroma nivea*) is endemic to Antarctica and is one of the most pagophilic species, foraging almost exclusively within the pack ice year round (Ainley et al. 1984, Delord et al. 2016). Snow petrels feed by dipping and surface-seizing (Ainley et al. 1984, Harper et al. 1985), primarily foraging on sea ice associated fishes (*Pleuragramma antarctica* and *Electrona antarctica*) and crustaceans (*Euphausia spp.*) (Ainley et al. 1984, Ridoux and Offredo 1989). Sea ice conditions are known to be correlated with demographic parameters of adult snow petrels (Barbraud et al. 2000, Barbraud and Weimerskirch 2001, Jenouvrier et al. 2005), but our knowledge is fragmentary and incomplete about the effects of sea ice on the juvenile stages, although younger age classes have a strong influence on population dynamics in long-lived species (Sæther et al. 2013).

To this end, we used 22 years of data from a study to estimate fledgling body condition and 37 years of data from a mark-recapture study to estimate juvenile survival. Based on these unique datasets, we addressed the following questions: (i) do

fledging body condition and juvenile survival show temporal trends?; (ii) are these life history traits affected by sea ice and other climatic or intrinsic factors?

2- Materials and methods

2-1. Study area and species

Snow petrels were studied in Pointe Géologie (66°40 S, 140°01 E), Adélie Land, Antarctica (Appendix F1). After laying in December both parents incubate the single egg alternately until hatching. Incubation of the egg lasts 44 days. Hatching takes place in January and the chick fledges in March, about 48 days after hatching (Tveraa and Christensen 2002). After a juvenile stage of several years at sea, individuals tend to display both natal philopatry and breeding site fidelity (Chastel et al. 1993, Jenouvrier et al. 2005).

2-2. Environmental variables

Three environmental covariates were considered to explain interannual variations in fledging body condition and juvenile survival (Appendix F2): sea ice concentration (SIC), sea surface temperature (SST) and the Southern Annular Mode (SAM). We considered two periods for the covariates: (i) during the chick rearing period (January to March of year t) to test for an effect of climate conditions during development, (ii) during the winter period (April to September of year $t-1$) to test for delayed effects of climate conditions due to the time of integration of the effects of climate conditions on the food web.

2-3. Modelling fledging body condition and juvenile survival

To estimate fledging body condition, we used the scale mass index (SMI) as recommended by (Peig and Green 2009).

Interannual variations of SMI were tested using an ANOVA. Temporal trend and autocorrelation of SMI was tested using a generalized additive mixed model (GAMM) with an ARMA structure to characterize the trend and autocorrelations within the time series. We used the same method for environmental covariates. The effects of covariates on SMI were tested using a GAMM whose predictor depends on a smoothing function and where the SMI is a function of climatic, phenotypic, phenological and demographic covariates (Appendix F3).

Partie 2: Increased sea ice concentration worsens fledging condition and juvenile survival in a pagophilic seabird, the snow petrel.

Apparent survival (Φ) and probability of recapture (p) were estimated using an age and time dependent capture-mark-recapture model (Appendix F4). Once the best model structure on p was determined, we tested the effects of climatic covariates and of some intrinsic factors (breeding success) on the probability of juvenile survival.

3- Results

3-1. Body condition

Due to collinearity issues between covariates, we used only two climatic covariates: SIC during the chick rearing period and SAM of the year (Table F1). Fledging SMI varied between years (ANOVA, d.f.=1163, $F=77.85$, $P<0.001$). Negative and positive temporal trends were detected for SMI [ARMA (1,1), $P < 0.001$] and SIC [ARMA (0,1), $P < 0.001$], respectively (Appendix F1). No temporal trend was detected for the SAM.

Two covariates affected fledging body condition: SIC and SAM (Table 1, Figure 1). Below $\approx 20\text{-}30\%$ SIC, the SMI remained relatively stable, but decreased almost linearly for higher SIC. Fledging SMI decreased as SAM increased up to a value of ≈ 2 and tended to be positively related to SAM for higher values. Information about fitting procedure are available in Figure F2. Note that similar results were obtained using another measure of body condition (Table F4, Figure F3, and Figure F4).

Variables	Smoother	F-test	P-value	σ^2 (SE)
Southern Annular Mode	1.87	19.867	<0.001	
Sea ice concentration	1.76	48.283	<0.001	
Adult body size	1.51	1.929	0.09	

Table 1. Results of the GAMM model explaining fledging body condition in snow petrels. $n=1165$ observations. The proportion of deviance explained by the model was 18%.

Laying date	1.00	0.002	0.96
Breeding success	1.00	0.373	0.48
Parent 1 (random)			463.82 (21.54)
Parent 2 (random)			583.99 (24.17)

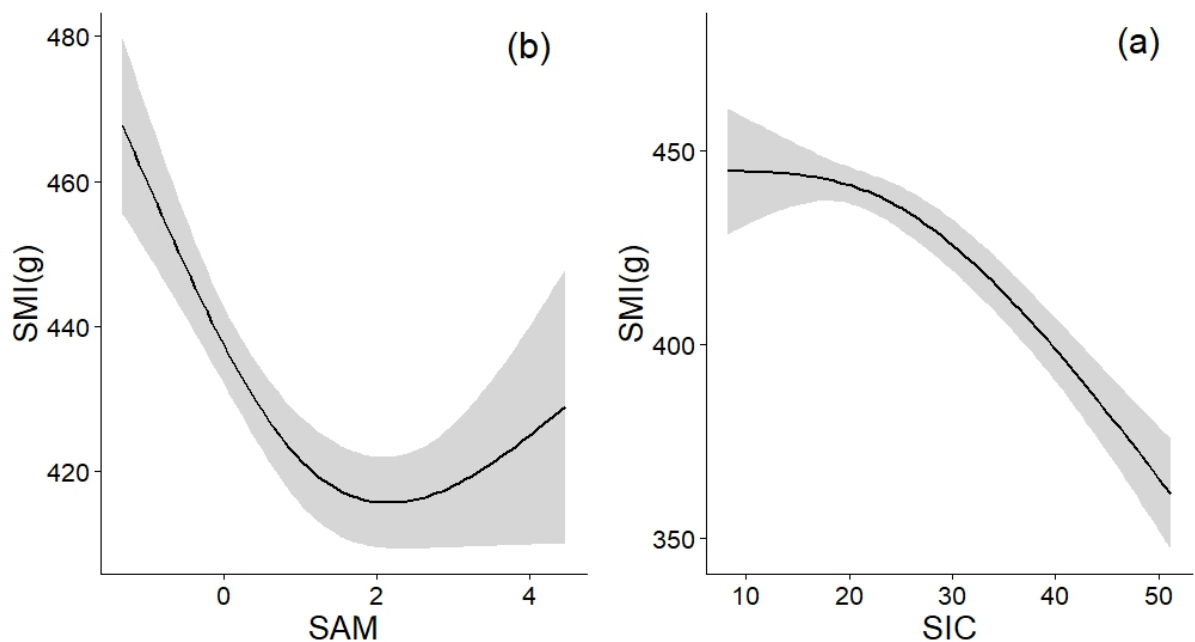


Figure1. Estimated smoothing curves (s.e.) for SIC (a) and SAM (b) in relation with fledging body condition (SMI).

3-2. Juvenile survival

Recapture probability was best modelled using 23 ages classes (Table F3). It was low (< 0.025) from age 5 to age 8, increased from age 9 to age 22 and was constant at 0.375 ± 0.012 from age 23. Starting with this model ($\Phi_{\text{juv.t, ad p}_{23}}$), there was strong evidence for a year effect on juvenile survival (Table F3). Juvenile survival was negatively related to SIC (Figure 2) during the chick rearing period (standardized slope: -0.223 ± 0.056) and to SAM (standardized slope: -0.397 ± 0.063). Although we found a quadratic effect of SAM, slope parameters were not all significant and the effect was

Partie 2: Increased sea ice concentration worsens fledging condition and juvenile survival in a pagophilic seabird, the snow petrel.

also negative without optimum values. The additive effects of SIC and SAM explained 50% of the variation in juvenile survival Table 2).

Table 2. Testing for the effects of covariates on juvenile survival probability of snow petrels between 1964 and 2000. k = number of identifiable parameters; ANODEV = F statistic of the analysis of deviance (d.f.); P-value = statistical significance; R² = proportion of variance explained.

Covariate	Hypothesis tested	k	Deviance	ANODEV	P-value	R ²
	Time reference model	57	6886.1			
SIC	Linear effect of SIC	40	7019.5	6.00(1,17)	0.025	0.26
	Quadratic effect of SIC	41	7018.1	2.94(2,16)	0.082	
	Constant reference model	39	7066.6			
SAM	Linear effect of SAM	22	7074.6	9.90(1,35)	0.003	0.22
	Quadratic effect of SAM	23	7066.0	5.85(2,34)	0.007	0.26
	Constant reference model	21	7127.9			
Breeding success (BS)	Linear effect of BS	22	7118.5	1.42(1,35)	0.241	
	Quadratic effect of BS	23	7116.0	0.88(2,34)	0.424	
	Constant reference model	21	7127.9			
SIC+SAM	Additive effect of SIC and SAM	41	6975.9	8.08(2,16)	0.004	0.50

Partie 2: Increased sea ice concentration worsens fledging condition and juvenile survival in a pagophilic seabird, the snow petrel.

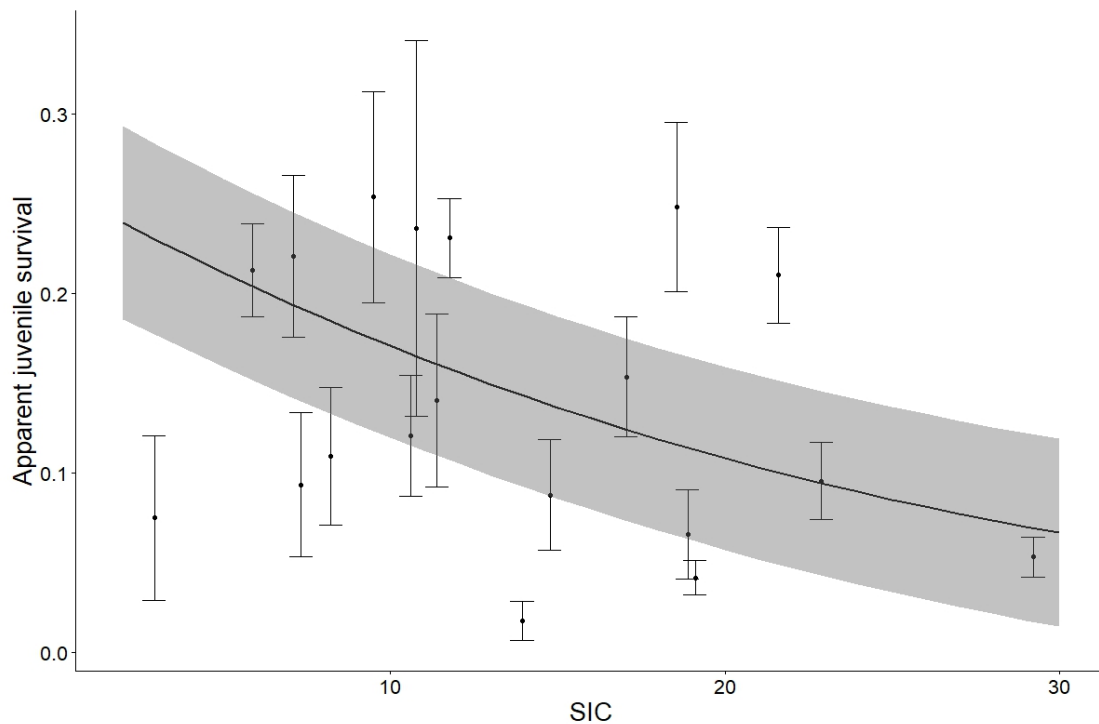


Figure2. Juvenile survival modelled as a function of SIC (plain line) with 95% confidence intervals and annual estimates of juvenile survival obtained from the time dependent model (filled circles). Error bars are s.e.

4- Discussion

Based on multi-decadal time series, we showed that snow petrel body condition at fledging and juvenile survival were related to sea ice concentration and large scale Antarctic atmospheric circulation. In the Arctic, sea ice conditions are known to affect diet of marine predators, and since sympagic fishes are expected to lose habitat due to sea ice decrease, this will affect their predators like seabirds and marine mammals (Gaston and Elliott 2014). Here, fledgling body condition and juvenile survival decreased with increasing SIC and SAM, although non-linearly for body condition. Studies indicate that, compared to adults, the diet of snow petrel chicks contains a higher proportion of Antarctic silverfish (Hodum and Hobson 2000), which is associated with sea ice in various phases of its life history stages (Vacchi et al. 2012). The distribution of phytoplankton biomass is defined by the availability of light and nutrients (Behrenfeld et al. 2006). SIC partly determines the amount of light to

penetrate the water column which, together with other factors such as stratification of the water column, affects primary production, and therefore food energy intake of fish such as Antarctic silverfish (Koubbi et al. 2011). Warm and permeable sea ice is also more likely to provide food to Antarctic silverfish than colder and less porous ice (Vacchi et al. 2012). Therefore, our results suggest that when SIC becomes higher than 20-30%, snow petrels have difficulties finding food for their chick, either due to a decrease in prey abundance and/or accessibility since sea ice provides prey with shelter against predators. Juvenile survival may be affected through the same processes once fledglings go to sea. Alternatively, low juvenile body condition during heavy sea ice years may negatively affect juvenile survival as shown for other seabird species (Maness and Anderson 2013, Horswill et al. 2014).

The SAM induces a west wind anomaly in the Antarctic zone at the polar front, which generates an Ekman drift to the north and carries sea ice with it, thus increasing fast ice extension (Holland et al. 2017). We suggest here that the extension of fast ice (in positive phase of SAM) decreases prey accessibility and has a negative effect on fledging body condition and juvenile survival. We do not know where juvenile individuals go in the months following fledging, but they are likely to move to the most productive areas along the ice shelf (Brierley et al. 2002).

Recent increases in SIC seem to have negatively impacted fledgling snow petrel body condition and will likely have a negative impact on juvenile survival and population dynamics. These results contrast with positive effects found in other pagophilic specie (Brierley et al. 2002, Hinke et al 2014). Thus, further long-term studies documenting the effects of sea ice on life history traits are needed to improve our understanding of the complex effects of sea ice on predator demographics.

Funding. Funding was provided by CNRS, IPEV program 109 (Henri Weimerskirch), and program Earlylife funded by the European Community 7th Framework Program FP7/2007-2013 (Grant Agreement ERC-2012-ADG_20120314 to Henri Weimerskirch). This study is a contribution to program SENSEI funded by the BNP Paribas Foundation.

Partie 2: Increased sea ice concentration worsens fledging condition and juvenile survival in a pagophilic seabird, the snow petrel.

Acknowledgements. We thank the field assistants that collected the snow petrel data as part of the long-term monitoring program 109 and D. Besson for her help in data management.

Literrature cited

- Ainley, D. G. et al. 1984. The Marine Ecology of Birds in the Ross Sea, Antarctica. - Ornithol. Monogr.: iii–97.
- Barbraud, C. and Weimerskirch, H. 2001. Contrasting effects of the extent of sea-ice on the breeding performance of an Antarctic top predator, the Snow Petrel *Pagodroma nivea*. - J. Avian Biol. 32: 297–302.
- Barbraud, C. et al. 2000. Effect of sea-ice extent on adult survival of an Antarctic top predator: the snow petrel *Pagodroma nivea*. - Oecologia 125: 483–488.
- Behrenfeld, M. J. et al. 2006. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. - Nature 444: 752–755.
- Brierley, A. S. et al. 2002. Antarctic Krill Under Sea Ice: Elevated Abundance in a Narrow Band Just South of Ice Edge. - Science 295: 1890–1892.
- Chastel, O. et al. 1993. High annual variability in reproductive success and survival of an Antarctic seabird, the snow petrel *Pagodroma nivea*. - Oecologia 94: 278–285.
- Delord, K. et al. 2016. Species-specific foraging strategies and segregation mechanisms of sympatric Antarctic fulmarine petrels throughout the annual cycle. - Ibis 158: 569–586.
- Divoky, G. J. et al. 2015. Effects of recent decreases in arctic sea ice on an ice-associated marine bird. - Prog. Oceanogr. 136: 151–161.
- Gaston, A. and Elliott, K. 2014. Seabird diet changes in northern Hudson Bay, 1981–2013, reflect the availability of schooling prey. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 513: 211–223.
- Harper, P. C. et al. 1985. A guide to foraging methods used by marine birds in Antarctic and Subantarctic seas. - BIOMASS Handbook.
- Hinke, J. T. et al. 2014. Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*) survival rates and their relationship to environmental indices in the South Shetland Islands, Antarctica. Polar Biology, 37: 1797–1809.

Partie 2: Increased sea ice concentration worsens fledging condition and juvenile survival in a pagophilic seabird, the snow petrel.

Hodum, P. J. and Hobson, K. A. 2000. Trophic relationships among Antarctic fulmarine petrels: insights into dietary overlap and chick provisioning strategies inferred from stable-isotope ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) analyses. - *Mar. Ecol. Prog. Ser.*: 273–281.

Holland, M. M. et al. 2017. Sensitivity of Antarctic sea ice to the Southern Annular Mode in coupled climate models. - *Clim. Dyn.* 49: 1813–1831.

Horswill, C. et al. 2014. Survival in macaroni penguins and the relative importance of different drivers: individual traits, predation pressure and environmental variability (H Weimerskirch, Ed.). - *J. Anim. Ecol.* 83: 1057–1067.

Jenouvrier, S. et al. 2005. Long-term contrasted responses to climate of two antarctic seabird species. - *Ecology* 86: 2889–2903.

Koubbi, P. et al. 2011. Size distribution of meso- and bathypelagic fish in the Dumont d'Urville Sea (East Antarctica) during the CEAMARC surveys. - *Polar Sci.* 5: 195–210.

Maness, T. J. and Anderson, D. J. 2013. Predictors of Juvenile Survival in Birds. - *Ornithological Monographs.* 78: 1–55.

Pachauri, R. K., Allen, M. R., Barros, V. R., Broome, J., Cramer, W., Christ, R., ... & Dubash, N. K. (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* (p. 151). *Ippc*.

Parkinson, C. L. and DiGirolamo, N. E. 2016. New visualizations highlight new information on the contrasting Arctic and Antarctic sea-ice trends since the late 1970s. - *Remote Sens. Environ.* 183: 198–204.

Peig, J. and Green, A. J. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. - *Oikos* 118: 1883–1891.

Post, E. et al. 2013. Ecological Consequences of Sea-Ice Decline. - *Science* 341: 519–524.

Ridoux, V. and Offredo, C. 1989. The diets of five summer breeding seabirds in Adélie Land, Antarctica. - *Polar Biol.* 9: 137–145.

Sæther, B.-E. et al. 2013. How Life History Influences Population Dynamics in Fluctuating Environments. - *Am. Nat.* 182: 743–759.

Serreze, M. C. and Stroeve, J. 2015. Arctic sea ice trends, variability and implications for seasonal ice forecasting. - *Philos. Transact. A Math. Phys. Eng. Sci.* in press.

Simmonds, I. 2015. Comparing and contrasting the behaviour of Arctic and Antarctic sea ice over the 35 year period 1979-2013. - *Ann. Glaciol.* 56: 18–28.

Stuecker, M. F. et al. 2017. Conditions leading to the unprecedented low Antarctic sea ice extent during the 2016 austral spring season. - *Geophys. Res. Lett.* 44: 2017GL074691.

Turner, J. et al. 2017. Unprecedented springtime retreat of Antarctic sea ice in 2016: The 2016 Antarctic Sea Ice Retreat. - *Geophys. Res. Lett.* 44: 6868–6875.

Tveraa, T. and Christensen, G. N. 2002. Body condition and parental decisions in the snow petrel (*Pagodroma nivea*). - *The Auk* 119: 266–270.

Vacchi, M. et al. 2012. Sea-Ice Interactions with Polar Fish: Focus on the Antarctic Silverfish Life History. - In: di Prisco, G. and Verde, C. (eds), *Adaptation and Evolution in Marine Environments*, Volume 1. Springer, pp. 51–73.

Younger, J. L. et al. 2016. The influence of historical climate changes on Southern Ocean marine predator populations: a comparative analysis. - *Glob. Change Biol.* 22: 474–493.

Discussion générale



Dans les écosystèmes polaires, les espèces ont développé des adaptations particulières et des stratégies d'histoire de vie spécialisées leur permettant de survivre dans des conditions environnementales extrêmes. Notamment, de nombreuses espèces polaires ont des stratégies démographiques lentes (longévité relativement élevée et fécondité relativement faible) par rapport à leurs équivalents en milieu tempéré ou tropical. C'est pourquoi elles sont sensibles aux changements environnementaux, particulièrement lorsqu'ils sont rapides tels que ceux observés au cours des 20^{ème} et 21^{ème} siècles. Ainsi, de petites différences de température peuvent par exemple avoir des effets importants sur les processus physiques, tels que l'étendue et l'épaisseur de la glace de mer, affectant la disponibilité des ressources alimentaires et les espèces qui en dépendent (Fossheim et al. 2015, Frainer et al. 2017). Dans le contexte actuel de changements environnementaux sans précédent, l'étude des interactions entre les espèces et leur environnement dans les milieux polaires est essentielle pour comprendre les conséquences de ces changements sur les écosystèmes polaires. L'objectif de cette thèse était de contribuer à améliorer nos connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes polaires et notamment les processus affectant la démographie et les traits d'histoire de vie des oiseaux marins polaires, en portant une attention particulière aux mécanismes liés à la glace de mer. Ce travail de thèse apporte une contribution importante aux connaissances sur la glace de mer et son influence sur les populations d'oiseaux marins polaires (pétrel des neiges et damier du Cap). Les principaux résultats concernant l'influence de la glace de mer seront discutés et mis en perspective avec la littérature existante dans la première partie de cette discussion. En parallèle, ce travail de thèse a aussi apporté de nouveaux éléments concernant la dynamique de population comme la sensibilité des paramètres démographiques aux différents forçages environnementaux, ou encore les différences de performances de reproduction au niveau intraspécifique à micro-échelle spatiale (plusieurs colonies très proches). La contribution de ces résultats à la compréhension de la dynamique de population des oiseaux marins sera discutée et confrontée aux connaissances existantes dans la deuxième partie de cette discussion. La dernière partie de la discussion porte sur les limites des résultats de cette thèse et les perspectives scientifiques.

1- Impact de la glace de mer sur les populations

La glace de mer change rapidement, menaçant de nombreux taxons dans l'Arctique et l'Antarctique. En Arctique elle a considérablement diminué au cours des quatre dernières décennies (Serreze & Stroeve 2015) et les conséquences pour les écosystèmes et les espèces arctiques ne sont plus à démontrer (Post et al. 2013). La glace de mer Antarctique a quant à elle légèrement augmentée en moyenne au cours de la même période, mais avec des variations régionales importantes et contrastées (Simmonds 2015, Parkinson & DiGirolamo 2016). Les réponses des écosystèmes antarctiques peuvent donc être opposées selon les régions (Croxall 2002). L'axe majeur de cette thèse était d'approfondir nos connaissances sur les mécanismes liant la glace de mer et les réponses des populations d'oiseaux marins polaires. Grâce au suivi à long terme (plus de 50 ans) des populations d'oiseaux marins de l'archipel de Pointe Géologie en Terre Adélie, Antarctique, nous avons pu tester l'effet de la concentration de glace de mer sur plusieurs paramètres démographiques ainsi que sur certains traits phénotypiques des damiers du Cap et pétrels des neiges.

1-1. Effets de la glace de mer chez le damier du Cap

La distribution estivale des damiers du Cap de l'archipel de Pointe Géologie montre que les individus restent en mer de Dumont d'Urville (Delord et al. 2016, Barbraud & Delord données non publiées) dans une zone qui est en partie recouverte par la glace de mer à cette période. Nous avons donc testé l'effet de la concentration de glace de mer pendant la période de reproduction des damiers du Cap sur leur succès reproducteur. Nous n'avons pas trouvé de relation directe entre le succès reproducteur et la concentration de glace de mer. Ce résultat n'est pas complètement inattendu, car pour trouver leur nourriture, les damiers du Cap ne sont pas aussi étroitement associés à la glace de mer que les pétrels des neiges (Ainley et al. 1992). De plus, la série temporelle de concentration de glace de mer analysée et la zone étudiée présentent une moyenne de concentration de glace de mer très peu variable d'une année sur l'autre. Cela s'explique par le fait que la zone fréquentée par les damiers du Cap contient un grand nombre de cellules spatiales (issues des données satellitaires) sans présence de glace (SIC = 0). Ce « lissage » des données empêche

potentiellement de faire ressortir un effet de la glace de mer. En revanche, nous avons pu montrer un effet positif de la température de surface de l'eau de mer sur le succès reproducteur. Ce résultat peut paraître surprenant car la température de surface de l'eau de mer est généralement associée négativement aux paramètres démographiques chez les oiseaux marins (Barbraud et al. 2012). La température de surface de l'eau de mer est même largement utilisée comme indicateur de la disponibilité alimentaire pour les prédateurs marins et il est généralement observé qu'une température plus chaude se traduit par une baisse de la productivité primaire, ce qui réduit la disponibilité des proies (Sydeman et al. 2012, Constable et al. 2014). Cependant, au vu des valeurs de température de surface observées dans notre étude [-0,12°C à 0,66°C], nous suspectons que les faibles valeurs de température de surface de l'eau de mer dans la zone étudiée correspondent à une zone avec plus d'occurrence de glace de mer. Les damiers du Cap évitent en effet la glace de mer et préfèrent se nourrir en eaux libres (Veit & Hunt 1991, Ainley et al. 1992, Barbraud & Delord, données non publiées). Cela suggère donc que l'habitat d'alimentation pourrait être limité lorsque la température de surface de l'eau de mer est faible (correspondant à plus de glace de mer), limitant la disponibilité des ressources alimentaires pour les damiers du Cap. Néanmoins, même si une augmentation de la température de surface semble favoriser le succès reproducteur des damiers du Cap *via* une réduction de la glace de mer, il est probable qu'au-delà d'un certain seuil l'augmentation de la température de l'eau de mer puisse devenir néfaste pour le succès reproducteur et potentiellement la population de damiers du Cap en diminuant la production primaire et donc la disponibilité des proies (Constable et al. 2014, Sydeman et al. 2012). Quant à la distribution hivernale des damiers du Cap, elle se situe au-delà du front polaire et n'est donc pas soumise aux conditions de glace de mer en hiver. En se référant à la prédiction selon laquelle la survie des oiseaux adultes est influencée principalement par les conditions hivernales (Fretwell 1972, Newton 1998), nous avons choisi de ne pas tester la concentration de glace de mer sur la survie des damiers du Cap.

1-2. Effets de la glace de mer chez le pétrel des neiges

Le pétrel des neiges est une espèce plus largement inféodée à la glace de mer avec une distribution hivernale et estivale ne dépassant généralement pas la limite nord de la zone de glace. Nos résultats montrent que l'augmentation de la concentration de glace de mer a généralement des effets négatifs sur les paramètres démographiques des pétrels des neiges. Les relations sont cependant complexes et varient selon les périodes et les paramètres démographiques: l'augmentation de la concentration de glace de mer en hiver affecte négativement la probabilité de survie (adulte et juvénile), pendant l'été précédent elle affecte négativement la survie et la probabilité de reproduction, avant la période de ponte elle affecte négativement la probabilité de reproduction, et pendant l'incubation elle affecte positivement la probabilité d'éclosion. La variabilité de la glace de mer peut avoir des effets contrastés sur les populations de prédateurs marins, y compris les oiseaux de mer. Cependant les mécanismes sous-jacents à ces processus restent souvent associés à l'abondance ou à l'accessibilité aux ressources alimentaires (Post et al. 2013, Barbraud et al. 2015, Melbourne-Thomas 2020). Effectivement, la distribution de la biomasse de phytoplancton est déterminée par la disponibilité de la lumière et des nutriments (Arrigo et al. 2008). Étant donné que la concentration de glace de mer détermine partiellement la quantité de lumière pénétrant dans la colonne d'eau, en combinaison avec d'autres facteurs tels que la stratification de la colonne d'eau, une concentration élevée de glace de mer peut fournir un habitat sous-optimal pour le krill et la calandre antarctique (Meyer et al. 2017), les principales proies des prédateur marins polaire. Et en plus de réduire l'abondance des proies, des valeurs élevées de concentration de glace de mer peuvent réduire l'accessibilité des proies en fournissant des structures qui offrent une protection contre les prédateurs (Meyer et al. 2017). Ainsi, chez le pétrel des neiges, nos travaux suggèrent un effet généralement négatif de la glace de mer bien que nous observions un effet positif sur la probabilité d'éclosion. Pour mesurer cet effet nous avons utilisé la concentration de glace de mer pendant la période d'incubation des pétrels des neiges (1^{er} décembre au 15 janvier), lorsque les deux partenaires enchaînent des voyages de recherche alimentaire de 6-7 jours en moyenne. A cette période, une faible concentration de glace de mer indique qu'il existe probablement des secteurs d'eau libre importants dans la zone d'alimentation

des oiseaux, alors qu'une concentration de glace de mer élevée indique une couverture de glace plus importante qui peut être de la fast-ice ou du pack-ice. Au vu des valeurs de concentration de glace de mer observées, en moyenne 39,9% ($\pm 13,2\%$), il est plus probable qu'il s'agisse de pack-ice, c'est-à-dire l'habitat préférentiel d'alimentation des pétrels des neiges (Barbraud et al. 2019). Nous suggérons donc qu'une augmentation de la glace de mer en période d'incubation correspond à une extension de l'habitat d'alimentation des pétrels des neiges, ce qui permettrait aux individus d'effectuer des voyages alimentaires plus courts et donc de diminuer la probabilité d'abandon de l'œuf.

En plus des effets de la glace de mer sur les paramètres démographiques, nos travaux apportent des réponses sur l'influence de la glace de mer sur les traits phénotypiques des pétrels des neiges. Nous avons ainsi montré que la condition corporelle des poussins à l'envol diminue avec l'augmentation de la concentration de la glace de mer. Cependant la relation n'est pas linéaire. Il semble qu'au-dessus d'un seuil d'environ 20-30% de concentration de glace de mer les pétrels des neiges aient des difficultés à trouver de la nourriture pour alimenter leur poussin, probablement en raison d'une diminution de l'abondance et / ou de l'accessibilité des proies, car la glace de mer fournit aux proies un abri contre les prédateurs. Nous avons aussi trouvé une réponse phénologique claire de la population de pétrels des neiges face aux variations de glace de mer. La concentration de glace de mer a montré une tendance temporelle positive indiquant une augmentation au cours de la période d'étude. Nous avons aussi constaté que la date moyenne d'éclosion des pétrels des neiges a été retardée pendant la période d'étude (1993-2018). La concentration de glace de mer pendant la période d'incubation semble donc être un prédicteur de la date d'éclosion des pétrels des neiges. Nos analyses rejoignent une étude antérieure de Barbraud & Weimerskirch (2006) montrant un retard de la phénologie de reproduction dans cette communauté d'oiseaux marins de Pointe Géologie depuis les années 1950. Cependant, nos résultats sont nouveaux puisque Barbraud & Weimerskirch (2006) n'ont pas trouvé de tendance dans la phénologie du pétrel des neiges en utilisant la date de la première ponte comme paramètre phénologique. Dans notre étude, en utilisant la date moyenne d'éclosion (qui est un très bon indicateur de la date moyenne de ponte), nous avons trouvé une tendance claire dans la phénologie de la reproduction, mais aucune

tendance n'était apparente lors de l'utilisation de la première date d'éclosion, ce qui est probablement dû au fait que la première date de ponte est influencée par de nombreux autres facteurs tel que l'âge ou l'expérience des individus. Par ailleurs, une autre étude sur les manchots Adélie en Antarctique à Béchervaise Island, suggère un retard dans la phénologie de reproduction lorsque la glace de mer est étendue. En Arctique, en revanche, une réponse opposée est observée, les oiseaux marins ayant avancé leur reproduction sur la période étudiée (Descamps et al. 2019). Cependant, ce résultat n'est pas incohérent avec les observations effectuées en Antarctique au regard des conditions de glace de mer dans les deux pôles. Descamps et al. (2019) suggèrent en effet que l'avancée de la phénologie de reproduction puisse être due au déclin de la glace de mer en Arctique, de la même façon que le retard que nous observons en Antarctique est dû à l'augmentation de la concentration de la glace de mer. Une autre étude (Lynch et al. 2012) vient soutenir cette hypothèse en montrant une avancée dans la phénologie de reproduction de trois espèces de manchots (manchot Adélie *Pygoscelis adeliae*, manchot papou *Pygoscelis papua*, manchot à jugulaire *Pygoscelis antarcticus*) en Péninsule Antarctique, où la glace de mer a fortement déclinée au cours des dernières décennies (Li et al. 2014). Il semble donc que les mêmes mécanismes liés à l'étendue et la concentration de la glace de mer affectent la phénologie de reproduction de différentes espèces d'oiseaux marins pagophiles en Arctique et en Antarctique.

1-3. Pourquoi existe-t-il une importante variabilité des effets de la glace de mer selon les espèces et les localités en Antarctique ?

Dans cette thèse l'impact de la glace de mer a été montré sur deux espèces volantes d'oiseaux marins polaires. Cependant, la variabilité induite par le climat dans l'étendue et la composition de la glace de mer a un impact sur de nombreux prédateurs situés dans les niveaux trophiques supérieurs des écosystèmes polaires (i.e. Siniff et al. 2008, Stroeve et al. 2016, Le Guen et al. 2018, Watanabe et al. 2020). En Antarctique la glace de mer fournit un habitat d'alimentation important pour tous les prédateurs dépendants du krill ou de la calandre antarctique, et certains prédateurs ont même besoin du substrat physique de la glace de mer pour se reproduire (Ribic et al. 1991, Siniff et al. 2008, Melbourne-Thomas 2020). Par exemple, l'habitat du phoque

crabier *Lobodon carcinophagus* est associé à des concentrations de glace de mer supérieures à 70% (Reiss et al. 2017). Les phoques crabiers dépendent de la glace de mer et doivent donc trouver des zones fiables de concentration de proies associées à la glace de mer, qui concentrent le krill, leur proie principale (Burns et al. 2008).

Dans l'océan Austral (Clarke et al. 2007), les dynamiques prédateurs-proies sont déterminées par des réseaux trophiques relativement simples, avec peu de composantes trophiques et une diversité de proies relativement faible pour les prédateurs supérieurs (Laws 1985). Les connexions au sein du réseau trophique sont fortement influencées par la dynamique de la glace de mer, et quelques espèces clés dominent l'écosystème marin polaire. Par exemple, dans la région de la mer de Ross, le krill des glaces, le krill antarctique et les poissons antarctiques, en particulier la calandre antarctique, structurent fortement le réseau trophique (Smith et al. 2012). En mer de Ross les polynies offrent un accès libre à un habitat d'alimentation optimal pour les manchots Adélie et empereur (Kirkwood & Robertson 1997, Ainley 2002); la taille des polynies est ainsi positivement associée aux niveaux de production de phytoplancton et à la taille de certaines colonies de manchots Adélie (Arrigo & Dijken 2003).

1-3-1. Des réponses contrastées inter et intra-espèces

La glace de mer est un facteur abiotique clé des conditions environnementales annuelles des écosystèmes marins polaires et pourrait être un facteur majeur affectant la dynamique des oiseaux marins polaires. Si l'on s'intéresse aux modifications de l'état des écosystèmes dans le contexte actuel de changement climatique, il est donc essentiel de comprendre les réponses spécifiques des paramètres démographiques aux variations de la glace de mer. Cependant, les réponses des différentes espèces sont contrastées en fonction de la zone, de la saison ou du paramètre étudié. Par exemple, le succès de recherche alimentaire et de reproduction des phoques crabiers peut être affecté positivement par les changements de la glace de mer, qui est un important habitat d'alimentation et de reproduction (Costa et al. 2010), mais ces mêmes changements pourraient entraver la recherche alimentaire pour certaines populations de manchots (Emmerson & Southwell 2008, Massom et al. 2009). Un examen de la littérature fournissant des informations concernant les effets de la glace

de mer sur les paramètres démographiques de populations d'oiseaux et de mammifères marins autour du continent Antarctique permet de mettre en évidence les contrastes qui peuvent exister en fonction des régions, des paramètres ou des saisons (Table 1).

Table 1 : Effet de la glace de mer sur les paramètres démographiques de populations d'oiseaux marins polaires autour du continent Antarctique en fonction de différentes périodes. Variables de glace de mer utilisées : extension de la glace de mer (SIE), concentration de la glace de mer (SIC), anomalie d'extension de la glace de mer (SIEA), anomalie de concentration de la glace de mer (SICA). Effet de la glace de mer : effet négatif \searrow , effet positif \nearrow , effet non détecté 0, optimum \circ .

Espèce	Localité	Paramètre étudié	Variable Saison	Période	Effet	Référence
Manchot Adélie	Mer de Ross	Taux de croissance de la population	SIE (-5) Hiver	1979-1997	\searrow	(Wilson et al. 2001)
	Archipel de Pointe Géologie	Proportion de reproducteurs	SIC/SIE (-6) Hiver	1984-2003	\searrow	(Jenouvrier et al. 2006)
	Archipel de Pointe Géologie	Survie adulte	SIC/SIE Hiver	1989-2000?	\searrow	(Jenouvrier et al. 2006)
	Archipel de Pointe Géologie	Succès reproducteur	SIC/SIE (-6) SIC/SIE Eté	1989-2000?	0	(Jenouvrier et al. 2006)
	Signy Island	Nombre de couples reproducteurs	SIE	1982-2004	\nearrow	(Forcada et al. 2006)
	Béchervaise Island	Performance de reproduction	SIE Eté	1990-2006	\searrow	(Emmerson & Southwell 2008)
	Edmonson Point	Survie adulte	SIEA Hiver	1994-2005	\circ	(Ballerini et al. 2009)
	Cape Crozier	Succès reproducteur	SIC Octobre-Février	1996-2006	\searrow	(Lescroël et al. 2009)
	Cape Crozier	Survie adulte	SIC Octobre-Février ?	1996-2006	0	(Lescroël et al. 2009)
	Béchervaise Island	Survie adulte	SIC Hiver	1990-2006	\circ	(Emmerson & Southwell 2011)
Béchervaise	Survie juvénile	SIC	1990-	\searrow	(Emmerson &	

	Island		Hiver	2006		(Southwell 2011)
	King George Island	Survie adulte	SIEA Septembre- Novembre	1981- 2010	↗	(Hinke et al. 2014)
	King George Island	Survie juvénile	SIEA Juin-Août	1981- 2010	↗	(Hinke et al. 2014)
	Archipel de Pointe Géologie	Succès reproducteur	SIC Été	1982- 2013	↪	(Barbraud et al. 2015)
	Béchervaise Island	Succès reproducteur	SIC Été	2002- 2014	↘	(Emmerson et al. 2015)
	Antarctique	Taux de croissance de la population	SIC Hiver	1984- 2017	↪	(Iles et al. 2020)
Manchot empereur	Archipel de Pointe Géologie	Survie adulte	SIE Hiver	1969- 1989	↗	(Barbraud & Weimerskirch 2001)
	Archipel de Pointe Géologie	Succès reproducteur	SIE Hiver	1952- 1999	↘	(Barbraud & Weimerskirch 2001)
	Archipel de Pointe Géologie	Survie adulte	SIC Été - Automne - Hiver	1981- 2002	↗	(Jenouvrier et al. 2005b)
	Archipel de Pointe Géologie	Succès reproducteur	SIE Juin-Décembre	1992- 1999	↘	(Massom et al. 2009)
	Archipel de Pointe Géologie	Succès reproducteur	SICA Juillet - Décembre	1981- 2011	↘	(Jenouvrier et al. 2012)
	Archipel de Pointe Géologie	Survie adulte/Taux de croissance de la population	SICA Annuel	1981- 2000	↪	(Jenouvrier et al. 2012)
	Archipel de Pointe Géologie	Survie juvénile	SIC Juillet - Décembre	1981- 1998	0	(Abadi et al. 2017)
	Halley	Succès reproducteur	SIE Octobre - Novembre	2015- 2018	↘	(Fretwell & Trathan 2019)

Discussion générale

Damier du Cap	Archipel de Pointe Géologie	Succès reproducteur	SIC Eté	1982-2013	0 / ↘	(Barbraud et al. 2015)
	Archipel de Pointe Géologie	Succès reproducteur	SIC Eté	1991-2017	0	(Sausser et al. en préparation)
Pétrel des neiges	Archipel de Pointe Géologie	Survie adulte	SIEA Juin	1981-1997	↘	(Barbraud et al. 2000b)
	Archipel de Pointe Géologie	Succès reproducteur	SIEA Novembre	1973-1999	↗	(Barbraud & Weimerskirch 2001b)
	Archipel de Pointe Géologie	Proportion de reproducteurs	SIEA Juillet	1973-1999	↘	(Barbraud & Weimerskirch 2001b)
	Archipel de Pointe Géologie	Survie adulte / Juvénile	SIC/SIE Hiver	1982-2001/ 1973-2001	0	(Jenouvrier et al. 2005b)
	Archipel de Pointe Géologie	Succès reproducteur	SIC/SIE Eté	1982-2001/ 1973-2001	0	(Jenouvrier et al. 2005)
	Archipel de Pointe Géologie	Proportion de reproducteurs	SIC/SIE Automne	1982-2001	↗/0	(Jenouvrier et al. 2005)
	Casey	Succès reproducteur	SIEA Janvier	1984-2003	↘	(Olivier et al. 2005)
	Casey	Proportion de reproducteurs	SIEA May	1984-2003	↘	(Olivier et al. 2005)
	Casey	Succès reproducteur / Proportion de reproducteurs	SIEA Juillet -Août	1984-2003	↗	(Olivier et al. 2005)
	Archipel de Pointe Géologie	Succès reproducteur	SICA Eté	1981-2006	↪	(Barbraud et al. 2011)
	Archipel de Pointe Géologie	Survie adulte	SICA Hiver	1981-2006	0	(Barbraud et al. 2011)
	Archipel de Pointe Géologie	Succès reproducteur	SIE Hiver	1979-2014	↘	(Stroeve et al. 2016)
	Archipel de	Succès	SIC	1982-	↘	(Barbraud et al.

	Pointe Géologie	reproducteur	Été	2013		2015)
	Archipel de Pointe Géologie	Survie juvénile	SIC Hiver	1981-2000	↘	(Sausser et al. 2018)
	Archipel de Pointe Géologie	Survie adulte	SIC Hiver / Été (-1)	1981-2018	↘	(Sausser et al. en révision)
	Archipel de Pointe Géologie	Probabilité de reproduction	SIC Fin novembre / Été (-1)	1981-2018	↘ / ↗↘	(Sausser et al. en révision)
	Archipel de Pointe Géologie	Succès reproducteur (Probabilité d'éclosion)	SIC Décembre – début Janvier	1981-2018	↗	(Sausser et al. en révision)
Fulmar antarctique	Archipel de Pointe Géologie	Survie juvénile	SIC Hiver	1981-2002	0	(Jenouvrier et al. 2003)
	Archipel de Pointe Géologie	Succès reproducteur	SIC	1981-2002	0	(Jenouvrier et al. 2003)
	Archipel de Pointe Géologie	Proportion de reproducteurs	SIC Été	1981-2002	↗	(Jenouvrier et al. 2003)
	Archipel de Pointe Géologie	Succès reproducteur	SIC Été	1982-2013	0	(Barbraud et al. 2015)
	Archipel de Pointe Géologie	Succès reproducteur / Probabilité de reproduction	SIC Annuelle	1979-2010	↗	(Jenouvrier et al. 2017)
	Archipel de Pointe Géologie	Survie adulte	SIC Annuelle	1979-2010	0	(Jenouvrier et al. 2017)
Skua antarctique	Archipel de Pointe Géologie	Succès reproducteur	SIC Été	1982-2013	0	(Barbraud et al. 2015)
	Archipel de Pointe Géologie	Succès reproducteur (de 4 à 5 ans)	SIC Été	1988–2014	↘	(Pacoureaux et al. 2019)
	Archipel de Pointe Géologie	Survie juvénile	SIC Été	1988–2014	↗	(Pacoureaux et al. 2019)
Pétrel géant antarctique	Bird Island	Survie adulte	SIC Hiver / Été	2001-2014	0	(Gianuca et al. 2019)

Discussion générale

Océanite de Wilson	King George Island	Succès reproducteur	SIE Octobre - Novembre	1996 / 1998- 2000	↘	(Quillfeldt 2001)
--------------------	--------------------	---------------------	------------------------------	-------------------------	---	-------------------

En examinant ces publications on s'aperçoit qu'au sein d'une même espèce la glace de mer peut avoir des effets contraires. Chez le manchot Adélie plusieurs articles ont étudié l'effet de la glace de mer sur la survie des adultes en utilisant différents sites, différentes variables et différentes saisons et ont ainsi trouvé des résultats parfois divergeants. D'un point de vue théorique, il s'avère que la survie des oiseaux adultes est influencée principalement par les conditions hivernales (Fretwell 1972, Newton 1998), ce qui a été démontré chez certains oiseaux marins (Barbraud & Weimerskirch 2003). Ainsi selon la saison utilisée pour caractériser les conditions de glace l'impact sur les populations ne sera pas identique. Par exemple, Lescroel et al. (2009) n'ont pas trouvé d'effet de la concentration de glace de mer en été sur la survie des adultes de manchot Adélie alors que les études utilisant la glace de mer pendant la période d'hiver ont trouvé des effets. L'amplitude des valeurs de glace de mer observées sur la zone considérée et la série temporelle étudiée sont aussi des facteurs à prendre en considération. Par exemple, les résultats obtenus concernant les effets de la glace de mer sur la survie des manchots Adélie de l'archipel et Pointe Géologie (en Antarctique de l'Est) et de King George Island (Shetlands du Sud, Péninsule Antarctique) semblent être contradictoires. Cela peut s'expliquer par la tendance temporelle de la glace de mer de ces deux régions antarctiques qui n'est pas identique. La concentration de glace de mer a diminué en Péninsule Antarctique alors qu'elle a légèrement augmenté en Antarctique de l'Est (Stammerjohn & Maksym 2016). Cela pourrait suggérer l'existence d'un optimum des conditions de glace de mer au-dessus ou en-dessous duquel la glace de mer aurait un impact négatif sur les populations. C'est ce qui a été observé par Ballerini et al. (2009) à Edmonson Point et par Emmerson & Southwell (2011) à Béchervaise Island. Ces auteurs établissent un optimum de glace de mer en hiver qui maximiserait la survie des manchots Adélie. En plus de la survie les autres paramètres démographiques étudiés chez le manchot Adélie montrent des tendances différentes en fonction du site, de la variable considérée ou de la saison étudiée. Une étude récente (Illes et al. 2020) ayant analysé

la dynamique de plusieurs populations de manchots Adélie à l'échelle du continent Antarctique permet de fournir un éclaircissement sur ces résultats et de tester l'hypothèse d'un optimum des conditions de glace. Les auteurs constatent qu'à l'échelle de l'aire de répartition des manchots Adélie la concentration de glace de mer a des effets non linéaires sur les tendances des populations. L'analyse confirme que l'habitat du manchot Adélie est fortement déterminé par les conditions de glace de mer et montre l'existence d'un habitat optimal où la croissance moyenne des populations de manchots est une fonction non linéaire de la concentration moyenne de glace de mer en hiver.

1-3-2. Des réponses complexes spécifiques à chaque paramètre, région, population ou espèce

La glace de mer a une profonde influence sur les populations d'oiseaux marins polaires, avec cependant différents niveaux d'effets en fonction des espèces, du stade de leur reproduction et de leur cycle de vie. Notre bref examen préliminaire de la littérature ne permet pas de donner une tendance générale de l'influence de la glace de mer sur les populations de prédateurs marins en Antarctique. Plus de glace peut signifier une meilleure survie et un meilleur succès de reproduction pour certaines espèces et l'inverse pour d'autres (Table 1). La manière dont l'environnement physique (ici la glace de mer) affecte les organismes marins dont se nourrissent les oiseaux polaires n'est pas connue en détail dans toutes les régions de l'Antarctique. Cependant, il est établi que la glace de mer détermine en partie la disponibilité alimentaire des prédateurs marins, au travers des effets liés à l'accessibilité (Emmerson et al. 2015, Watanabe et al. 2020) et à l'abondance (Bustnes et al. 2013) de leurs proies. La distribution de la biomasse de phytoplancton est déterminée par la disponibilité de la lumière et des nutriments (Arrigo et al. 2008). Étant donné que la glace de mer détermine partiellement la quantité de lumière entrant dans la colonne d'eau, en combinaison avec d'autres facteurs tels que la stratification de la colonne d'eau, la concentration de la glace de mer peut donc déterminer l'habitat d'espèces proies telles que le krill antarctique, le krill des glaces et de la calandre antarctique (Meyer et al. 2017), proies importantes pour les prédateurs supérieurs en Antarctique. D'autre part, une étendue importante de glace de mer peut offrir une protection contre les prédateurs (Meyer et al. 2017). En 2002, Croxall et al. avait déjà mis en

évidence des incohérences qui pouvaient exister dans les tendances de populations des manchots Adélie entre certaines régions antarctiques durant les deux dernières décennies du XXe siècle. Chez les manchots Adélie les différentes influences de la glace de mer sur les paramètres démographiques sont relativement bien documentées malgré la complexité des liens qui existent entre la glace de mer et les populations en fonction du stade de leur cycle de vie et de leur localité. En revanche, pour les autres espèces polaires les mécanismes reliant les paramètres démographiques et la glace de mer sont beaucoup moins bien connus sur l'ensemble des régions antarctiques, et la majorité des études concernent un unique site en Antarctique de l'Est (archipel de Pointe Géologie).

Dans cette thèse les données disponibles ne nous ont pas permis d'explorer les paramètres démographiques sur un nouveau site. Cependant, nous apportons de nouvelles connaissances sur l'influence de la glace de mer chez le pétrel des neiges. Les études effectuées sur le pétrel des neiges rassemblées dans le tableau X montrent des effets contrastés de la glace de mer sur la survie et le succès reproducteur. La majorité des études sont antérieures à celles qui identifient de manière précise les zones d'alimentation des pétrels des neiges de l'archipel de Pointe Géologie en hiver (Delord et al. 2016) et en été (Delord et al. 2016, Barbraud et al. 2019). Notre analyse sur une série à long terme plus étendue (36 ans) a permis de tenir compte explicitement de ces zones d'alimentation des pétrels des neiges au cours de leur cycle annuel. De plus nous avons utilisé une approche multi-traits qui a permis d'apporter de nouvelles informations concernant l'influence de la glace de mer sur les performances de reproduction (probabilité de reproduction, probabilité d'éclosion). Chez le damier du Cap nous n'avons pas montré d'influence de la glace de mer sur le succès reproducteur. Cependant, nous déterminons malgré tout qu'un habitat libre de glace semble plus favorable au succès reproducteur des damiers du Cap, ce qui va dans le sens de l'étude de Barbraud et al. (2015). L'apport de nos analyses par rapport à celles effectuées précédemment est qu'elles portent sur des jeux de données particulièrement longs et précis, et que nous utilisons différentes échelles spatio-temporelles pour définir l'impact de la glace de mer. Ainsi nous concluons que l'estimation de l'impact de la glace de mer en Antarctique sur les paramètres démographiques des oiseaux marins polaires est particulièrement complexe. Il semble

nécessaire de prendre en compte de nombreux paramètres et plusieurs localités mais aussi de connaître précisément les zones d'alimentation des oiseaux tout au long de leur cycle de vie, ainsi que leur régime alimentaire.

1-3-3. Vers un optimum de glace de mer spécifique aux populations et aux espèces...

Au regard de nos résultats et de la littérature il semble justifié de se poser la question d'un éventuel habitat de glace de mer optimal pour les pétrels des neiges et les damiers du Cap. Alors que la majorité des études analyse l'effet du climat en considérant des relations linéaires, quelques études suggèrent que les relations non linéaires pourraient être la règle dans les réponses démographiques au climat (Ballerini et al. 2009, Emmerson & Southwell 2011, Jenouvrier et al. 2012, Barbraud et al. 2015, Illes et al. 2020). Certaines études proposent l'existence d'un habitat optimal de glace de mer pour les paramètres démographiques des manchots Adélie et des manchots empereurs. Par exemple, chez les manchots empereurs chaque paramètre démographique semble avoir une sensibilité spécifique à la glace de mer, le succès reproducteur est généralement influencé négativement par une extension de la glace de mer tandis que la survie des adultes est généralement influencée positivement. Dans son étude, Jenouvrier et al. (2012) utilise le taux de croissance de la population qui prend en compte plusieurs paramètres démographiques dont la survie adulte et le succès reproducteur. L'étude montre un effet non linéaire des anomalies de concentration de glace de mer sur le taux de croissance de la population suggérant ainsi un habitat optimal de glace de mer. Chez les pétrels des neiges nous retrouvons également un contraste entre les différents effets de la glace de mer sur les paramètres démographiques suggérant qu'il pourrait exister un habitat optimal de glace de mer pour la population de pétrel des neiges. Nos résultats sur la survie des juvéniles de pétrel des neiges offrent un début de réponse concernant un éventuel habitat optimal. La survie juvénile décroît au-delà de 20-30% de concentration de glace de mer puis la tendance semble relativement stable entre 10 et 20% de concentration de glace de mer. Cependant, sur l'archipel de Pointe Géologie, il existe très peu de données avec de faibles concentrations de glace de mer ce qui limite notre interprétation. Une autre étude (Barbraud et al. 2019) suggère l'existence de conditions optimales pour la recherche alimentaire des pétrels des neiges avec une concentration de glace de mer modérée (20 à 60% avec une différence entre les deux

sexes). Vraisemblablement intégrer l'ensemble des relations entre les paramètres démographiques et la glace de mer dans un modèle matriciel permettrait de déterminer un optimum pour le taux de croissance de la population de pétrel des neiges.

Concernant les damiers du Cap, trop peu de données sont disponibles pour émettre une hypothèse raisonnable. Néanmoins les résultats de Barbraud et al. (2015) montrent un effet négatif de la concentration de glace de mer sur le succès reproducteur uniquement lors de l'ajout d'une année avec une concentration de glace très élevée. Cela suggère donc que le succès reproducteur ne pourrait être affecté qu'au-dessus d'un certain seuil de concentration de glace de mer, ce qui pourrait suggérer l'existence d'un habitat optimal. Ainsi lorsque la concentration de glace est trop faible, l'abondance de proies tel que le krill semble l'être aussi (Loeb et al. 1997, Nicol et al. 2000), mais lorsque la concentration est élevée l'accès à la ressource est plus difficile. Nous pouvons ainsi faire l'hypothèse que chaque espèce d'oiseau marin

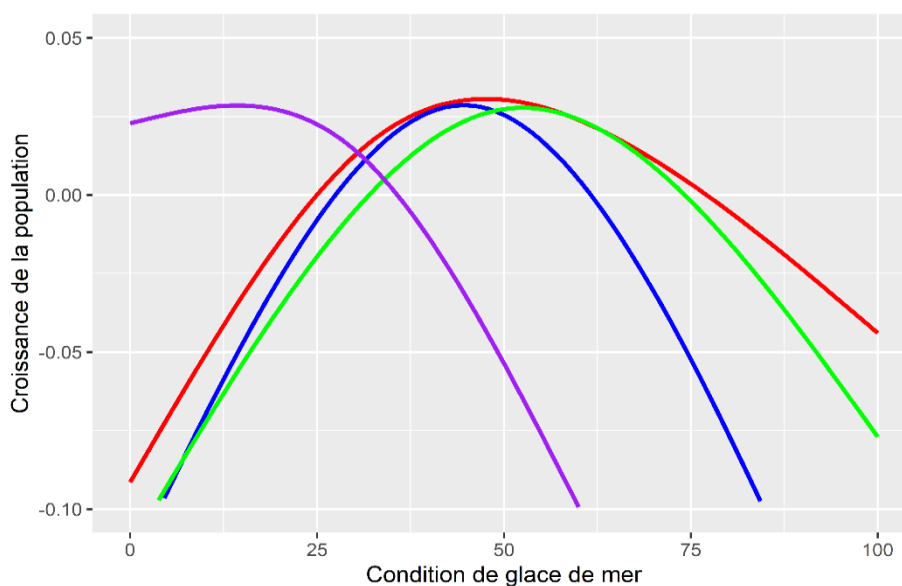


Figure 1. Modèle conceptuel décrivant les relations entre les conditions de glace de mer et le taux croissance de population de 4 espèces d'oiseaux marins polaires. Condition de glace : sur une échelle de 0 à 100, 0 symbolisant un habitat entièrement libre de glace et 100 symbolisant un habitat totalement recouvert d'une glace de mer (fast ice). Pétrel des neiges en rouge, damier du Cap en violet, manchot empereur en bleu, manchot Adélie en vert.

polaire pourrait avoir un optimum de glace de mer qui lui est propre et maximisant le taux de croissance de ses populations (i.e Figure 1). Une conséquence serait que selon

les tendances futures concernant l'évolution de la glace de mer certaines espèces pourront mieux supporter les changements que d'autres.

2- Contribution à la dynamique des populations

La dynamique d'une population, et notamment son taux de croissance (λ), est influencée par de nombreux paramètres intrinsèques (tels que le taux de mortalité, de fécondité, d'émigration) et extrinsèques (tels que la disponibilité alimentaire, la prédation, les maladies). Déterminer et quantifier l'intensité de ces processus, souvent complexes et en interactions, est essentiel pour comprendre les variations d'une population (Oro et al. 2014), tout particulièrement dans le contexte actuel de changement climatique et de crise sans précédent de la biodiversité (Ceballos et al. 2017).

2-1. Réponses des populations aux différents forçages environnementaux

Dans les écosystèmes marins, les oiseaux sont souvent considérés comme des prédateurs supérieurs avec des populations régulées par des processus ascendants ou bottom-up (Frederiksen et al. 2006). Historiquement, les discussions de Lack (1968) concernant les communautés d'oiseaux marins se sont concentrées sur l'effet bottom-up en tant que principal facteur limitant la taille des populations. Cependant, de nombreuses espèces subissent également une pression descendante ou top-down, notamment de la prédation dans les colonies de reproduction (Hipfner et al. 2012, Horswill et al. 2014). De plus, les contrôles bottom-up et top-down peuvent interagir. Ainsi une diminution de la ressource alimentaire pourrait pousser certaines espèces à s'attaquer à d'autres oiseaux marins (Regehr & Montevecchi 1997). Par conséquent, la question n'est pas de savoir si les forçages structurant les populations correspondent à des processus bottom-up ou top-down, mais plutôt de déterminer l'influence relative de divers forçages sur les populations et par quels mécanismes ils interagissent lorsque les conditions environnementales changent (Hunter & Price 1992, Hunt et al. 2002). Plusieurs études se sont récemment intéressées à l'évaluation simultanée des effets de différents facteurs extrinsèques *via* des mécanismes bottom-up et top-down sur les traits démographiques, afin de comprendre l'importance relative de chaque facteur sur la dynamique des populations d'oiseaux marins (Oro & Furness 2002, Ainley & Hyrenbach 2010, Horswill et al. 2016, Crawford et al. 2018).

Dans cette thèse nous avons décrit plusieurs relations fonctionnelles entre 4 paramètres démographiques et différentes variables environnementales relatives aux forçages top-down, bottom-up ainsi qu'à la météorologie du site de reproduction. Nos analyses suggèrent que les mécanismes affectant les paramètres démographiques proviennent à la fois des forçages bottom-up, top-down et de la météorologie locale en lien avec d'autres paramètres structurant la population comme le sexe ou la colonie. Ces résultats mettent en évidence le lien complexe entre la variabilité environnementale des différents forçages et la réponse des populations comme cela a pu être documenté chez d'autres espèces d'oiseaux (Perkins et al. 2018) ou de mammifères (Turkington 2009). Ce résultat est d'autant plus intéressant que, chez les oiseaux marins antarctiques, la majorité des études se concentrent sur les effets du climat *via* les processus bottom-up. Or notre analyse montre aussi une réponse importante des performances de reproduction aux variables météorologiques locales. Ceci est en accord avec certaines études ayant montré un lien entre les covariables météorologiques et les paramètres démographiques (Chastel et al. 1993, Michielsen et al. 2019). Nous avons pu également estimer les sensibilités des paramètres démographiques aux différents forçages. Ainsi les paramètres de reproduction sont les plus sensibles à la variation des covariables environnementales et la survie est le paramètre le moins sensible. La théorie de la canalisation environnementale suggère que les paramètres qui impactent le plus le taux de croissance d'une population sont les moins sensibles à la variabilité environnementale (Stearns & Kawecki 1994, Gaillard & Yoccoz 2003). Chez les espèces longévives, le taux de croissance est très sensible aux variations des paramètres de survie des adultes contrairement aux paramètres de reproduction (Sæther & Bakke 2000, Caswell 2001, Gaillard & Yoccoz 2003, Oro et al. 2010). Nos résultats vont donc dans le sens de cette prédiction en montrant une sensibilité plus faible de la survie adulte aux différents forçages.

2-2. Réponses spécifiques aux colonies

L'étude simultanée de 3 colonies de la même espèce de pétrel nous a permis d'analyser les réponses des paramètres démographiques propres à chaque colonie. Ceci afin de savoir si, au sein d'une même espèce, les taux vitaux peuvent varier entre colonies (même très proches) et présenter des réponses différentes aux variations de l'environnement. Des études empiriques suggèrent que pour différentes populations

de la même espèce exposées à des variations climatiques similaires, les variations des paramètres démographiques seraient semblables et, par conséquent, les tendances démographiques identiques (Stenseth et al. 1999:2007; Sæther et al. 2007). Cependant, d'autres études ont mis en évidence des variations intraspécifiques dans les réponses des populations à des changements environnementaux (Frederiksen et al. 2006, Sanz-Aguilar et al. 2009, Nevoux et al. 2010, Genovart et al. 2013, Rushing et al. 2016, Morganti et al. 2019). Ainsi à de grandes échelles spatiales (> 100 km), la variabilité des réponses des populations d'une même espèce a déjà été démontrée. Cependant, à de petites échelles spatiales, des analyses entre plusieurs colonies voisines ont rarement été menées, négligeant les effets météorologiques directs. Ne pas tenir compte des différences démographiques pouvant apparaître à petite échelle peut être problématique lorsque l'on étudie les effets des variations de l'environnement. En effet les inférences obtenues sur une seule colonie peuvent ne pas être valables pour d'autres sites ou colonies (même proches). Une étude en Méditerranée (Tavecchia et al. 2008) montre que sur deux colonies de deux populations d'oiseaux marins (océanite tempête *Hydrobates pelagicus*, puffin des Baléares *Puffinus mauretanicus*) la survie varie en fonction de la colonie. Ces auteurs ont également trouvé une différence dans les performances de reproduction entre les deux colonies d'océanite tempête, qui sont soumises à la prédation par les goélands leucophée *Larus michahellis* alors que les colonies de puffin des Baléares ne le sont pas. Cela suggère que dans les populations structurées en colonies, des facteurs locaux, tels que les caractéristiques de l'habitat à petite échelle (i.e topographie, exposition aux intempéries) ou la prédation peuvent générer une asynchronie inattendue entre des populations voisines. Une autre étude (Votier et al. 2008) sur la mouette tridactyle *Rissa tridactyla* au îles Shetlands indique que certaines colonies auraient décliné plus fortement car elles seraient plus sensibles à la prédation par les grands labbes *Stercorarius skua* en raison d'une exposition plus forte sur les falaises. Cela suggère que l'effet de la prédation sur la démographie peut varier d'une colonie à l'autre, ce qui peut biaiser les conclusions qui seraient effectuées à partir d'une seule colonie.

Dans cette thèse, les paramètres démographiques ont été estimés pour plusieurs colonies proches de pétrels des neiges, puis les différences dans les réponses

démographiques de ces colonies face aux variations environnementales ont été évaluées. Concernant l'effet de la prédation, notre étude a détecté un effet négatif du nombre de couple de skua de McCormick sur la survie adulte des pétrels des neiges mais nos résultats n'indiquent pas de preuve d'une différence de survie en fonction des colonies. Un effet du nombre de couple de skua sur les performances de reproduction a aussi été détecté, cependant il ne semble pas être lié à la prédation mais à un effet environnemental indirect inconnu qui a eu un effet positif sur les principales proies des deux espèces, les manchots Adélie pour les skuas (Pacoureaux et al. 2018) et les calandres antarctiques pour les pétrels des neiges (Delord et al. 2016). Par ailleurs, nos analyses montrent, comme celles de Tavecchia et al. (2008) et de Votier et al. (2008), que les performances de reproduction peuvent varier à petite échelle entre différentes colonies proches. L'échelle spatiale utilisée dans nos analyses a donc permis de détecter des différences inter-colonies sur les paramètres de reproduction mais pas concernant la survie.

Toujours dans notre étude sur les pétrels des neiges nous avons montré que les conditions météorologiques locales affectent différemment les colonies, ce qui entraîne des réponses démographiques différentes notamment pour les probabilités d'éclosion et d'envol. Nous suggérons que plusieurs processus peuvent expliquer ces différences. Premièrement, les interactions entre météorologie et orientation des colonies: la colonie de Pylone fait face à l'Ouest, la colonie Hybride est au Sud-Est et la colonie Damier au Sud. Les vents dominants sur l'île des Pétrels sont orientés Sud-Est. Ainsi, les nids dans les trois colonies diffèrent par leur exposition au vent et à la neige soufflée et donc par les coûts énergétiques des individus lorsqu'ils sont au nid en incubation ou pendant la période de garde des poussins. Deuxièmement, les caractéristiques des nids peuvent également varier entre les colonies (i.e proportion de nids ouverts ou en cavités), ce qui peut déterminer des microclimats différents. Troisièmement, la disponibilité des sites de nidification au sein des colonies peut différer et expliquer les différences de probabilité de reproduction par la compétition pour les sites de nidification (densité-dépendance). Quelles que soient les causes sous-jacentes de ces différences entre les colonies, nos résultats mettent en garde concernant l'utilisation de données provenant d'une seule population ou colonie pour faire des inférences sur les effets des facteurs environnementaux sur les processus

démographiques à l'échelle des populations ou des espèces. Très peu d'études ont pris en compte l'hétérogénéité spatiale lors de l'étude des réponses des populations d'oiseaux de mer aux changements climatiques et font généralement des inférences à partir d'un seul site d'étude (i.e. Sandvik et al. 2005, Lee et al. 2007, Kitaysky & Hunt 2018). Notre étude sur les pétrels des neiges montre un effet colonie sur les paramètres de reproduction probabilité d'envol, d'éclosion et de reproduction. Cela suggère donc que pour ces paramètres les inférences obtenues sur l'effet de facteurs environnementaux à large échelle (i.e Southern Annular Mode, température de surface de l'eau de mer) sur la démographie et la dynamique de population peuvent être biaisées si une seule colonie est prise en compte. Nous soutenons donc que la compréhension des processus de variation entre les populations à petite et large échelles spatiales peut améliorer notre compréhension de la dynamique des populations. Si des différences existent entre plusieurs colonies, modéliser la dynamique d'une population à partir d'une seule colonie peut s'avérer biaisé car cette colonie n'est pas totalement représentative de la population. En outre, lorsque des populations géographiquement distinctes présentent une variation prononcée dans leur dynamique, cela permet d'étudier les effets des contraintes écologiques sur les stratégies d'histoires de vie sans l'effet de confusion de la phylogénie. Il est donc important pour des espèces coloniales comme les oiseaux marins d'avoir des estimations obtenues à partir de plusieurs colonies. Cela pourrait améliorer les prévisions de l'impact du changement climatique actuel et futur sur les espèces à

3- Limites et perspectives

Ce travail nous a permis de mettre en lumière des impacts de la glace de mer sur certains traits démographiques et phénotypiques dans le but d'améliorer notre compréhension des mécanismes reliant la glace de mer aux populations de prédateurs marins antarctiques. Cependant l'ensemble des résultats de cette thèse ne traitent que d'une unique localité (archipel de Pointe Géologie) alors que beaucoup d'espèces présentent des variations intraspécifiques des paramètres démographiques entre plusieurs localités (Stenseth et al. 2002, Sather et al. 2002, Nevoux et al. 2010, Genovart et al. 2013, Morganti et al. 2019). A l'avenir, l'étude de la variation entre les

populations de plusieurs régions antarctiques pourra améliorer notre compréhension de la dynamique des populations des oiseaux marins polaires. L'analyse des données de plusieurs sites dispersés géographiquement pourrait aider à mieux détecter les relations entre les paramètres démographiques et les facteurs environnementaux et à améliorer notre compréhension des impacts. Ceci permettrait de tirer des conclusions plus générales quant aux réponses d'une espèce et voir s'il existe des stratégies de reproduction différentes au niveau intraspécifique (i.e. bet-hedging, Nevoux et al. 2010). En outre, une perspective intéressante concerne l'éclaircissement des mécanismes entre la glace de mer et le taux de croissance des populations d'oiseaux marins polaires. Nous avons vu dans la littérature que certaines espèces présentent un optimum d'habitat de glace de mer (i.e. Iles et al. 2020, Jenouvrier et al. 2012) et nous suggérons qu'il en va de même pour les pétrels des neiges et les damiers du Cap. Définir précisément pour chaque espèce quel est l'intervalle concerné par l'optimum de glace de mer permettrait de déterminer les sensibilités des espèces aux variations de la glace de mer. Ainsi nous serions en mesure de mieux estimer quels changements seraient néfaste pour telle espèce mais bénéfique ou neutre pour une autre. Nous pouvons notamment nous attendre à ce que les manchots (Adélie et empereur) aient un optimum plus restreint, et s'adapte moins bien à des changements drastiques de glace de mer.

Dans l'étude de la survie des adultes de pétrels des neiges nous n'avons pas pris en compte l'influence de l'âge ce qui limite en partie l'interprétation de nos résultats. Globalement, chez les espèces longévives, les performances de reproduction et de survie ont tendance à augmenter en début de vie pour se stabiliser en milieu de vie et finalement décliner en fin de vie (Clutton-Brock 1988, Forslund & Pärt 1995, Newton 1998, Gaillard et al. 2000). D'une part, les jeunes adultes, par manque d'expérience, ne se reproduisent pas aussi bien que les adultes, d'autre part, il existe de la sénescence chez les vieux individus. On peut donc s'attendre à ce que l'âge influence à la fois le succès de la reproduction et la survie, ainsi que les réponses des paramètres démographiques aux variations environnementales (Oro et al. 2010, 2014; Pardo et al. 2013). En revanche, dans l'étude de survie des damiers du Cap, nos données ne nous ont pas permis de prendre en compte le sexe et le statut précédant des individus, alors que les caractéristiques démographiques dépendantes de l'état

reproducteur sont courantes chez les oiseaux de mer (i.e. Cam et al. 1998, Cam & Monnat 2000, Fay et al. 2018). De plus, chez les espèces à longue durée de vie, comme les damiers du Cap, le statut de reproduction annuel peut être considéré comme un substitut de la qualité individuelle, en supposant que la qualité individuelle influence la probabilité qu'un individu se trouve dans un état reproducteur donné (Cam et al. 1998, 2002). Or il s'avère également que les individus considérés de mauvaise qualité puissent être plus affectés par les fluctuations environnementales, en particulier lors d'évènements extrêmes (Jenouvrier et al. 2015). Le sexe est aussi un paramètre important à prendre en compte. Par exemple, chez les oiseaux, le coût de la reproduction est souvent différent entre les mâles et les femelles (Weimerskirch et al. 2000, Tavecchia et al. 2001, Barbraud & Weimerskirch 2001b, Kim et al. 2011, Tompkins & Anderson 2019). Les soins parentaux, tels que l'incubation des œufs et l'élevage des jeunes, sont énergétiquement coûteux, de sorte que la théorie prédit une mortalité plus élevée pour le sexe le plus investit, qui est souvent la femelle (Liker & Székely 2005).

Dans la majeure partie de nos analyses nous établissons des relations linéaires entre les paramètres démographiques et les variables environnementales. Cependant plusieurs études mettent en avant que les relations non linéaires expliquent parfois mieux les relations entre une variable climatique et un paramètre démographique (Ballerini et al. 2009, Jenouvrier et al. 2012, Iles et al. 2020). Aussi nous avons analysé les covariables séparément sur chaque paramètre démographique mais il est possible que certaines variables considérées interagissent les unes avec les autres. Ainsi lorsqu'une variable X est élevée ou faible, une variable Y pourrait influencer d'une manière différente le paramètre démographique analysé. Dans nos analyses des processus bottom-up, nous utilisons des liens implicites entre la glace de mer et l'abondance des proies avec des covariables climatiques (proxy) pour expliquer les mécanismes affectant les paramètres démographiques. Nous ne disposons en effet d'aucune donnée sur la disponibilité alimentaire des pétrels des neiges ou des damiers du Cap, autre que des proxys indirects, comme la concentration de glace de mer.

Malgré quelques faiblesses évidentes, nos analyses ont permis d'estimer des paramètres démographiques fiables et ont mis en évidence la sensibilité de ces

paramètres à certaines variables environnementales. Une suite logique à ce travail serait d'intégrer l'ensemble des paramètres démographiques et des relations fonctionnelles avec les variables climatiques dans un modèle matriciel et d'intégrer les projections des conditions climatiques futures (IPCC 2014). Cela permettrait d'évaluer la réponse des populations aux changements climatiques observés, de déterminer l'existence d'un optimum des conditions de glace de mer maximisant le taux de croissance des populations, et éventuellement de projeter la réponse des populations aux changements futurs (i.e Hunter et al. 2007, Jenouvrier et al. 2009, Barbraud et al. 2012).

Dans ce travail de thèse nous avons aussi analysé la dépendance de deux traits phénotypiques (la condition corporelle des juvéniles et la phénologie de reproduction des pétrels des neiges) aux variables climatiques. Il serait intéressant de répondre à la question : De toutes les influences du climat et des traits phénotypiques sur les paramètres démographiques, lesquels ont le plus grand impact sur le taux de croissance de la population ? Pour répondre à cette question nous devons comprendre l'ensemble des mécanismes qui lie les processus : changements climatiques → traits phénotypiques → taux démographiques → taux de croissance de la population, tout au long du cycle de vie (Jenouvrier et al. 2018b).

Enfin nos résultats et l'étude de la littérature ont montré que les paramètres démographiques et les traits d'histoire de vie peuvent différer en fonction du sexe, de l'âge, ou encore de la physiologie des individus (Jenouvrier et al. 2005a, Nevoux et al. 2007, Oro et al. 2010). Malgré tout, même lorsque ces facteurs sont pris en compte il persiste une variation entre les individus. Cette variation « non observable » appelé hétérogénéité individuelle (Cam et al. 2002, Wilson & Nussey 2010) peut être analysée et quantifiée afin de déterminer sa contribution relative aux paramètres du cycle de vie de la population étudiée (Péron et al. 2010, Hamel et al. 2017, Jenouvrier et al. 2018a). Cela permettrait d'identifier dans quelle mesure les taux vitaux tels que la survie ou la reproduction peuvent être affectés par l'hétérogénéité individuelle et si cela a des conséquences, par exemple, sur la durée de vie des individus ou l'âge de recrutement (Jenouvrier et al. 2018a, Fay et al. 2018, Oosthuizen et al. 2019).

Bibliographie



Bibliographie

- Aagaard, K., L. K. Coachman, and E. Carmack (1981). On the halocline of the Arctic Ocean. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 28:529–545.
- Abadi, F., C. Barbraud, and O. Gimenez (2017). Integrated population modeling reveals the impact of climate on the survival of juvenile emperor penguins. *Global Change Biology* 23:1353–1359.
- Aebischer, N. J., J. C. Coulson, and J. M. Colebrookl (1990). Parallel long-term trends across four marine trophic levels and weather. *Nature* 347:753–755.
- Ainley, D. G. (2002). *The Adélie Penguin: Bellwether of Climate Change*. Columbia University Press.
- Ainley, D. G., G. Ballard, K. J. Barton, B. J. Karl, G. H. Rau, C. A. Ribic, and P. R. Wilson (2003). Spatial and temporal variation of diet within a presumed metapopulation of adélie penguins. *The Condor* 105:95–106.
- Ainley, D. G., and K. D. Hyrenbach (2010). Top-down and bottom-up factors affecting seabird population trends in the California current system (1985–2006). *Progress in Oceanography* 84:242–254.
- Ainley, D. G., E. F. O'Connor, and R. J. Boekelheide (1984). *The Marine Ecology of Birds in the Ross Sea, Antarctica*. *Ornithological Monographs*:iii–97.
- Ainley, D. G., C. A. Ribic, and W. R. Fraser (1992). Does prey preference affect habitat choice in Antarctic seabirds? *Marine Ecology Progress Series*:207–221.
- Anderson, D. R., and K. P. Burnham (2002). Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. *The Journal of Wildlife Management*:912–918.
- Ardia, D. R., J. H. Pérez, E. K. Chad, M. A. Voss, and E. D. Clotfelter (2009). Temperature and life history: experimental heating leads female tree swallows to modulate egg temperature and incubation behaviour. *Journal of Animal Ecology* 78:4–13.
- Arnason, A. (1973). The estimation of population size, migration rates and survival in a stratified population. *Researches on Population Ecology* 15:1–8.
- Arnould, J. P. Y., and M. D. Whitehead (1991). The diet of Antarctic petrels, cape petrels and southern fulmars rearing chicks in Prydz Bay. *Antarctic Science* 3:19–27.
- Arrigo, K. R. (2016). Sea ice as a habitat for primary producers. In *Sea Ice*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 352–369.
- Arrigo, K. R., G. L. van Dijken, and S. Bushinsky (2008). Primary production in the Southern Ocean, 1997–2006. *Journal of Geophysical Research* 113.
- Arrigo, K. R., and G. L. van van Dijken (2003). Phytoplankton dynamics within 37 Antarctic coastal polynya systems. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 108.

- Arrigo, K. R., and C. W. Sullivan (1994). A high resolution bio-optical model of microalgal growth: Tests using sea-ice algal community time-series data. *Limnology and Oceanography* 39:609–631.
- Arrigo, K. R., and D. N. Thomas (2004). Large scale importance of sea ice biology in the Southern Ocean. *Antarctic Science* 16:471–486.
- Atkinson, A., V. Siegel, E. Pakhomov, and P. Rothery (2004). Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature* 432:100–103.
- Ballerini, T., G. Tavecchia, S. Olmastroni, F. Pezzo, and S. Focardi (2009). Nonlinear effects of winter sea ice on the survival probabilities of Adélie penguins. *Oecologia* 161:253–265.
- Barbraud, C., K. Delord, A. Kato, P. Bustamante, and Y. Cherel (2019). Sexual segregation in a highly pagophilic and sexually dimorphic marine predator. *bioRxiv* 472431, ver.4 peer-reviewed and recommended by PCI Ecology. doi.org/10.1101/472431.
- Barbraud, C., K. Delord, and H. Weimerskirch (2015). Extreme ecological response of a seabird community to unprecedented sea ice cover. *Royal Society Open Science* 2:140456–140456.
- Barbraud, C., and P. Jouventin (1998). What Causes Body Size Variation in the Snow Petrel *Pagodroma nivea*? *Journal of Avian Biology* 29:161.
- Barbraud, C., H. Lormee, and A. LeNeve (2000a). Body size and determinants of laying date variation in the Snow Petrel *Pagodroma nivea*. *Journal of Avian Biology* 31:295–302.
- Barbraud, C., P. Rivalan, P. Inchausti, M. Nevoux, V. Rolland, and H. Weimerskirch (2011). Contrasted demographic responses facing future climate change in Southern Ocean seabirds: Seabird demography and climate change. *Journal of Animal Ecology* 80:89–100.
- 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 (2001a). Emperor penguins and climate change. *Nature* 411:183–186.
- Barbraud, C., and H. Weimerskirch (2001b). Contrasting effects of the extent of sea-ice on the breeding performance of an Antarctic top predator, the Snow Petrel *Pagodroma nivea*. *Journal of Avian Biology* 32:297–302.
- Barbraud, C., and H. Weimerskirch (2003). Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270:2111–2116.

Bibliographie

- Barbraud, C., and H. Weimerskirch (2006). Antarctic birds breed later in response to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103:6248–6251.
- Barbraud, C., H. Weimerskirch, C. Guinet, and P. Jouventin (2000b). Effect of sea-ice extent on adult survival of an Antarctic top predator: the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia* 125:483–488.
- Bearhop, S., G. M. Hilton, S. C. Votier, and S. Waldron (2004). Stable isotope ratios indicate that body condition in migrating passerines is influenced by winter habitat. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271.
- Beck, J. R. (1969). Food, moult and age of first breeding in the Cape Pigeon, *Daption capensis* Linnaeus. *British Antarctic Survey Bulletin* 21:33–44.
- Beckerman, A., T. G. Benton, E. Ranta, V. Kaitala, and P. Lundberg (2002). Population dynamic consequences of delayed life-history effects. *Trends in Ecology & Evolution* 17:263–269.
- Begon, M., S. M. Sait, and D. J. Thompson (1996). Predator–prey cycles with period shifts between two- and three-species systems. *Nature* 381:311–315.
- Bell, G., and V. Koufopanou (1986). The cost of reproduction. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, vol. 3. Oxford University Press, Oxford.
- Benton, T. G., S. J. Plaistow, and T. N. Coulson (2006). Complex population dynamics and complex causation: devils, details and demography. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:1173–1181.
- Bindoff, N. L., J. Willebrand, V. Artale, A. Cazenave, J. M. Gregory, S. Gulev, C. L. Quéré, S. Levitus, Y. Nojiri, C. K. Shum, L. D. Talley, et al. (2007). Observations: Oceanic Climate Change and Sea Level. 385–428.
- Bluhm, B. A., K. M. Swadling, and R. Gradinger (2016). Sea ice as a habitat for macrograzers. In *Sea Ice*. 3rd edition. Wiley-Blackwell, West Sussex, pp. 394–414.
- Bonaparte, C. L. (1857). *Conspectus generum avium*, vol. ii. 2nd edition. Brill, Leiden.
- Bonner, J. T. (1965). *Size and cycle: an essay on the structure of biology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Boyd, I. L., and A. W. A. Murray (2001). Monitoring a marine ecosystem using responses of upper trophic level predators. *Journal of Animal Ecology* 70:747–760.
- Bried, J., and P. Jouventin (2002). Site and mate choice in seabirds: an evolutionary approach. *Biology of marine birds* 435:263–305.

- Brooke, M., and J. Cox (2004). *Albatrosses and petrels across the world*. Oxford University Press, Oxford.
- Brownie, C., J. E. Hines, J. D. Nichols, K. H. Pollock, and J. B. Hestbeck (1993). Capture-recapture studies for multiple strata including non-Markovian transitions. *Biometrics*:1173–1187.
- Budge, S. M., M. J. Wooller, A. M. Springer, S. J. Iverson, C. P. McRoy, and G. J. Divoky (2008). Tracing carbon flow in an arctic marine food web using fatty acid-stable isotope analysis. *Oecologia* 157:117–129.
- Bunce, A., S. J. Ward, and F. I. Norman (2005). Are age-related variations in breeding performance greatest when food availability is limited? *Journal of Zoology* 266:163–169.
- Burns, J. M., M. A. Hindell, C. J. A. Bradshaw, and D. P. Costa (2008). Fine-scale habitat selection of crabeater seals as determined by diving behavior. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 55:500–514.
- Bustnes, J., T. Anker-Nilssen, K. Erikstad, S. Lorentsen, and G. Systad (2013). Changes in the Norwegian breeding population of European shag correlate with forage fish and climate. *Marine Ecology Progress Series* 489:235–244.
- Cairns, D. K. (1992). Bridging the Gap between Ornithology and Fisheries Science: Use of Seabird Data in Stock Assessment Models. *The Condor* 94:811–824.
- Cam, E., B. Cadiou, J. E. Hines, and J. Y. Monnat (2002). Influence of behavioural tactics on recruitment and reproductive trajectory in the kittiwake. *Journal of Applied Statistics* 29:163–185.
- Cam, E., J. E. Hines, J.-Y. Monnat, J. D. Nichols, and E. Danchin (1998). Are Adult Nonbreeders Prudent Parents? The Kittiwake Model. *Ecology* 79:2917.
- Cam, E., and J. Y. Monnat (2000). Stratification based on reproductive state reveals contrasting patterns of age-related variation in demographic parameters in the kittiwake. *Oikos* 90:560–574.
- Carr, M.-E., M. A. M. Friedrichs, M. Schmeltz, M. Noguchi Aita, D. Antoine, K. R. Arrigo, I. Asanuma, O. Aumont, R. Barber, M. Behrenfeld, R. Bidigare, et al. (2006). A comparison of global estimates of marine primary production from ocean color. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 53:741–770.
- Caswell, H. (2001). *Matrix population models*. Sunderland, MA. Sinauer Associates, Inc.
- Caughley, G. (1980). *Analysis of Vertebrate Populations*.,(Wiley: London.).
- Ceballos, G., P. R. Ehrlich, and R. Dirzo (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114:E6089–E6096.

Bibliographie

- Charmantier, A., and P. Gienapp (2013). Climate change and timing of avian breeding and migration: evolutionary versus plastic changes. *Evolutionary Applications* 7:15–28.
- Chastel, O., H. Weimerskirch, and P. Jouventin (1993). High annual variability in reproductive success and survival of an Antarctic seabird, the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia* 94:278–285.
- 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.
- Clarke, A., E. J. Murphy, M. P. Meredith, J. C. King, L. S. Peck, D. K. A. Barnes, and R. C. Smith (2007). Climate change and the marine ecosystem of the western Antarctic Peninsula. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362:149–166.
- Clutton-Brock, T. H. (1988). *Reproductive Success: Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*. University of Chicago Press.
- Clutton-Brock, T., and B. C. Sheldon (2010). Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution* 25:562–573.
- Cole, L. C. (1954). The population consequences of life history phenomena. *The Quarterly review of biology* 29:103–137.
- Comiso, J. C., R. A. Gersten, L. V. Stock, J. Turner, G. J. Perez, and K. Cho (2017). Positive Trend in the Antarctic Sea Ice Cover and Associated Changes in Surface Temperature. *Journal of Climate* 30:2251–2267.
- Comiso, J. C., R. Kwok, S. Martin, and A. L. Gordon (2011). Variability and trends in sea ice extent and ice production in the Ross Sea. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 116.
- 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, et al. (2014). Climate change and Southern Ocean ecosystems I: how changes in physical habitats directly affect marine biota. *Global Change Biology* 20:3004–3025.
- Cormack, R. M. (1964). Estimates of Survival from the Sighting of Marked Animals. *Biometrika* 51:429–438.
- Costa, D. P., L. A. Huckstadt, D. E. Crocker, B. I. McDonald, M. E. Goebel, and M. A. Fedak (2010). Approaches to Studying Climatic Change and its Role on the Habitat Selection of Antarctic Pinnipeds. *Integrative and Comparative Biology* 50:1018–1030.

- Coulson, T. (2001). Age, Sex, Density, Winter Weather, and Population Crashes in Soay Sheep. *Science* 292:1528–1531.
- Cowley, E., and G. M. Siriwardena (2005). Long-term variation in survival rates of Sand Martins *Riparia riparia*: dependence on breeding and wintering ground weather, age and sex, and their population consequences. *Bird Study* 52:237–251.
- Crawford, R. J. M., A. B. Makhado, and W. H. Oosthuizen (2018). Bottom-up and top-down control of the Benguela ecosystem's seabirds. *Journal of Marine Systems* 188:133–141.
- Croxall, J. P. (1982). Sexual dimorphism in snow petrels *Pagodroma nivea*. *Notornis* 29:171–180.
- Croxall, J. P. (2002). Environmental Change and Antarctic Seabird Populations. *Science* 297:1510–1514.
- Croxall, J. P., W. K. Steele, S. J. McInnes, and P. A. Prince (1995). Breeding distribution of the Snow Petrel *Pagodroma nivea*. *Marine Ornithology* 23:69–99.
- Cubaynes, S., P. F. Doherty, E. A. Schreiber, and O. Gimenez (2011). To breed or not to breed: a seabird's response to extreme climatic events. *Biology Letters* 7:303–306.
- Curio, E. (1983). Why do young birds reproduce less well? *Ibis* 125:400–404.
- Cushing, D. H. (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.
- David, C., B. Lange, T. Krumpen, F. Schaafsma, J. A. van Franeker, and H. Flores (2016). Under-ice distribution of polar cod *Boreogadus saida* in the central Arctic Ocean and their association with sea-ice habitat properties. *Polar Biology* 39:981–994.
- Davison, I. R. (1991). Environmental Effects on Algal Photosynthesis: Temperature. *Journal of Phycology* 27:2–8.
- Delord, K., P. Pinet, D. Pinaud, C. Barbraud, S. De Grissac, A. Lewden, Y. Cherel, and H. Weimerskirch (2016). Species-specific foraging strategies and segregation mechanisms of sympatric Antarctic fulmarine petrels throughout the annual cycle. *Ibis* 158:569–586.
- Descamps, S., F. Ramírez, S. Benjaminsen, T. Anker-Nilssen, R. T. Barrett, Z. Burr, S. Christensen-Dalsgaard, K.-E. Erikstad, D. B. Irons, S.-H. Lorentsen, M. L. Mallory, et al. (2019). Diverging phenological responses of Arctic seabirds to an earlier spring. *Global Change Biology* 25:4081–4091.

Bibliographie

- DeVries, A. L. (1988). The role of antifreeze glycopeptides and peptides in the freezing avoidance of Antarctic fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology—Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 90:611–621.
- Diamond, A. W., and C. M. Devlin (2003). Seabirds as indicators of changes in marine ecosystems: ecological monitoring on Machias Seal Island. *Environmental Monitoring and Assessment* 88:153–181.
- Duerr, R. E., J. McCusker, M. A. Parsons, S. S. Khalsa, P. L. Pulsifer, C. Thompson, R. Yan, D. L. McGuinness, and P. Fox (2015). Formalizing the semantics of sea ice. *Earth Science Informatics* 8:51–62.
- Emmerson, L., R. Pike, and C. Southwell (2011). Reproductive consequences of environment-driven variation in Adélie penguin breeding phenology. *Marine Ecology Progress Series* 440:203–216.
- Emmerson, L., and C. Southwell (2008). SEA ICE COVER AND ITS INFLUENCE ON ADÉLIE PENGUIN REPRODUCTIVE PERFORMANCE. *Ecology* 89:2096–2102.
- Emmerson, L., and C. Southwell (2011). Adélie penguin survival: age structure, temporal variability and environmental influences. *Oecologia* 167:951–965.
- Emmerson, L., C. Southwell, J. Clarke, M. Tierney, and K. Kerry (2015). Adélie penguin response parameters signal reduced prey accessibility: implications for predator–prey response curves. *Marine Biology* 162:1187–1200.
- Erasmus, B. F. N., A. S. V. Jaarsveld, S. L. Chown, M. Kshatriya, and K. J. Wessels (2002). Vulnerability of South African animal taxa to climate change. *Global Change Biology* 8:679–693.
- Fay, R., C. Barbraud, K. Delord, and H. Weimerskirch (2018). From early life to senescence: individual heterogeneity in a long-lived seabird. *Ecological Monographs* 88:60–73.
- Fernández-Méndez, M., C. Katlein, B. Rabe, M. Nicolaus, I. Peeken, K. Bakker, H. Flores, and A. Boetius (2015). Photosynthetic production in the central Arctic Ocean during the record sea-ice minimum in 2012. *Biogeosciences* 12:3525–3549.
- Fiedler, P. (2002). Environmental change in the eastern tropical Pacific Ocean: review of ENSO and decadal variability. *Marine Ecology Progress Series* 244:265–283.
- Fisher, D. O., I. P. F. Owens, and C. N. Johnson (2001). The Ecological Basis of Life History Variation in Marsupials. *Ecology* 82:3531–3540.
- Forcada, J., P. N. Trathan, K. Reid, E. J. Murphy, and J. P. Croxall (2006). Contrasting population changes in sympatric penguin species in association with climate warming. *Global Change Biology* 12:411–423.
- Forchhammer, M. C., and E. Post (2004). Using large-scale climate indices in climate change ecology studies. *Population Ecology* 46:1–12.

- Forslund, P., and T. Pärt (1995). Age and reproduction in birds — hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution* 10:374–378.
- Fossheim, M., R. Primicerio, E. Johannesen, R. B. Ingvaldsen, M. M. Aschan, and A. V. Dolgov (2015). Recent warming leads to a rapid borealization of fish communities in the Arctic. *Nature Climate Change* 5:673–677.
- Frainer, A., R. Primicerio, S. Kortsch, M. Aune, A. V. Dolgov, M. Fossheim, and M. M. Aschan (2017). Climate-driven changes in functional biogeography of Arctic marine fish communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114:12202–12207.
- Frankcombe, L. M., P. Spence, A. M. Hogg, M. H. England, and S. M. Griffies (2013). Sea level changes forced by Southern Ocean winds. *Geophysical Research Letters* 40:5710–5715.
- Frederiksen, M., F. Daunt, M. P. Harris, and S. Wanless (2008). The demographic impact of extreme events: stochastic weather drives survival and population dynamics in a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology* 77:1020–1029.
- Frederiksen, M., M. Edwards, A. J. Richardson, N. C. Halliday, and S. Wanless (2006). From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *Journal of Animal Ecology* 75:1259–1268.
- Frederiksen, M., R. Mavor, and S. Wanless (2007). Seabirds as environmental indicators: the advantages of combining data sets. *Marine Ecology Progress Series* 352:205–211.
- Fretwell, P. T., and P. N. Trathan (2019). Emperors on thin ice: three years of breeding failure at Halley Bay. *Antarctic Science* 31:133–138.
- Fretwell, S. D. (1972). *Populations in a Seasonal Environment*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Furness, R. W., J. J. D. Greenwood, and P. J. Jarvis (1993). Can birds be used to monitor the environment? In *Birds as Monitors of Environmental Change* (R. W. Furness and J. J. D. Greenwood, Editors). Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 1–41.
- Gagné, M.-È., N. P. Gillett, and J. C. Fyfe (2015). Observed and simulated changes in Antarctic sea ice extent over the past 50 years. *Geophysical Research Letters* 42:90–95.
- Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison, and C. Toïgo (2000). Temporal Variation in Fitness Components and Population Dynamics of Large Herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:367–393.
- Gaillard, J.-M., J.-F. Lemaître, V. Berger, C. Bonenfant, S. Devillard, M. Douhard, M. Gamelon, F. Plard, and J. D. Lebreton (2016). Life histories, axes of variation in. In *The Encyclopedia of Evolutionary Biology*. Elsevier. Academic Press, pp. 312–323.

Bibliographie

- Gaillard, J.-M., D. Pontier, D. Allainé, J. D. Lebreton, J. Trouvilliez, J. Clobert, and D. Allaine (1989). An Analysis of Demographic Tactics in Birds and Mammals. *Oikos* 56:59.
- Gaillard, J.-M., and N. G. Yoccoz (2003). Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology* 84:3294–3306.
- Gaillard, J.-M., N. G. Yoccoz, J.-D. Lebreton, C. Bonenfant, S. Devillard, A. Loison, D. Pontier, and D. Allaine (2005). Generation time: a reliable metric to measure life-history variation among mammalian populations. *The American Naturalist* 166:119–123.
- Garrison, D., A. Gibson, S. Coale, M. Gowing, Y. Okolodkov, C. Fritsen, and M. Jeffries (2005). Sea-ice microbial communities in the Ross Sea: autumn and summer biota. *Marine Ecology Progress Series* 300:39–52.
- Garrison, D. L., and K. R. Buck (1991). Surface-layer sea ice assemblages in Antarctic pack ice during the austral spring: environmental conditions, primary production and community structure. *Marine Ecology Progress Series* 75:161–172.
- Gaston, A. J. (2004). *Seabirds: A Natural History*. T & A D Poyser.
- Genovart, M., A. Sanz-Aguilar, A. Fernández-Chacón, J. M. Igual, R. Pradel, M. G. Forero, and D. Oro (2013). Contrasting effects of climatic variability on the demography of a trans-equatorial migratory seabird. *Journal of Animal Ecology* 82:121–130.
- Gianuca, D., S. C. Votier, D. Pardo, A. G. Wood, R. B. Sherley, L. Ireland, R. Choquet, R. Pradel, S. Townley, J. Forcada, G. N. Tuck, and R. A. Phillips (2019). Sex-specific effects of fisheries and climate on the demography of sexually dimorphic seabirds. *Journal of Animal Ecology* 88:1366–1378.
- Gillett, N. P., T. D. Kell, and P. D. Jones (2006). Regional climate impacts of the Southern Annular Mode. *Geophysical Research Letters* 33.
- Gimenez, O., A. Viallefont, A. Charmantier, R. Pradel, E. Cam, C. R. Brown, M. D. Anderson, M. B. Brown, R. Covas, and J. Gaillard (2008). The Risk of Flawed Inference in Evolutionary Studies When Detectability Is Less than One. *The American Naturalist* 172:441–448.
- Gordo, O., and J. J. Sanz (2008). The relative importance of conditions in wintering and passage areas on spring arrival dates: the case of long-distance Iberian migrants. *Journal of Ornithology* 149:199–210.
- Gradinger, R., B. Bluhm, and K. Iken (2010). Arctic sea-ice ridges—Safe heavens for sea-ice fauna during periods of extreme ice melt? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 57:86–95.

- Graversen, R. G., T. Mauritsen, M. Tjernström, E. Källén, and G. Svensson (2008). Vertical structure of recent Arctic warming. *Nature* 451:53–56.
- Grémillet, D., and T. Boulinier (2009). Spatial ecology and conservation of seabirds facing global climate change: a review. *Marine Ecology Progress Series* 391:121–137.
- 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.
- Gutt, J., N. Bertler, T. J. Bracegirdle, A. Buschmann, J. Comiso, G. Hosie, E. Isla, I. R. Schloss, C. R. Smith, J. Tournadre, and J. C. Xavier (2015). The Southern Ocean ecosystem under multiple climate change stresses - an integrated circumpolar assessment. *Global Change Biology* 21:1434–1453.
- Hamel, S., N. G. Yoccoz, and J.-M. Gaillard (2017). Assessing variation in life-history tactics within a population using mixture regression models: a practical guide for evolutionary ecologists. *Biological Reviews* 92:754–775.
- Hamer, K. C., R. W. Furness, and R. W. G. Caldow (1991). The effects of changes in food availability on the breeding ecology of great skuas *Catharacta skua* in Shetland. *Journal of Zoology* 223:175–188.
- Hansen, J., M. Sato, R. Ruedy, K. Lo, D. W. Lea, and M. Medina-Elizade (2006). Global temperature change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103:14288–14293.
- Harada, N. (2016). Review: Potential catastrophic reduction of sea ice in the western Arctic Ocean: Its impact on biogeochemical cycles and marine ecosystems. *Global and Planetary Change* 136:1–17.
- Harper, P. C., J. P. Croxall, and J. Cooper (1985). A guide to foraging methods used by marine birds in Antarctic and Subantarctic seas. *BIOMASS Handbook*, Cambridge, England.
- Harrison, X. A., J. D. Blount, R. Inger, D. R. Norris, and S. Bearhop (2011). Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. *Journal of Animal Ecology* 80:4–18.
- Harter, B. B., K. H. Elliott, G. J. Divoky, and G. K. Davoren (2013). Arctic Cod (*Boreogadus saida*) as Prey: Fish Length-Energetics Relationships in the Beaufort Sea and Hudson Bay. *Arctic* 66:191–196.
- Hazen, E. L., B. Abrahms, S. Brodie, G. Carroll, M. G. Jacox, M. S. Savoca, K. L. Scales, W. J. Sydeman, and S. J. Bograd (2019). Marine top predators as climate and ecosystem sentinels. *Frontiers in Ecology and the Environment* 17:565–574.

Bibliographie

- Hegseth, E. N., and C. H. Von Quillfeldt (2002). Low phytoplankton biomass and ice algal blooms in the Weddell Sea during the ice-filled summer of 1997. *Antarctic Science* 14:231–243.
- Hinke, J. T., S. G. Trivelpiece, and W. Z. Trivelpiece (2014). Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*) survival rates and their relationship to environmental indices in the South Shetland Islands, Antarctica. *Polar Biology* 37:1797–1809.
- Hipfner, J. M., L. K. Blight, R. W. Lowe, S. I. Wilhelm, G. J. Robertson, R. T. Barrett, T. Anker-Nilssen, and T. P. Good (2012). UNINTENDED CONSEQUENCES: HOW THE RECOVERY OF SEA EAGLE *HALIAEETUS* SPP. POPULATIONS IN THE NORTHERN HEMISPHERE IS AFFECTING SEABIRDS. 14.
- Hodum, P. J. (2006). Breeding biology of high-latitude Antarctic fulmarine petrels (Procellariidae). *Journal of Zoology* 256:139–149.
- Hoegh-Guldberg, O., and J. F. Bruno (2010). The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. *Science* 328:1523–1528.
- Hop, H., and H. Gjørseter (2013). Polar cod (*Boreogadus saida*) and capelin (*Mallotus villosus*) as key species in marine food webs of the Arctic and the Barents Sea. *Marine Biology Research* 9:878–894.
- 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.
- Horswill, C., N. Ratcliffe, J. A. Green, R. A. Phillips, P. N. Trathan, and J. Matthiopoulos (2016). Unravelling the relative roles of top-down and bottom-up forces driving population change in an oceanic predator. *Ecology* 97:1919–1928.
- Hunt, G. L., P. Stabeno, G. Walters, E. Sinclair, R. D. Brodeur, J. M. Napp, and N. A. Bond (2002). Climate change and control of the southeastern Bering Sea pelagic ecosystem. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 49:5821–5853.
- Hunter, C. M., H. Caswell, M. Runge, E. V. Regehr, S. Amstrup, and I. Stirling (2007). Polar bears in the Southern Beaufort Sea II: demography and population growth in relation to sea ice conditions. USGS Administrative Report. US Geological Survey.
- Hunter, M. D., and P. W. Price (1992). Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73:724–732.
- Iles, D. T., H. Lynch, R. Ji, C. Barbraud, K. Delord, and S. Jenouvrier (2020). Sea ice predicts long-term trends in Adélie penguin population growth, but not annual

- fluctuations: Results from a range-wide multiscale analysis. *Global Change Biology* 26:3788–3798.
- Isenmann, P. (1970). Contribution à la biologie de reproduction du petrel des neiges (*Pagodroma nivea* Forster). Le probleme de la petite et de la grande forme.
- Jenouvrier, S. (2013). Impacts of climate change on avian populations. *Global Change Biology* 19:2036–2057.
- Jenouvrier, S., L. M. Aubry, C. Barbraud, H. Weimerskirch, and H. Caswell (2017). Interacting effects of unobserved heterogeneity and individual stochasticity in the life history of the southern fulmar. *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12752>
- Jenouvrier, S., L. M. Aubry, C. Barbraud, H. Weimerskirch, and H. Caswell (2018a). Interacting effects of unobserved heterogeneity and individual stochasticity in the life history of the southern fulmar. *Journal of Animal Ecology* 87:212–222.
- Jenouvrier, S., C. Barbraud, B. Cazelles, and H. Weimerskirch (2005a). Modelling population dynamics of seabirds: importance of the effects of climate fluctuations on breeding proportions. *Oikos* 108:511–522.
- Jenouvrier, S., C. Barbraud, and H. Weimerskirch (2003). Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. *Journal of Animal Ecology* 72:576–587.
- Jenouvrier, S., C. Barbraud, and H. Weimerskirch (2005b). 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., H. Caswell, C. Barbraud, M. Holland, J. Strø eve, and H. Weimerskirch (2009). Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an emperor penguin population. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:1844–1847.
- Jenouvrier, S., M. Desprez, R. Fay, C. Barbraud, H. Weimerskirch, K. Delord, and H. Caswell (2018b). Climate change and functional traits affect population dynamics of a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology* 87:906–920.
- Jenouvrier, S., C. Péron, and H. Weimerskirch (2015). Extreme climate events and individual heterogeneity shape life-history traits and population dynamics. *Ecological Monographs* 85:605–624.
- Jimenez, A. G., C. Cooper-Mullin, E. A. Calhoun, and J. B. Williams (2014). Physiological underpinnings associated with differences in pace of life and metabolic rate in north temperate and neotropical birds. *Journal of Comparative Physiology B* 184:545–561.

Bibliographie

- Johannessen, O. M., L. Bengtsson, M. W. Miles, S. I. Kuzmina, V. A. Semenov, G. V. Alekseev, A. P. Nagurnyi, V. F. Zakharov, L. P. Bobylev, L. H. Pettersson, K. Hasselmann, and H. P. Cattle (2004). Arctic climate change: observed and modelled temperature and sea-ice variability. *Tellus A* 56:328–341.
- Jolly, G. M. (1965). Explicit Estimates from Capture-Recapture Data with Both Death and Immigration-Stochastic Model. *Biometrika* 52:225–247.
- Jouventin, P., and J. Bried (2001). The effect of mate choice on speciation in snow petrels. *Animal Behaviour* 62:123–132.
- Jouventin, P., and C.-R. Viot (1985). Morphological and genetic variability of Snow Petrels *Pagodroma nivea*. *Ibis* 127:430–441.
- Kim, S.-Y., A. Velando, R. Torres, and H. Drummond (2011). Effects of recruiting age on senescence, lifespan and lifetime reproductive success in a long-lived seabird. *Oecologia* 166:615–626.
- Kirkwood, R., and G. Robertson (1997). The Foraging Ecology of Female Emperor Penguins in Winter. *Ecological Monographs* 67:155–176.
- Kitaysky, A., and G. Hunt (2018). Seabird responses to a changing Bering Sea. *Marine Ecology Progress Series* 593:189–194.
- Kwok, R., and D. A. Rothrock (2009). Decline in Arctic sea ice thickness from submarine and ICESat records: 1958–2008. *Geophysical Research Letters* 36.
- Lack, D. L. (1968). Ecological adaptations for breeding in birds. *The Auk* 86:774–777.
- de Lavergne, C., J. B. Palter, E. D. Galbraith, R. Bernardello, and I. Marinov (2014). Cessation of deep convection in the open Southern Ocean under anthropogenic climate change. *Nature Climate Change* 4:278–282.
- Laws, R. M. (1985). The ecology of the Southern Ocean. *Amer. Scient.* 73:26–40.
- Le Galliard, J. F., O. Marquis, and M. Massot (2010). Cohort variation, climate effects and population dynamics in a short-lived lizard. *Journal of Animal Ecology* 79:1296–1307.
- Le Guen, C. L., A. Kato, B. Raymond, C. Barbraud, M. Beaulieu, C.-A. Bost, K. Delord, A. J. J. MacIntosh, X. Meyer, T. Raclot, M. Sumner, et al. (2018). Reproductive performance and diving behaviour share a common sea-ice concentration optimum in Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Global Change Biology* 24:5304–5317.
- Lebreton, J., J. D. Nichols, R. J. Barker, R. Pradel, and J. A. Spendelov (2009). Chapter 3 Modeling Individual Animal Histories with Multistate Capture–Recapture Models. In *Advances in Ecological Research*. Elsevier, pp. 87–173.

- Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson (1992). Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs* 62:67–118.
- Lee, D. E., N. Nur, and W. J. Sydeman (2007). Climate and demography of the planktivorous Cassin's auklet *Ptychoramphus aleuticus* off northern California: implications for population change. *Journal of Animal Ecology* 76:337–347.
- Lemaître, J.-F., V. Berger, C. Bonenfant, M. Douhard, M. Gamelon, F. Plard, and J.-M. Gaillard (2015). Early-late life trade-offs and the evolution of ageing in the wild. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282:20150209.
- Lescroël, A., K. M. Dugger, G. Ballard, and D. G. Ainley (2009). Effects of individual quality, reproductive success and environmental variability on survival of a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology* 78:798–806.
- Leslie, P. H. (1957). An Analysis of the Data for Some Experiments Carried out by Gause with Populations of the Protozoa, *Paramecium Aurelia* and *Paramecium Caudatum*. *Biometrika* 44:314–327.
- Li, X., D. M. Holland, E. P. Gerber, and C. Yoo (2014). Impacts of the north and tropical Atlantic Ocean on the Antarctic Peninsula and sea ice. *Nature* 505:538–542.
- Liker, A., and T. Székely (2005). Mortality costs of sexual selection and parental care in natural populations of birds. *Evolution* 59:890–897.
- Lindsay, R. W., J. Zhang, A. Schweiger, M. Steele, and H. Stern (2009). Arctic Sea Ice Retreat in 2007 Follows Thinning Trend. *Journal of Climate* 22:165–176.
- Liu, J., and J. A. Curry (2010). Accelerated warming of the Southern Ocean and its impacts on the hydrological cycle and sea ice. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:14987–14992.
- 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.
- Lynch, H., W. Fagan, R. Naveen, S. Trivelpiece, and W. Trivelpiece (2012). Differential advancement of breeding phenology in response to climate may alter staggered breeding among sympatric pygoscelid penguins. *Marine Ecology Progress Series* 454:135–145.
- MacArthur, R. H., and E. O. Wilson (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.
- Marchant, S., and P. J. Higgins (1990). *Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic birds*. Vol. 1: Ratites to Ducks, Part A-Ratites to Petrels, Part B-Australian Pelican to Ducks. Oxford University Press, Melbourne.

Bibliographie

- Marra, P. P., K. A. Hobson, and R. T. Holmes (1998). Linking Winter and Summer Events in a Migratory Bird by Using Stable-Carbon Isotopes. *Science* 282:1884–1886.
- Marshall, G. J. (2003). Trends in the Southern Annular Mode from observations and reanalyses. *Journal of Climate* 16:4134–4143.
- Martin, K. (1995). Patterns and Mechanisms for Age-dependent Reproduction and Survival in Birds. *American Zoologist* 35:340–348.
- Maslanik, J., J. Stroeve, C. Fowler, and W. Emery (2011). Distribution and trends in Arctic sea ice age through spring 2011. *Geophysical Research Letters* 38.
- Massom, R. A., and S. E. Stammerjohn (2010). Antarctic sea ice change and variability – Physical and ecological implications. *Polar Science* 4:149–186.
- Massom, R., K. Hill, C. Barbraud, N. Adams, A. Ancel, L. Emmerson, and M. Pook (2009). Fast ice distribution in Adélie Land, East Antarctica: interannual variability and implications for emperor penguins *Aptenodytes forsteri*. *Marine Ecology Progress Series* 374:243–257.
- McNamara, J. M., and A. I. Houston (1996). State-dependent life histories. *Nature* 380:215–221.
- Meehl, G. A., J. M. Arblaster, and W. G. Strand Jr (2000). Sea-ice effects on climate model sensitivity and low frequency variability. *Climate Dynamics* 16:257–271.
- Meiners, K. M., M. Vancoppenolle, S. Thanassekos, G. S. Dieckmann, D. N. Thomas, J.-L. Tison, K. R. Arrigo, D. L. Garrison, A. McMinn, D. Lannuzel, P. van der Merwe, et al. (2012). Chlorophyll a in Antarctic sea ice from historical ice core data. *Geophysical Research Letters* 39.
- Melbourne-Thomas, J. (2020). Climate shifts for krill predators. *Nature Climate Change* 10:390–391.
- Meyer, B., U. Freier, V. Grimm, J. Groeneveld, B. P. V. Hunt, S. Kerwath, R. King, C. Klaas, E. Pakhomov, K. M. Meiners, J. Melbourne-Thomas, et al. (2017). The winter pack-ice zone provides a sheltered but food-poor habitat for larval Antarctic krill. *Nature Ecology & Evolution* 1:1853–1861.
- Michielsen, R. J., A. N. Ausems, D. Jakubas, M. Pętllicki, J. Plenzler, J. Shamoun-Baranes, and K. Wojczulanis-Jakubas (2019). Nest characteristics determine nest microclimate and affect breeding output in an Antarctic seabird, the Wilson’s storm-petrel. *PLOS ONE* 14:e0217708.
- Micol, T., and P. Jouventin (2001). Long-term population trends in seven Antarctic seabirds at Pointe Géologie (Terre Adélie). *Polar Biology* 24:175–185.
- Montevecchi, W. (1997). Centurial and decadal oceanographic influences on changes in northern gannet populations and diets in the north-west Atlantic: implications for climate change. *ICES Journal of Marine Science* 54:608–614.

- Moreau, S., M. Vancoppenolle, B. Delille, J.-L. Tison, J. Zhou, M. Kotovitch, D. N. Thomas, N.-X. Geilfus, and H. Goosse (2015). Drivers of inorganic carbon dynamics in first-year sea ice: A model study. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 120:471–495.
- Morganti, M., R. Ambrosini, and M. Sarà (2019). Different trends of neighboring populations of Lesser Kestrel: Effects of climate and other environmental conditions. *Population Ecology* 61:300–314.
- Mougin, J.-L. (1968). Etude écologique de quatre espèces de pétrels antarctiques. *Oiseau et RFO*:2–52.
- Mundy, C., M. Gosselin, Y. Gratton, K. Brown, V. Galindo, K. Campbell, M. Levasseur, D. Barber, T. Papakyriakou, and S. Bélanger (2014). Role of environmental factors on phytoplankton bloom initiation under landfast sea ice in Resolute Passage, Canada. *Marine Ecology Progress Series* 497:39–49.
- Nevoux, M., J. Forcada, C. Barbraud, J. Croxall, and H. Weimerskirch (2010). Bet-hedging response to environmental variability, an intraspecific comparison. *Ecology* 91:2416–2427.
- Nevoux, M., H. Weimerskirch, and C. Barbraud (2007). Environmental variation and experience-related differences in the demography of the long-lived black-browed albatross. *Journal of Animal Ecology* 76:159–167.
- Newton, I. (1998). Population limitation in birds. Academic press, San Diego.
- Nicol, S., T. Pauly, N. L. Bindoff, S. Wright, and others (2000). Ocean circulation off east Antarctica affects ecosystem structure and sea-ice extent. *Nature* 406:504.
- Nicol, S., A. Worby, and R. Leaper (2008). Changes in the Antarctic sea ice ecosystem: potential effects on krill and baleen whales. *Marine and Freshwater Research* 59:361–382.
- Nicolaus, M., C. Katlein, J. Maslanik, and S. Hendricks (2012). Changes in Arctic sea ice result in increasing light transmittance and absorption. *Geophysical Research Letters* 39.
- Norkko, A., S. F. Thrush, V. J. Cummings, M. M. Gibbs, N. L. Andrew, J. Norkko, and A.-M. Schwarz (2007). Trophic Structure of Coastal Antarctic Food Webs Associated with Changes in Sea Ice and Food Supply. *Ecology* 88:2810–2820.
- Nussey, D. H., L. E. B. Kruuk, A. Donald, M. Fowlie, and T. H. Clutton-Brock (2006). The rate of senescence in maternal performance increases with early-life fecundity in red deer. *Ecology Letters* 9:1342–1350.
- Olivier, F., J. A. van Franeker, J. C. S. Creuwels, and E. J. Woehler (2005). Variations of snow petrel breeding success in relation to sea-ice extent: detecting local response to large-scale processes? *Polar Biology* 28:687–699.

Bibliographie

- Oosthuizen, W. C., M. Postma, R. Altwegg, M. Nevoux, R. Pradel, M. N. Bester, and P. J. N. de Bruyn (2019). Individual heterogeneity in life-history trade-offs with age at first reproduction in capital breeding elephant seals. *Population Ecology* 61:421–435.
- Oro, D., and R. W. Furness (2002). Influences of Food Availability and Predation on Survival of Kittiwakes. *Ecology* 83:2516–2528.
- Oro, D., N. Hernández, L. Jover, and M. Genovart (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., R. Torres, C. Rodríguez, and H. Drummond (2010). Climatic influence on demographic parameters of a tropical seabird varies with age and sex. *Ecology* 91:1205–1214.
- Pachauri, R. K., M. R. Allen, V. R. Barros, J. Broome, W. Cramer, R. Christ, J. A. Church, L. Clarke, Q. Dahe, P. Dasgupta, and others (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.*
- Pacoureau, N., M. Authier, K. Delord, and C. Barbraud (2018). Population response of an apex Antarctic consumer to its prey and climate fluctuations. *Oecologia* 189:279–291.
- Pacoureau, N., K. Delord, S. Jenouvrier, and C. Barbraud (2019). Demographic and population responses of an apex predator to climate and its prey: a long-term study of South Polar Skuas. *Ecological Monographs* 89:e01388.
- Paolo, F. S., H. A. Fricker, and L. Padman (2015). Volume loss from Antarctic ice shelves is accelerating. *Science* 348:327–331.
- Pardo, D., C. Barbraud, M. Authier, and H. Weimerskirch (2013). Evidence for an age-dependent influence of environmental variations on a long-lived seabird's life-history traits. *Ecology* 94:208–220.
- Parkinson, C. L., and N. E. DiGirolamo (2016). New visualizations highlight new information on the contrasting Arctic and Antarctic sea-ice trends since the late 1970s. *Remote Sensing of Environment* 183:198–204.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37:637–669.
- Parmesan, C., N. Ryrholm, C. Stefanescu, J. K. Hill, C. D. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J. Kullberg, T. Tammaru, W. J. Tennent, et al. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399:579–583.
- Parry, M., M. L. Parry, O. Canziani, J. Palutikof, P. Van der Linden, and C. Hanson (2007). *Climate change 2007-impacts, adaptation and vulnerability: Working*

group II contribution to the fourth assessment report of the IPCC. Cambridge University Press.

- Paterson, J. T., J. J. Rotella, K. R. Arrigo, and R. A. Garrott (2015). Tight coupling of primary production and marine mammal reproduction in the Southern Ocean. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282:20143137.
- Perkins, A., N. Ratcliffe, D. Suddaby, B. Ribbands, C. Smith, P. Ellis, E. Meek, and M. Bolton (2018). Combined bottom-up and top-down pressures drive catastrophic population declines of Arctic skuas in Scotland. *Journal of Animal Ecology* 87:1573–1586.
- 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.
- Perovich, D. K. (1991). Seasonal changes in sea ice optical properties during fall freeze-up. *Cold Regions Science and Technology* 19:261–273.
- Perovich, D. K., S. V. Nghiem, T. Markus, and A. Schweiger (2007). Seasonal evolution and interannual variability of the local solar energy absorbed by the Arctic sea ice–ocean system. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 112.
- Petrou, K., and P. Ralph (2011). Photosynthesis and net primary productivity in three Antarctic diatoms: possible significance for their distribution in the Antarctic marine ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 437:27–40.
- Pianka, E. R. (1970). On r-and K-selection. *The American Naturalist* 104:592–597.
- Plaistow, S. J., C. T. Lapsley, and T. G. Benton (2006). Context-Dependent Intergenerational Effects: The Interaction between Past and Present Environments and Its Effect on Population Dynamics. *The American Naturalist* 167:206–215.
- Post, E., U. S. Bhatt, C. M. Bitz, J. F. Brodie, T. L. Fulton, M. Hebblewhite, J. Kerby, S. J. Kutz, I. Stirling, and D. A. Walker (2013). Ecological Consequences of Sea-Ice Decline. *Science* 341:519–524.
- Power, M. E. (1992). Top-Down and Bottom-Up Forces in Food Webs: Do Plants Have Primacy. *Ecology* 73:733–746.
- Pradel, R. (2005). Multievent: An Extension of Multistate Capture–Recapture Models to Uncertain States. *Biometrics* 61:442–447.
- Pradel, R., C. M. A. 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.
- Prévost, J. (1969). A propos des petrels des neiges de la Terre Adélie. *Oiseau*:91–112.

Bibliographie

- Quillfeldt, P. (2001). Variation in breeding success in Wilson's storm petrels: influence of environmental factors. *Antarctic Science* 13:400–409.
- Rau, G. H., D. G. Ainley, J. L. Bengtson, J. J. Torres, and T. L. Hopkins (1992). 15 N/14 N and 13 C/12 C in Weddell Sea birds, seals, and fish: implications for diet and trophic structure. *Marine Ecology Progress Series*:1–8.
- Regehr, H., and W. Montevecchi (1997). Interactive effects of food shortage and predation on breeding failure of black-legged kittiwakes: indirect effects of fisheries activities and implications for indicator species. *Marine Ecology Progress Series* 155:249–260.
- Reiss, C., A. Cossio, J. Santora, K. Dietrich, A. Murray, B. Mitchell, J. Walsh, E. Weiss, C. Gimpel, C. Jones, and G. Watters (2017). Overwinter habitat selection by Antarctic krill under varying sea-ice conditions: implications for top predators and fishery management. *Marine Ecology Progress Series* 568:1–16.
- Renner, A. H. H., S. Gerland, C. Haas, G. Spreen, J. F. Beckers, E. Hansen, M. Nicolaus, and H. Goodwin (2014). Evidence of Arctic sea ice thinning from direct observations. *Geophysical Research Letters* 41:5029–5036.
- Riaux-Gobin, C., M. Poulin, R. Prodon, and P. Treguer (2003). Land-fast ice microalgal and phytoplanktonic communities (Adélie Land, Antarctica) in relation to environmental factors during ice break-up. *Antarctic Science* 15:353–364.
- Ribic, C. A., D. G. Ainley, and W. R. Fraser (1991). Habitat selection by marine mammals in the marginal ice zone. *Antarctic Science* 3:181–186.
- Ricklefs, R. E. (1991). Structures and transformations of life histories. *Functional Ecology* 5:174–183.
- Ridoux, V., and C. Offredo (1989). The diets of five summer breeding seabirds in Adélie Land, Antarctica. *Polar Biology* 9:137–145.
- Rigor, I. G., and J. M. Wallace (2004). Variations in the age of Arctic sea-ice and summer sea-ice extent. *Geophysical Research Letters* 31.
- Roff D, A. (1992). *The evolution of life histories theory and analysis*. Chapman and Hall, NY.
- Ropert-Coudert, Y., A. Kato, X. Meyer, M. Pellé, A. J. J. MacIntosh, F. Angelier, O. Chastel, M. Widmann, B. Arthur, B. Raymond, and T. Raclot (2015). A complete breeding failure in an Adélie penguin colony correlates with unusual and extreme environmental events. *Ecography* 38:111–113.
- Rose, M. R. (1983). Theories of Life-History Evolution. *American Zoologist* 23:15–23.
- Rushing, C. S., T. B. Ryder, and P. P. Marra (2016). Quantifying drivers of population dynamics for a migratory bird throughout the annual cycle. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283:20152846.

- Rysgaard, S., M. Kühl, R. Glud, and J. Würgler Hansen (2001). Biomass, production and horizontal patchiness of sea ice algae in a high-Arctic fjord (Young Sound, NE Greenland). *Marine Ecology Progress Series* 223:15–26.
- Sæther, B.-E. (1987). The influence of body weight on the covariation between reproductive traits in European birds. *Oikos*:79–88.
- Sæther, B.-E., and Ø. Bakke (2000). Avian Life History Variation and Contribution of Demographic Traits to the Population Growth Rate. *Ecology* 81:642–653.
- Sæther, B.-E., S. Engen, V. Grøtan, W. Fiedler, E. Matthysen, M. E. Visser, J. Wright, A. P. Møller, F. Adriaensen, H. Van Balen, D. Balmer, et al. (2007). The extended Moran effect and large-scale synchronous fluctuations in the size of great tit and blue tit populations. *Journal of Animal Ecology* 76:315–325.
- Sagar, P. M., A. J. D. Tennyson, and C. M. Miskelly (1996). Breeding and survival of Snares Cape Pigeons *Daption capense australe* at The Snares, New Zealand. *Notornis*:197–207.
- Saino, N., T. Szép, M. Romano, D. Rubolini, F. Spina, and A. P. Møller (2004). Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarters in a trans-Saharan migratory bird. *Ecology Letters* 7:21–25.
- Sakshaug, E. (2004). Primary and Secondary Production in the Arctic Seas. In *The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean* (R. Stein and R. W. MacDonald, Editors). Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 57–81.
- Sandvik, H., K. E. Erikstad, R. T. Barrett, and N. G. Yoccoz (2005). The effect of climate on adult survival in five species of North Atlantic seabirds. *Journal of Animal Ecology* 74:817–831.
- Sanz-Aguilar, A., B. Massa, F. L. Valvo, D. Oro, E. Minguez, and G. Tavecchia (2009). Contrasting age-specific recruitment and survival at different spatial scales: a case study with the European storm petrel. *Ecography* 32:637–646.
- Sather, B.-E., S. Engen, and E. Matthysen (2002). Demographic Characteristics and Population Dynamical Patterns of Solitary Birds. *Science* 295:2070–2073.
- Sauser, C., K. Delord, and C. Barbraud (2018). Increased sea ice concentration worsens fledging condition and juvenile survival in a pagophilic seabird, the snow petrel. *Biology Letters* 14:20180140.
- Schaub, M., W. Kania, and U. Köppen (2005). Variation of primary production during winter induces synchrony in survival rates in migratory white storks *Ciconia ciconia*. *Journal of Animal Ecology* 74:656–666.
- Schwarz, C. J., R. E. Bailey, J. R. Irvine, and F. C. Dalziel (1993). Estimating Salmon Spawning Escapement Using Capture–Recapture Methods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50:1181–1197.

Bibliographie

- Seber, G. A. F. (1965). A Note on the Multiple-Recapture Census. *Biometrika* 52:249–259.
- Serreze, M. C., M. M. Holland, and J. Stroeve (2007). Perspectives on the Arctic's Shrinking Sea-Ice Cover. *Science* 315:1533–1536.
- Serreze, M. C., and J. Stroeve (2015). Arctic sea ice trends, variability and implications for seasonal ice forecasting. *Philosophical transactions. Series A, Mathematical, physical, and engineering sciences* 373.
- Siegel, V., A. Skibowski, and U. Harm (1992). Community structure of the epipelagic zooplankton community under the sea-ice of the northern Weddell Sea. *Polar Biology* 12.
- Simmonds, I. (2015). Comparing and contrasting the behaviour of Arctic and Antarctic sea ice over the 35 year period 1979–2013. *Annals of Glaciology* 56:18–28.
- Siniff, D. B., R. A. Garrott, J. J. Rotella, W. R. Fraser, and D. G. Ainley (2008). Opinion: Projecting the effects of environmental change on Antarctic seals. *Antarctic Science* 20:425–435.
- Skalski, J. R. (1996). Regression of abundance estimates from mark–recapture surveys against environmental covariates. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53(1):196–204.
- Smith, J. M. (1958). The effects of temperature and of egg-laying on the longevity of *Drosophila subobscura*. *Journal of Experimental Biology* 35:832–842.
- Smith, W., P. Sedwick, K. Arrigo, D. Ainley, and A. Orsi (2012). The Ross Sea in a Sea of Change. *Oceanography* 25:90–103.
- Stammerjohn, S., and T. Maksym (2016). Gaining (and losing) Antarctic sea ice: variability, trends and mechanisms. In *Sea Ice*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 261–289.
- Stammerjohn, S., R. Massom, D. Rind, and D. Martinson (2012). Regions of rapid sea ice change: An inter-hemispheric seasonal comparison. *Geophysical Research Letters* 39.
- Stearns, S. C. (1976). Life-History Tactics: A Review of the Ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51:3.
- Stearns, S. C. (1983). The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in the mammals. *Oikos*:173–187.
- Stearns, S. C., and T. J. Kawecki (1994). Fitness Sensitivity and the Canalization of Life-History Traits. *Evolution* 48:1438.

- Stein, R., and R. W. Macdonald (2004). Organic Carbon Budget: Arctic Ocean vs. Global Ocean. In *The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean* (R. Stein and R. W. MacDonald, Editors). Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 315–322.
- Stenseth, N. (2002). Ecological Effects of Climate Fluctuations. *Science* 297:1292–1296.
- Stenseth, N. C., K.-S. Chan, H. Tong, R. Boonstra, S. Boutin, C. J. Krebs, E. Post, M. O’Donoghue, N. G. Yoccoz, M. C. Forchhammer, and J. W. Hurrell (1999). Common Dynamic Structure of Canada Lynx Populations Within Three Climatic Regions. *Science* 285:1071–1073.
- Stenseth, N. C., A. Mysterud, G. Ottersen, J. W. Hurrell, K.-S. Chan, and M. Lima (2002). Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297:1292–1296.
- Stenseth, N. C., G. Ottersen, J. W. Hurrell, A. Mysterud, M. Lima, K.-S. Chan, N. G. Yoccoz, and B. Adlandsvik (2003). Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270:2087–2096.
- Stroeve, J. C., S. Jenouvrier, G. G. Campbell, C. Barbraud, and K. Delord (2016). Mapping and assessing variability in the Antarctic marginal ice zone, pack ice and coastal polynyas in two sea ice algorithms with implications on breeding success of snow petrels. *The Cryosphere* 10:1823–1843.
- Sydeman, W. J., E. Poloczanska, T. E. Reed, and S. A. Thompson (2015). Climate change and marine vertebrates. *Science* 350:772–777.
- Sydeman, W., S. Thompson, and A. Kitaysky (2012). Seabirds and climate change: roadmap for the future. *Marine Ecology Progress Series* 454:107–117.
- Tavecchia, G., E. Minguéz, A. De León, M. Louzao, and D. Oro (2008). Living close, doing differently: small-scale asynchrony in demography of two species of seabirds. *Ecology* 89:77–85.
- Tavecchia, G., R. Pradel, V. Boy, A. R. Johnson, and F. Cézilly (2001). Sex- and Age-Related Variation in Survival and Cost of First Reproduction in Greater Flamingos. *Ecology* 82:165–174.
- Thackeray, S. J., T. H. Sparks, M. Frederiksen, S. Burthe, P. J. Bacon, J. R. Bell, M. S. Botham, T. M. Brereton, P. W. Bright, L. Carvalho, T. Clutton-Brock, et al. (2010). Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology* 16:3304–3313.
- Thomas, C. D. (2010). Climate, climate change and range boundaries. *Diversity and Distributions* 16:488–495.
- Thomas, D. N., and G. S. Dieckmann (2008). *Sea Ice: An Introduction to its Physics, Chemistry, Biology and Geology*. John Wiley & Sons.

Bibliographie

- Tompkins, E. M., and D. J. Anderson (2019). Sex-specific patterns of senescence in Nazca boobies linked to mating system. *Journal of Animal Ecology* 88:986–1000.
- Turkington, R. (2009). Top-down and bottom-up forces in mammalian herbivore – vegetation systems: an essay review. *Botany* 87:723–739.
- Turner, J., J. S. Hosking, G. J. Marshall, T. Phillips, and T. J. Bracegirdle (2016). Antarctic sea ice increase consistent with intrinsic variability of the Amundsen Sea Low. *Climate Dynamics* 46:2391–2402.
- Turner, J., J. S. Hosking, T. Phillips, and G. J. Marshall (2013). Temporal and spatial evolution of the Antarctic sea ice prior to the September 2012 record maximum extent: RECORD EXTENT OF ANTARCTIC SEA ICE. *Geophysical Research Letters* 40:5894–5898.
- Vacchi, M., P. Koubbi, L. Ghigliotti, and E. Pisano (2012). Sea-Ice Interactions with Polar Fish: Focus on the Antarctic Silverfish Life History. In *Adaptation and Evolution in Marine Environments, Volume 1* (G. di Prisco and C. Verde, Editors). Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 51–73.
- Vancoppenolle, M., K. M. Meiners, C. Michel, L. Bopp, F. Brabant, G. Carnat, B. Delille, D. Lannuzel, G. Madec, S. Moreau, J.-L. Tison, and P. van der Merwe (2013). Role of sea ice in global biogeochemical cycles: emerging views and challenges. *Quaternary Science Reviews* 79:207–230.
- Vaughan, D. G., G. J. Marshall, W. M. Connolley, C. Parkinson, R. Mulvaney, D. A. Hodgson, J. C. King, C. J. Pudsey, and J. Turner (2003). Recent rapid regional climate warming on the antarctic peninsula. *Climatic Change* 60:243–274.
- Vaupel, J. W., and A. I. Yashin (1985). Heterogeneity's Ruses: Some Surprising Effects of Selection on Population Dynamics. *The American Statistician* 39:176–185.
- Veit, R. R., and G. L. Hunt (1991). Broadscale density and aggregation of pelagic birds from a circumnavigational survey of the Antarctic Ocean. *The Auk* 108:790–800.
- Verhulst, P.F. (1838). Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corresp. Math. Phys.* 10:113–126.
- Visser, M. E., and C. Both (2005). Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272:2561–2569.
- Visser, M. E., A. C. Perdeck, J. H. V. Balen, and C. Both (2009). Climate change leads to decreasing bird migration distances. *Global Change Biology* 15:1859–1865.
- Voigt, W., J. Perner, A. J. Davis, T. Eggers, J. Schumacher, R. Bährmann, B. Fabian, W. Heinrich, G. Köhler, D. Lichter, R. Marsteller, and F. W. Sander (2003). Trophic Levels Are Differentially Sensitive to Climate. *Ecology* 84:2444–2453.

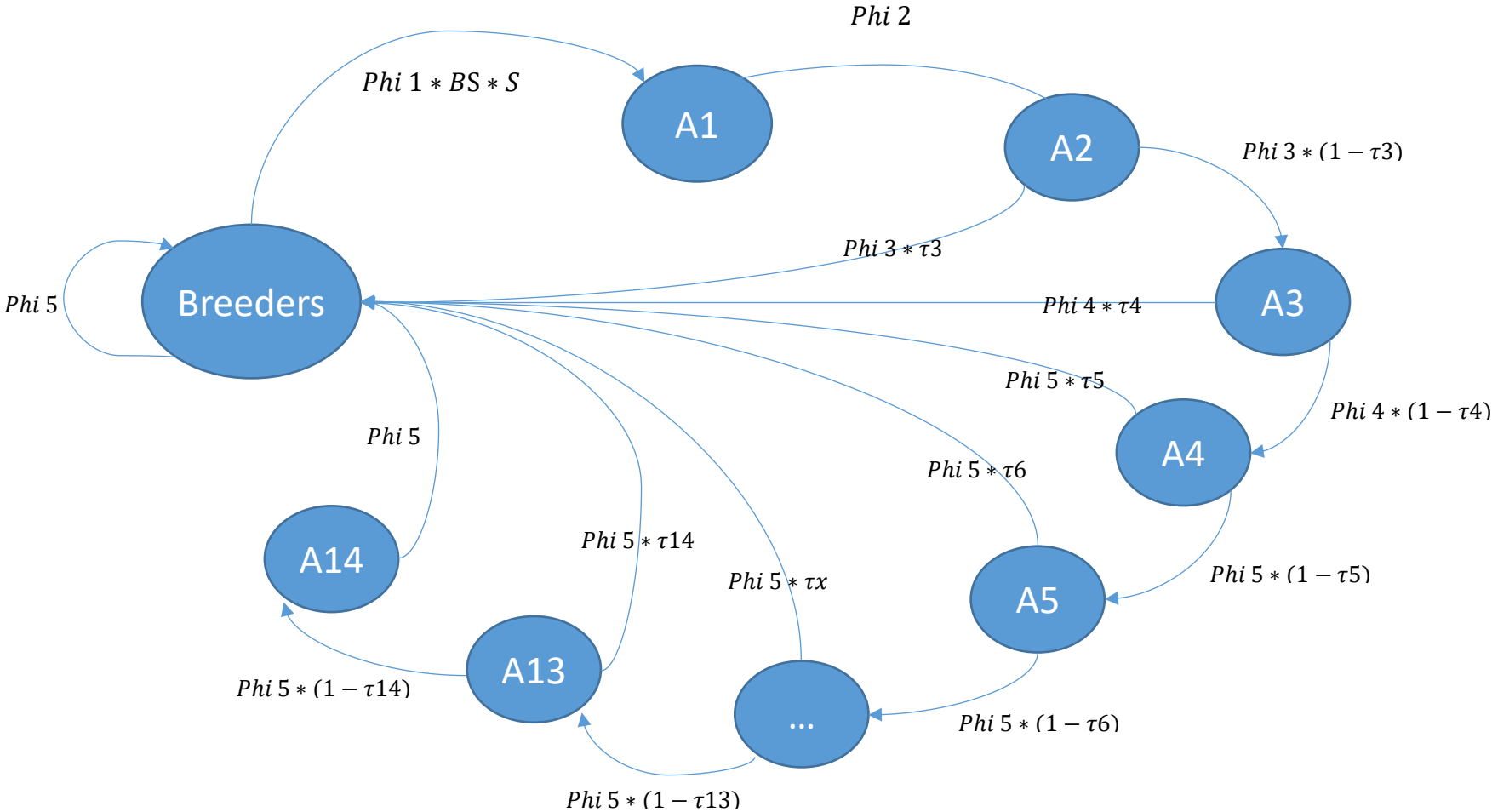
- Votier, S. C., M. Heubeck, and R. W. Furness (2008). Using inter-colony variation in demographic parameters to assess the impact of skua predation on seabird populations. *Ibis* 150:45–53.
- Wadhams, P. (1995). Arctic sea ice extent and thickness. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series A: Physical and Engineering Sciences* 352:301–319.
- Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, and F. Bairlein (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389–395.
- Warham, J. (1990). *The petrels: their ecology and breeding systems*. A&C Black.
- Watanabe, Y. Y., K. Ito, N. Kokubun, and A. Takahashi (2020). Foraging behavior links sea ice to breeding success in Antarctic penguins. *Science Advances* 6:eaba4828.
- Weeks, W. F., and S. F. Ackley (1986). The Growth, Structure, and Properties of Sea Ice. In *The Geophysics of Sea Ice* (N. Untersteiner, Editor). Springer US, Boston, MA, pp. 9–164.
- Weimerskirch, H., C. Barbraud, and P. Lys (2000). Sex Differences in Parental Investment and Chick Growth in Wandering Albatrosses: Fitness Consequences. *Ecology* 81:309–318.
- Went, F. W. (1953). The Effect of Temperature on Plant Growth. *Annual Review of Plant Physiology* 4:347–362.
- Werner, I., J. Ikävalko, and H. Schünemann (2007). Sea-ice algae in Arctic pack ice during late winter. *Polar Biology* 30:1493–1504.
- Williams, G. C. (1966). Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist* 100:687–690.
- Wilson, A. J., and D. H. Nussey (2010). What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends in Ecology & Evolution* 25:207–214.
- Wilson, P., D. Ainley, N. Nur, S. Jacobs, K. Barton, G. Ballard, and J. Comiso (2001). Adélie penguin population change in the pacific sector of Antarctica: relation to sea-ice extent and the Antarctic Circumpolar Current. *Marine Ecology Progress Series* 213:301–309.
- Zwally, H. J., B. Schutz, W. Abdalati, J. Abshire, C. Bentley, A. Brenner, J. Bufton, J. Dezio, D. Hancock, D. Harding, T. Herring, et al. (2002). ICESat's laser measurements of polar ice, atmosphere, ocean, and land. *Journal of Geodynamics* 34:405–445.

Appendix A

Related to Sauser C., Delord K. and Barbraud C. (in prep). Climate change favors the dynamics of a long-lived Antarctic seabird. (Chapter 2: Climate change favors the dynamics of a long-lived Antarctic seabird)

Appendix A

Appendix A1. Life cycle diagram and matrix used to project the cape petrel population (pre-breeding census) at Pointe Géologie, Terre Adélie, Antarctica. Circles indicated age-classes [A1: individuals 1 year old, A2: 2 years old ...etc]. Phi 1: first-year survival probability, phi 2: survival probability year 2, phi3: survival probability year 3, phi 4: survival probability year 4, phi 5: survival probability year 5 and older. $\tau_{3,4...14}$: age-specific proportion of breeder. BS: breeding success. S: Hatching sex ratio.



Appendix A

	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A x	A12	A13	A14	Breeders			
A1												$\Phi_1 * BS * S$		
A2	Φ_2													
A3		$\Phi_3 * \tau_3$												
A4			$\Phi_4 * \tau_4$											
A5				$\Phi_5 * \tau_5$										
A6					$\Phi_5 * \tau_6$									
A7						.								
A8							.							
A9								.						
A10									.					
A11										.				
A12														
A13														
A14														
Breeders		$\Phi_3 * (1 - \tau_3)$	$\Phi_4 * (1 - \tau_4)$	$\Phi_5 * (1 - \tau_5)$	$\Phi_5 * (1 - \tau_6)$	$\Phi_5 * \tau_{14}$ $\Phi_5 * (1 - \tau_{14})$	Φ_5	Φ_5

Appendix B

Related to Sauser C., Delord K. and Barbraud C. Demographic sensitivity to environmental forcings: a multi-trait, multi-colony approach. In revision in *Oikos*. (Chapter 3: Demographic sensitivity to environmental forcings: a multi-trait, multi-colony approach)

Appendix B

Appendix B1: Study species

Snow petrels are small Procellariiformes (200-500 g, 80-90 cm wingspan) breeding on rockscape of the coastline and within the Antarctic continent and some sub-Antarctic islands (Brooke and Cox 2004). Adults arrive in late October – early November at their breeding site and lay a single egg in December that hatches in January. The chick fledges in March at a size similar to that of an adult. Snow petrels forage over Antarctic waters partly covered by sea ice, preying on sea ice-associated species, mainly small fish (Antarctic silverfish) and crustaceans (Antarctic krill *Euphausia superba*, ice krill *E. crystallophias* and amphipods such as *Themisto gaudichaudii*), whose proportions vary according to locality (Ainley et al. 1984, Ridoux and Offredo 1989, Rau et al. 1992). On average 550 pairs of snow petrels breed on Ile des Pétrels and 800-1000 pairs breed in the entire archipelago (Micol & Jouventin, 2001; CEBC-CNRS unpublished data).

On the colonies studied, we did not observe any migration of breeders between colonies. Snow petrels therefore have a high fidelity to breeding sites and this observation is consistent with what Jouventin & Bried (2001), have already shown on snow petrels.

Appendix B2: Structure of the general model and goodness-of-fit tests

First, we developed a general model where all mathematical parameters were identifiable. Indeed, the fully time-dependent model had too many non-estimated mathematical parameters and was highly rank deficient. We thus considered a model where the time dependence was only kept for recapture probability, all other parameters being state, sex and colony dependent. All the mathematical parameters were estimated for this model, which was considered as appropriate for further modelling. The goodness of fit tests (GOF) for multistate models (Pradel et al. 2003) were performed on our general model using the software U-Care (v2.3.4 Choquet, Lebreton, Gimenez, Reboulet, & Pradel, 2009) to test whether this model fitted the data. We ran the test on the JollyMoVe (JMV, Brownie et al., 1993) umbrella model for multistate data.

Second, we performed a model selection using program E-SURGE (v.2.1.4, Choquet, Rouan & Pradel 2009b) to i) investigate the effects of state, sex, and colony on demographic rates, and the effects of time, state, sex and colony on recapture probability, and ii) obtain a reference model to test for the effects of covariates. Model selection was done using the Akaike Information Criterion (AIC). The best model was the lowest AIC model, and we considered that two models i and j were different when the ΔAIC was greater than 2, where $\Delta AIC = AIC_i - AIC_j$ (Anderson and Burnham 2002).

We first modelled the recapture probability. From the general model, we first tested the group effect by removing the colony effect, then the sex effect, and both effects. Next, we tested the state effect by removing all the states and by distinguishing the non-breeding state versus the breeding state. Finally, we tested a model with no time effect. We also tested an additive effect of time on groups (sex, colony).

We then applied the same modelling procedure to the four demographic parameters (probabilities of survival, breeding, hatching and fledging) one by one, starting with the fledging probability, then the hatching probability, the breeding probability and finally the survival probability.

Appendix B

Appendix B3: Modelling the effects of environmental covariates

We investigated the effects of the three forcings by testing each covariate separately on the four demographic parameters (Φ , β , δ , γ). For each demographic parameter, we used the selected model structure that best described the state, sex or colony dependent variations to which each covariate effect was added in interaction with these effects. All relationships between covariates and vital rates were fitted using a logit link function: $\text{logit}(\theta) = B_0 + B_1 * X_n$ where θ is the demographic trait, B_0 is an intercept parameter, B_1 is a slope parameter and X_n is the value of the covariate at year n . We performed an analysis of deviance (ANODEV, Grosbois et al., 2008), to assess the fit of a covariate model relative to that of the constant and the time-dependent models and to test the significance of each relationship. This ANODEV was calculated as:

$$ANODEV = \frac{\frac{\text{Deviance (Mcst)} - \text{Deviance (Mcov)}}{J - 1}}{\frac{\text{Deviance (Mcov)} - \text{Deviance (Mt)}}{n - J}}$$

where J is the number of parameters involved to explain the relationship between the demographic parameter θ and the covariate, n is the number of parameters estimated by the time-dependent model for the vital rate θ , $Mcov$ is the covariate model, Mt is the time-dependent model and $Mcst$ is the constant model.

In order to limit the number of ANODEV tests, we first ran models where the covariate effect was applied to all groups (sex, colony) and states of a demographic trait according to the best model structure obtained for each demographic trait. Next, to make inferences on the effects of covariates for each state and each group, we selected those for which the slopes of the relationships between the demographic trait and the covariates were significant (i.e., when their 95% confidence interval excluded zero). Finally, we ran new models in which the covariate effect was applied only to the state or group-specific demographic trait whose slope was significant, and tested the effect of the covariate using an ANODEV.

The proportion of deviance explained by covariates (R^2 , Skalski, 1996) was estimated as:

$$r^2 = \frac{\text{Deviance (Mcst)} - \text{Deviance (Mcov)}}{\text{Deviance (Mcst)} - \text{Deviance (Mt)}}$$

In order to assess the relative importance of each covariate according to the different demographic parameters, we compared the effect sizes of the covariates and calculated the partial derivative of the parameter with respect to each covariate in a sensitivity analysis (Horswill et al. 2014). The sensitivity (S) of the demographic trait (θ) to the covariate X was:

$$S = \frac{\partial \theta}{\partial X} = \hat{\beta}_1(\hat{\theta} - \tilde{\theta}^2)$$

where $\text{logit}(\hat{\theta}) = \beta_0 + \beta_1 X$.

Appendix B

Appendix B4: Description of the covariates

To test for top-down effects we used the annual number of breeding pairs of south polar skuas on Ile des Pétrels from 1981 to 2018. Each year, as part of demographic monitoring, the number of pairs of skuas breeding on Ile des Pétrels are recorded and monitored throughout the breeding season. More details on the monitoring methodology are provided in Pacoureau, Authier, Delord, & Barbraud, (2018).

Bottom-up effects were tested through several climatic covariates including a large scale climate index, the Southern Annular Mode (SAM) and local oceanographic variables. The SAM is the dominant mode of atmospheric variability in the Southern Hemisphere and is characterized by the displacements of atmospheric masses between polar and mid-latitudes (Marshall, 2003). SAM is related to temperature changes in the Antarctic, the temperature of the surface waters of the Southern Ocean and the distribution of sea ice around Antarctica. A positive phase of SAM is associated with an amplification of westerly winds at the surface around 60°S. This induces an Ekman drift that increases the extent of Antarctic sea ice, improves upwelling near Antarctica, and therefore primary productivity in Antarctic marine ecosystems (Thompson et al., 2011). SAM data was selected of the British Antarctic Survey online database (<http://www.nerc-bas.ac.uk/icd/gjma/sam.html>). Sea ice concentration is known to affect demographic parameters in several Antarctic seabird species (Barbraud et al., 2011). Sea ice contributes to annual primary productivity in the seasonal ice zone and plays an important role in the life cycle of krill and Antarctic silverfish (Vacchi, Koubbi, Ghigliotti, & Pisano, 2012), two essential food resources for snow petrels. Accordingly, several demographic parameters, phenotypic traits and foraging behaviours of snow petrels are related to sea ice concentrations within the foraging areas (Jenouvrier, Barbraud, & Weimerskirch, 2005; Sauser, Delord, & Barbraud, 2018; Barbraud, Delord, Kato, Bustamante, & ChereL, 2019). Sea ice concentration was extracted from http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/.NCEP/.EMC/.CMB/.GLOBAL/.Reyn_SmithOlv2 during the breeding period (from November to March) for the sector 66°S-67°S, 138°E-142°E corresponding to the Dumont d'Urville Sea where snow petrels forage during the

breeding period (Delord et al., 2016; Barbraud et al., 2019). During the winter period (from April to October) sea ice concentration was extracted from the sectors 66°S-67°S, 119°E-149°E and 66°S-67°S, 49°E-68°E , where snow petrels are known to distribute during the non-breeding period (Delord et al. 2016). In addition, it is known that snow petrels forage exclusively in the sea ice zone targeting specific sea ice concentration areas (Ainley et al., 1984; Barbraud et al., 2019). Following Barbraud et al. (2019) we used as a covariate the surface areas covered by 30 to 90 per cent of sea ice within the winter or summer distribution ranges to determine the quantity of favourable foraging habitat for snow petrels.

Direct local weather effects were tested by using meteorological data recorded at the study site (Ile des Pétrés). A suboptimal nest microclimate can be caused by various factors, such as extreme nest temperatures and exposure to wind or snowfall. Suboptimal nest temperatures during incubation may have a negative impact on embryonic development in birds (Ardia, Pérez, Chad, Voss, & Clotfelter, 2009). In addition, low temperature may increase energy demands of parents during incubation which can enhance egg neglect and potentially breeding failure. Snowfalls during the breeding season may be a major cause of death of eggs and chicks in seabirds, with also negative impacts of the body condition of chicks or incubating parents (Martin & Wiebe, 2004; Kuepper, Marek, Coria, Libertelli, & Quillfeldt, 2018). To model these weather effects on demographic parameters, we used the number of days of wind above 100 km.h⁻¹, the number of days above 0°C, the number of days below -10°C and the number of days with snowfall during the breeding period (November to March) over the period 1981 to 2018 as covariates. Values were obtained from the weather station of Météo-France public administrative institution on Dumont d'Urville station.

Table B1 summarizes the covariates that were tested for each demographic parameter and Table B2 summarizes the underlying hypotheses and interpretation for the potential effects of the covariates.

Negative density-dependence was detected in some seabird populations (Frederiksen & Bregnballe, 2000; Fay, Weimerskirch, Delord, & Barbraud, 2015), potentially reflecting competition for resources. We therefore used the number of breeding

Appendix B

pairs of snow petrels observed annually on Ile des Pétrels as a covariate for survival, hatching and fledging probabilities, but not for breeding probability. Indeed, given the nature of the covariate, testing its effect on breeding probability was meaningless.

Appendix B5: Bias in the data collection

During the field protocol aiming at identifying the identity and breeding status of both pair members, individuals of a pair are controlled at the start of the breeding season just after the end of the laying period, when breeders incubate the egg. A first nest inspection is made to identify the male incubating the egg while the female feeds at sea. A second nest inspection is made a week later to identify the second partner, generally the female which came back to the nest to incubate the egg and replace the male. Therefore, if the incubating male failed during this first incubation shift then the female is less likely to stay at the nest when coming back from her trip at sea, might not be identified during the second nest inspection, and her breeding status will not be recorded as a fail breeder on egg. It is thus more likely that the male is observed in breeding failure at the time of incubation than the female, although both members of the pair have failed on egg. This hypothesis is supported by the fact that the probability of capture of males is slightly higher than that of females (Table B14).

Appendix B

Table B1: Summary of the covariates used to test for top-down, bottom-up and direct weather effects on four demographic parameters of snow petrels breeding at Ile des Pétrels, Terre Adélie, Antarctica, 1981-2018.

Type of effect	Covariate	Survival probability	Breeding probability	Hatching probability	Fledging probability
Top-down	Number of breeding pairs of south polar skuas	X		X	X
Bottom-up	Southern Annular Mode	X	X	X	X
	Sea ice concentration in winter	X	X	X	X
	Sea ice concentration during preceding summer in winter range	X	X		
	Sea ice concentration during preceding summer in summer range			X	X
	Sea ice concentration during prelaying period		X		
	Sea ice concentration during incubation			X	
	Sea ice concentration during rearing				X
	Surface area of the favorable foraging habitat in winter	X	X		
	Surface area of the favorable foraging habitat during incubation			X	
	Surface area of the favorable foraging habitat during rearing				X
Direct weather	Number of days with snowfall during incubation period			X	
	Number of windy days during incubation period			X	
	Number of days above 0°C during incubation period			X	
	Number of day below -10°C during incubation period			X	
	Number of days with snowfall during rearing period				X
	Number of windy days during rearing period				X
	Number of days above 0°C during rearing period				X
	Number of day below -10°C during rearing period				X

Table B2: Description of the covariates used and corresponding underlying hypotheses when testing for top-down, bottom-up and direct weather effects on demographic parameters of snow petrels breeding at Ile des Pétrels, Terre Adélie, Antarctica, 1981-2018.

Type of effect	Covariate	Hypothesis and interpretation
Top-down	Number of breeding pairs of south polar skuas	Skuas predate on adults, eggs and chicks at the colony with expected negative effects on survival, hatching and fledging probabilities
Bottom-up	Southern Annular Mode	SAM affects primary production and prey availability with potential effects on all demographic traits
	Sea ice concentration in winter	Sea ice concentration affects prey abundance and accessibility, with potential effects on all demographic traits according to the period studied.
	Sea ice concentration during preceding summer in winter range	
	Sea ice concentration during preceding summer in summer range	
	Sea ice concentration during prelaying period	
	Sea ice concentration during incubation	
	Sea ice concentration during rearing	
	Surface area of the favorable foraging habitat in winter	
Surface area of the favorable foraging habitat during incubation		
Surface area of the favorable foraging habitat during rearing		
Direct weather	Number of days with snowfall during incubation period	Snowfall can cause flooding of nests when melting. The egg or chick can be wet during these events, which would affect the hatching or fledging probability.
	Number of days with snowfall during rearing period	
	Number of windy days during incubation period	Wind affects the energy expenditure of incubating parents or chicks of exposed nests with a potential effect on the hatching or fledging probability.
	Number of windy days during rearing period	
	Number of days above 0°C during incubation period	Temperature during the incubation period is likely to have an impact on embryo development or energetic expenditure of incubating adults, with a potential effect on the hatching probability.
	Number of day below -10°C during incubation period	
	Number of days above 0°C during rearing period	Temperature during the rearing period affects the energy expenditure of chicks or influence nest freezing with a potential effect on fledging probability.
	Number of day below -10°C during rearing period	

Appendix B

Table B3: Results from the goodness of fit tests performed for each group (sex, colony) on adult snow petrel capture-recapture data from Ile des Pétrels, Terre Adélie, Antarctica, 1981-2018.

Group	Test	χ^2	P value	df
Female – Damier colony	WBWA	55.75	1	95
	3G.SR	38.11	0.68	43
	3G.Sm	73.44	1	204
	M.ITEC	62.21	<0.001	24
	M.LTEC	20.15	0.01	7
	Sum of tests	249.66	1	373
Male – Damier colony	WBWA	84.96	0.89	102
	3G.SR	32.35	0.96	48
	3G.Sm	77.05	1	224
	M.ITEC	59.32	<0.001	23
	M.LTEC	18.91	0.06	11
	Sum of tests	272.60	1	408
Female – Hybride colony	WBWA	69.27	0.98	96
	3G.SR	28.68	0.98	46
	3G.Sm	87.32	1	212
	M.ITEC	59.74	<0.001	25
	M.LTEC	7.05	0.13	4
	Sum of tests	252.05	1	383
Male – Hybride colony	WBWA	79.76	0.98	109
	3G.SR	34.16	0.95	49
	3G.Sm	76.35	1	225
	M.ITEC	70.67	<0.001	30
	M.LTEC	12.12	0.10	7
	Sum of tests	273.05	1	420
Female – Pylone colony	WBWA	106.39	0.86	123
	3G.SR	45.26	0.98	67
	3G.Sm	189.41	1	307
	M.ITEC	73.51	<0.001	29
	M.LTEC	5.39	0.37	5
	Sum of tests	419.97	1	531
Male – Pylone colony	WBWA	90.85	0.10	133
	3G.SR	46.00	0.91	60
	3G.Sm	145.24	1	305
	M.ITEC	68.43	<0.001	32
	M.LTEC	20.18	0.03	10
	Sum of tests	371.70	1	540
Total		1839.03	1	2655

Table B4: Results of the model selection procedure used to select the best reference model structure for adult snow petrels breeding at Ile des Pétrels, Terre Adélie, Antarctica (1981-2018). Dev: deviance of the model. AIC: Akaike Information Criterion. np: number of parameters estimated. Symbol “*” indicates interaction, “+” indicates an additive effect, “f” indicates breeding state, “s” indicates sex, “c” indicates colony, “t” indicates time (year). Parameters modelled were apparent survival (Φ), probability of breeding (β), probability of hatching (δ), probability of fledging (γ), and recapture probability (p). Models in bold were the retained models.

No	Model	np	Dev	AIC
Starting model				
	$\Phi (f*s*c) \beta(f*s*c) \delta(f*s*c) \gamma(f*s*c) p(f*s*c*t)$	940	46444.69	48324.69
Modelling recapture probability				
1	$\Phi (f*s*c) \beta(f*s*c) \delta(f*s*c) \gamma(f*s*c) p(f*s*c*t)$	940	46444.69	48324.69
2	$\Phi (f*s*c) \beta(f*s*c) \delta(f*s*c) \gamma(f*s*c) p(f*s*t)$	380	47068.09	47828.09
3	$\Phi (f*s*c) \beta(f*s*c) \delta(f*s*c) \gamma(f*s*c) p(f*c*t)$	520	46695.37	47735.73
4	$\Phi (f*s*c) \beta(f*s*c) \delta(f*s*c) \gamma(f*s*c) p(f*t)$	240	47208.88	47688.88
5	$\Phi (f*s*c) \beta(f*s*c) \delta(f*s*c) \gamma(f*s*c) p(s*c*t)$	310	50188.23	50808.24
6	$\Phi (f*s*c) \beta(f*s*c) \delta(f*s*c) \gamma(f*s*c) p(f(\text{breeders vs non-breeders})*s*c*t)$	520	47656.44	48696.44
7	$\Phi (f*s*c) \beta(f*s*c) \delta(f*s*c) \gamma(f*s*c) p(f*s*c)$	124	50071.25	50319.24
8	$\Phi (f*s*c) \beta(f*s*c) \delta(f*s*c) \gamma(f*s*c) p([c+t]*f)$	248	47167.66	47663.66
9	$\Phi (f*s*c) \beta(f*s*c) \delta(f*s*c) \gamma(f*s*c) p([s+t]*f)$	244	47164.49	47652.49
10	$\Phi (f*s*c) \beta(f*s*c) \delta(f*s*c) \gamma(f*s*c) p([s*c+t]*f)$	260	47120.77	47640.77
Modelling fledging probability				
11	$\Phi (f*s*c) \beta(f*s*c) \delta(f*s*c) p([s*c+t]*f)$	242	48104.06	48588.06
12	$\Phi (f*s*c) \beta(f*s*c) \delta(f*s*c) \gamma(f(\text{breeders vs non-breeders})*s*c) p([s*c+t]*f)$	248	48077.40	48573.40
13	$\Phi (f*s*c) \beta(f*s*c) \delta(f*s*c) \gamma(f*s) p([s*c+t]*f)$	244	47139.38	47627.38
14	$\Phi (f*s*c) \beta(f*s*c) \delta(f*s*c) \gamma(f*c) p([s*c+t]*f)$	248	47124.45	47620.45
Modelling hatching probability				
15	$\Phi (f*s*c) \beta(f*s*c) \delta(s*c) \gamma(f*c) p([s*c+t]*f)$	230	47641.94	48101.94

Appendix B

16	$\Phi (f^*s^*c) \beta(f^*s^*c) \delta(f(\text{breeders vs non- breeders})^*s^*c) \gamma(f^*c) p([s^*c+t]^*f)$	236	47638.18	48110.18
17	$\Phi (f^*s^*c) \beta(f^*s^*c) \delta(f^*s) \gamma(f^*c) p([s^*c+t]^*f)$	232	47168.41	47632.41
18	$\Phi (f^*s^*c) \beta(f^*s^*c) \delta(f^*c) \gamma(f^*c) p([s^*c+t]^*f)$	236	47151.31	47623.31
Modelling breeding probability				
19	$\Phi (f^*s^*c) \beta(s^*c) \delta(f^*s^*c) \gamma(f^*c) p([s^*c+t]^*f)$	230	47533.46	47993.46
20	$\Phi (f^*s^*c) \beta(f(\text{breeders vs non-breeders})^*s^*c) \delta(f^*s^*c) \gamma(f^*c) p([s^*c+t]^*f)$	236	47172.51	47644.51
21	$\Phi (f^*s^*c) \beta(f^*s) \delta(f^*s^*c) \gamma(f^*c) p([s^*c+t]^*f)$	232	47163.62	47627.62
22	$\Phi (f^*s^*c) \beta(f^*c) \delta(f^*s^*c) \gamma(f^*c) p([s^*c+t]^*f)$	236	47134.12	47606.12
Modelling survival probability				
23	$\Phi (s^*c) \beta(f^*c) \delta(f^*s^*c) \gamma(f^*c) p([s^*c+t]^*f)$	218	47189.25	47625.25
24	$\Phi (f(\text{breeders vs non-breeders})^*s^*c) \beta(f^*c) \delta(f^*s^*c) \gamma(f^*c) p([s^*c+t]^*f)$	224	47178.97	47626.97
25	$\Phi (f^*c) \beta(f^*c) \delta(f^*s^*c) \gamma(f^*c) p([s^*c+t]^*f)$	224	47152.82	47600.82
26	$\Phi (f^*s) \beta(f^*c) \delta(f^*s^*c) \gamma(f^*c) p([s^*c+t]^*f)$	220	47157.13	47597.13

Table B5: Slope parameters (B₁) obtained from a model where adult survival of male and female snow petrels was a function of covariates and for which the 95% confidence interval did not include zero. Slopes are on the logit scale; ci-: lower limit of the confidence interval. ci+: upper limit of the confidence interval. SB: successful breeder. NB: non-breeder. FBE: failed breeder at the egg stage.

Group	State	B ₁	ci-	ci+
Southern Annular Mode				
Female	SB	-0.38	-0.61	-0.15
Male	SB	-0.32	-0.61	-0.02
Number of breeding pairs of south polar skuas				
Male	NB	-0.31	-0.59	-0.03
Male	FBE	-0.30	-0.54	-0.06
Sea ice concentration in winter				
Female	FBE	0.22	0.03	0.42
Male	NB	0.45	0.22	0.68
Male	SB	-1.04	-1.96	-0.12
Surface area of the favorable foraging habitat in winter				
Male	SB	0.32	0.12	0.52
Sea ice concentration during the preceding in summer in the winter range				
Female	FBE	-0.27	-0.45	-0.08
Female	SB	-0.33	-0.55	-0.10
Male	FBE	-0.28	-0.49	-0.08

Appendix B

Table B6: Testing for the effects of covariates on survival probability of male and female snow petrels breeding at Ile des Pétrels, Terre Adélie, Antarctica during the period 1981-2018. Dev: deviance. J: number of parameters describing the relationship between the demographic trait and the covariate. ANODEV is the F-statistic (F(df1,df2)) testing the null hypothesis that the focal covariate has no effect on demographic parameters. R²: proportion of deviance explained by the covariate. Slopes (B1) are on the logit scale. SE: standard error. All covariates were standardized. In bold characters models for which the specific ANODEV was statistically significant at the level of 5%. SB: successful breeder. NB: non-breeder. FBE: failed breeder at the egg stage.

Group	State	Dev	J	F-statistic	P-value	R ²	B ₁ (SE)
Southern Annular Mode							
Female	SB	46791.37	2	3.12	0.09	0.09	
Male	SB	46777.62	2	0.79	0.38	0.02	
Number of breeding pairs of south polar skuas							
Male	NB	46757.05	2	2.30	0.14	0.07	
Male	FBE	46762.74	2	5.20	0.03	0.14	-0.30 (0.12)
Sea ice concentration in winter							
Female	FBE	46790.11	2	1.15	0.29	0.03	
Male	NB	46756.36	2	2.91	0.10	0.08	
Male	SB	46771.09	2	4.84	0.03	0.13	-1.04 (0.46)
Surface area of the favorable foraging habitat in winter							
Male	SB	46771.23	2	4.75	0.04	0.13	0.32 (0.10)
Sea ice concentration during the preceding summer in the winter range							
Female	FBE	46787.04	2	2.64	0.11	0.07	
Female	SB	46794.01	2	1.88	0.18	0.05	
Male	FBE	46763.44	2	4.63	0.04	0.12	-0.28 (0.10)

Table B7: Slope parameters (B₁) obtained from a model where breeding probability of three colonies (Damier, Hybride, Pylone) of snow petrels was a function of covariates and for which the 95% confidence interval did not include zero. Slopes are on the logit scale; ci-: lower limit of the confidence interval. ci+: upper limit of the confidence interval. SB: successful breeder. NB: non-breeder. FBE: failed breeder at the egg stage. FBC: failed breeder at the chick stage.

Group	State	B ₁	ci-	ci+
Southern Annular Mode				
Hybride	FBE	0.25	0.02	0.47
Pylone	FBE	0.29	0.08	0.50
Pylone	SB	0.53	0.30	0.76
Sea ice concentration in winter				
Damier	NB	-0.35	-0.55	-0.16
Hybride	NB	-0.35	-0.62	-0.08
Hybride	SB	-0.38	-0.72	-0.03
Pylone	SB	-0.27	-0.49	-0.06
Sea ice concentration in prelaying period				
Hybride	FBE	-0.26	-0.48	-0.03
Surface area of the favorable foraging habitat in winter				
Damier	SB	0.15	0.00	0.30
Hybride	FBC	0.67	0.26	1.07
Hybride	SB	0.28	0.11	0.45
Sea ice concentration during the preceding in summer in the winter range				
Damier	NB	0.31	0.13	0.49
Damier	SB	0.21	0.02	0.40
Hybride	NB	0.37	0.16	0.59
Hybride	FBC	-0.91	-1.51	-0.31
Pylone	SB	0.55	0.35	0.75

Appendix B

Table B8: Testing for the effects of covariates on breeding probability of snow petrels breeding in three colonies (Damier, Hybride, Pylone) at Ile des Pétrels, Terre Adélie, Antarctica during the period 1981-2018. Dev: deviance. J: number of parameters describing the relationship between the demographic traits and the covariate. ANODEV is the F-statistic (F(df1,df2)) testing the null hypothesis that the focal covariate has no effect on demographic parameters. R²: proportion of deviance explained by the covariate. Slopes (B1) are on the logit scale. SE: standard error. All covariates were standardized. In bold characters models for which the specific ANODEV was statistically significant at the level of 5%. SB: successful breeder. NB: non-breeder. FBE: failed breeder at the egg stage. FBC: failed breeder at the chick stage.

Group	State	Dev	J	F-statistic	P-value	R ²	B ₁ (SE)
Southern Annular Mode							
Hybride	FBE	46064.46	2	1.06	0.31	0.03	
Pylone	FBE	46051.37	2	3.55	0.07	0.10	
Pylone	SB	46181.71	2	3.48	0.07	0.10	
Sea ice concentration in winter							
Damier	NB	46084.24	2	3.46	0.07	0.09	
Hybride	NB	46078.24	2	3.08	0.09	0.09	
Hybride	SN	46040.01	2	1.89	0.18	0.05	
Pylone	SB	46201.35	2	0.58	0.45	0.02	
Surface area of the favorable foraging habitat in winter							
Damier	SB	46046.05	2	1.25	0.27	0.04	
Hybride	FBC	46004.19	2	3.44	0.07	0.09	
Hybride	SB	46035.35	2	3.89	0.06	0.11	
Sea ice concentration during the preceding in summer in the winter range							
Damier	NB	46097.25	2	0.15	0.70	0.00	
Damier	SB	46045.52	2	1.44	0.24	0.04	
Hybride	NB	46088.98	2	0.21	0.65	0.01	
Hybride	FBC	45999.88	2	6.86	0.01	0.17	-0.91 (0.30)
Pylone	SB	46172.69	2	4.98	0.03	0.13	0.55 (0.10)

Sea ice concentration in prelaying period

Hybride **FBE** **46054.33** **2** **4.50** **0.04** **0.12** **-0.26 (0.11)**

Table B9: Slope parameters (B1) obtained from a model where hatching probability of male and female snow petrels breeding in three colonies (Damier, Hybride, Pylone) was a function of covariates and for which the 95% confidence interval did not include zero. Slopes are on the logit scale; ci-: lower limit of the confidence interval. ci+: upper limit of the confidence interval. SB: successful breeder. NB: non-breeder. FBE: failed breeder at the egg stage. FBC: failed breeder at the chick stage.

Group	State	B ₁	ci-	ci+
Number of days with snowfall in incubation period				
Female Damier	FBC	-1.19	-2.02	-0.37
Female Hybride	SB	-0.31	-0.50	-0.12
Male Hybride	FBE	-0.39	-0.65	-0.13
Male Hybride	SB	-0.36	-0.54	-0.17
Female Pylone	SB	-0.41	-0.57	-0.26
Male Pylone	SB	-0.38	-0.53	-0.22
Number of day bewlo -10° C in incubation period				
Female Damier	FBE	0.24	0.01	0.46
Female Pylone	FBE	-0.17	-0.32	-0.01
Southern Annular Mode				
Female Damier	FBE	-0.28	-0.53	-0.02
Female Hybride	NB	-0.37	-0.69	-0.05
Female Hybride	SB	-0.36	-0.56	-0.16
Male Hybride	NB	-0.71	-1.06	-0.35
Male Hybride	SB	-0.28	-0.47	-0.09
Female Pylone	NB	-0.54	-0.84	-0.24
Female Pylone	FBE	-0.34	-0.53	-0.14
Female Pylone	SB	-0.40	-0.56	-0.24
Male Pylone	NB	-0.54	-0.81	-0.26
Male Pylone	FBE	-0.48	-0.66	-0.29
Male Pylone	SB	-0.33	-0.48	-0.18
Number of day above 0°C in incubation period				

Appendix B

Female Damier	NB	0.44	0.11	0.76
Male Damier	NB	0.45	0.15	0.76
Male Damier	SB	0.19	0.00	0.38
Male Hybride	NB	0.33	0.01	0.65
Female Pylone	NB	0.30	0.03	0.56
Female Pylone	SB	0.28	0.13	0.42
Male Pylone	NB	0.36	0.11	0.60
Male Pylone	SB	0.23	0.09	0.38
Number of windy days in incubation period				
Female Damier	SB	-0.22	-0.45	-0.001
Male Damier	SB	-0.23	-0.45	-0.01
Male Hybride	FBE	-0.35	-0.59	-0.12
Sea ice concentration in incubation period				
Female Damier	NB	0.52	0.11	0.93
Male Damier	NB	0.50	0.10	0.90
Number of breeding pairs of south polar skuas				
Female Damier	NB	0.39	0.01	0.77
Male Damier	NB	0.35	0.01	0.70
Surface area of the favorable foraging habitat in the incubation period				
Female Damier	FBE	0.37	0.13	0.61
Female Damier	FBC	0.99	0.38	1.59
Female Damier	SB	1.05	0.85	1.25
Male Damier	FBE	0.45	0.23	0.67
Male Damier	FBC	0.73	0.31	1.14
Male Damier	SB	0.54	0.37	0.72
Female Hybride	FBC	0.63	0.26	1.00
Female Hybride	SB	0.67	0.53	0.81
Male Hybride	NB	0.55	0.14	0.96
Female Pylone	NB	0.41	0.03	0.78

Table B10: Testing for the effects of covariates on hatching probability of male and female snow petrels breeding in three colonies (Damier, Hybride, Pylone) at Ile des Pétrels, Terre Adélie, Antarctica during the period 1981-2018. Dev: deviance. J: number of parameters describing the relationship between the demographic traits and the covariate. ANODEV is the F-statistic (F(df1,df2)) testing the null hypothesis that the focal covariate has no effect on demographic parameters. R²: proportion of deviance explained by the covariate. Slopes (B₁) are on the logit scale, SE: standard error. All covariates were standardized. In bold characters models for which the specific ANODEV was statistically significant at the level of 5%. SB: successful breeder. NB: non-breeder. FBE: failed breeder at the egg stage. FBC: failed breeder at the chick stage.

Group	State	Dev	J	F-statistic	P-value	R ²	B ₁ (SE)
Number of days with snowfall in incubation period							
Female Damier	FBC	45685.42	2	2.83	0.10	0.08	
Female Hybride	SB	45721.49	2	1.41	0.24	0.04	
Male Hybride	FBE	45720.92	2	4.47	0.04	0.12	-0.39 (0.13)
Male Hybride	SB	45722.34	2	4.02	0.05	0.11	
Female Pylone	SB	45722.34	2	20.01	0.00	0.38	-0.41 (0.08)
Male Pylone	SB	45781.40	2	3.03	0.09	0.08	
Number of day below -10° C in incubation period							
Female Damier	FBE	45719.40	2	1.04	0.31	0.03	
Female Pylone	FBE	45707.43	2	3.60	0.07	0.10	
Southern Annular Mode							
Female Damier	FBE	45715.23	2	2.88	0.10	0.08	
Female Hybride	NB	45713.86	2	1.77	0.19	0.05	
Female Hybride	SB	45721.20	2	1.53	0.23	0.04	
Male Hybride	NB	45724.61	2	4.84	0.03	0.13	-0.71 (0.18)
Male Hybride	SB	45730.93	2	0.59	0.45	0.02	
Female Pylone	NB	45706.03	2	5.64	0.02	0.15	-0.54 (0.15)
Female Pylone	FBE	45705.39	2	4.71	0.04	0.12	-0.34 (0.10)
Female Pylone	SB	45760.91	2	3.36	0.08	0.09	
Male Pylone	NB	45710.76	2	4.80	0.04	0.13	-0.54 (0.14)

Appendix B

Male Pylone	FBE	45730.92	2	10.77	0.00	0.25	-0.48 (0.14)
Male Pylone	SB	45784.80	2	2.20	0.15	0.06	
Number of day above 0° C in incubation period							
Female Damier	NB	45676.67	2	12.43	0.00	0.27	0.44 (0.16)
Male Damier	NB	45677.44	2	10.19	0.00	0.24	0.45 (0.15)
Male Damier	SB	45719.61	2	1.70	0.20	0.05	
Male Hybride	NB	45729.47	2	2.83	0.10	0.08	
Female Pylone	NB	45709.07	2	3.98	0.05	0.11	
Female Pylone	SB	45757.18	2	4.49	0.04	0.12	0.28 (0.07)
Male Pylone	NB	45705.72	2	7.62	0.01	0.19	0.36 (0.12)
Male Pylone	SB	45781.55	2	3.00	0.09	0.08	
Number of windy days in incubation period							
Female Damier	SB	45707.93	2	1.71	0.20	0.05	
Male Damier	SB	45721.20	2	1.04	0.31	0.03	
Male Hybride	FBE	45715.74	2	6.97	0.01	0.17	-0.36 (0.12)
Sea ice concentration in incubation period							
Female Damier	NB	45673.70	2	16.24	0.00	0.33	0.52 (0.20)
Male Damier	NB	45678.76	2	8.80	0.01	0.21	0.50 (0.20)
Number of breeding pairs of south polar skuas							
Female Damier	NB	45677.91	2	11.02	0.00	0.25	0.39 (0.19)
Male Damier	NB	45684.86	2	3.34	0.07	0.09	
Surface area of the favorable foraging habitat in the incubation period							
Female Damier	FBE	45721.24	2	0.29	0.59	0.01	
Female Damier	FBC	45689.29	2	0.12	0.73	0.00	
Female Damier	SB	45709.31	2	1.04	0.32	0.03	
Male Damier	FBE	45693.98	2	1.50	0.23	0.04	
Male Damier	FBC	45677.66	2	2.81	0.10	0.08	
Male Damier	SB	45722.29	2	0.60	0.44	0.02	
Female Hybride	FBC	45692.27	2	1.96	0.17	0.06	
Female Hybride	SB	45724.83	2	0.08	0.78	0.00	
Male Hybride	NB	45729.31	2	2.89	0.10	0.08	
Female Pylone	NB	45717.35	2	0.11	0.74	0.00	

Appendix B

Table B11: Slope parameters (B₁) obtained from a model where fledging probability of snow petrels from three colonies (Damier, Hybride, Pylone) was a function of covariates and for which the 95% confidence interval did not include zero. Slopes are on the logit scale; ci-: lower limit of the confidence interval. ci+: upper limit of the confidence interval. SB: successful breeder. NB: non-breeder. FBE: failed breeder at the egg stage. FBC: failed breeder at the chick stage.

Group	State	B ₁	ci-	ci+
Number of days snowfall in rearing period				
Damier	SB	0.25	0.04	0.46
Hybride	FBE	-0.26	-0.51	-0.02
Pylone	FBE	-0.30	-0.57	-0.03
Pylone	SB	-0.38	-0.59	-0.18
Number of breeding pairs of south polar skuas				
Damier	FBC	0.65	0.00	1.31
Damier	SB	0.41	0.15	0.68
Pylone	SB	0.24	0.01	0.46
Number of day under -10° C in rearing period				
Damier	FBE	0.36	0.00	0.73
Hybride	FBE	0.40	0.12	0.68
Hybride	SB	0.30	0.06	0.54
Pylone	FBE	0.64	0.26	1.01
Pylone	SB	0.28	0.08	0.49
Southern Annular Mode				
Damier	NB	-0.68	-1.31	-0.06
Hybride	NB	-1.04	-1.63	-0.45
Number of day above 0° C in rearing period				
Damier	FBC	-0.69	-1.20	-0.18
Number of windy days in rearing period				
Damier	FBC	-0.69	-1.27	-0.10
Sea ice concentration in rearing period				
Damier	SB	0.27	0.01	0.54
Surface area of the favorable foraging habitat in the rearing period				
Damier	SB	0.37	0.09	0.64

Table B12: Testing for the effects of covariates on fledging probability of three colonies (Damier, Hybride, Pylone) of snow petrels breeding at Ile des Pétrels, Terre Adélie, Antarctica during the period 1981-2018. Dev: deviance. J: number of parameters describing the relationship between the demographic traits and the covariate. ANODEV is the F-statistic ($F_{(df1,df2)}$) testing the null hypothesis that the focal covariate has no effect on demographic parameters. R²: proportion of deviance explained by the covariate. Slopes are on the logit scale, SE: standard error. All covariates were standardized. In bold characters models for which the specific ANODEV was statistically significant at the level of 5%. SB: successful breeder. NB: non-breeder. FBE: failed breeder at the egg stage. FBC: failed breeder at the chick stage.

Group	State	Dev	J	F-statistic	P-value	R ²	Slope
Number of days snowfall in rearing period							
Damier	SB	46336.13	2	0.60	0.45	0.02	
Hybride	FBE	46304.52	2	2.42	0.13	0.07	
Pylone	FBE	46347.85	2	0.99	0.33	0.03	
Pylone	SB	46411.39	2	4.15	0.05	0.11	-0.38(0.10)
Number of breeding pairs of south polar skuas							
Damier	FBC	46263.15	2	9.50	0.00	0.22	0.65 (0.32)
Damier	SB	46326.88	2	3.45	0.07	0.15	
Pylone	SB	46428.87	2	1.07	0.31	0.03	
Number of day under -10° C in rearing period							
Damier	FBE	46275.75	2	3.26	0.08	0.09	
Hybride	FBE	46299.02	2	4.82	0.04	0.13	0.40 (0.14)
Hybride	SB	46310.61	2	2.32	0.14	0.07	
Pylone	FBE	46337.93	2	3.80	0.06	0.10	
Pylone	SB	46421.90	2	2.24	0.14	0.06	
Southern Annular Mode							
Damier	NB	46275.95	2	3.76	0.06	0.10	
Hybride	NB	46292.29	2	6.97	0.01	0.17	-1.04 (0.29)
Number of day above 0° C in rearing period							
Damier	FBC	46269.64	2	4.17	0.05	0.11	
Number of windy days in rearing period							
Damier	FBC	46268.30	2	5.16	0.03	0.14	-0.69 (0.25)
Sea ice concentration in rearing period							
Damier	SB	46338.11	2	0.03	0.87	0.00	
Surface area of the favorable foraging habitat in the rearing period							

Appendix B

Pylone	SB	46334.32	2	1.12	0.30	0.03
--------	----	----------	---	------	------	------

Table B13: Sensitivities of demographic parameters to covariates for which a significant effect was detected for snow petrels breeding at Ile des Pétrels, Terre Adélie, Antarctica, 1981-2018. Numbers in brackets indicate the minimum and maximum sensitivities when several sexes, states or colonies were affected for a given demographic parameter. Cells in dark gray show predicted effects between covariates and demographic parameters which were detected. Cells in light gray show predicted effects between covariates and demographic parameters which were not detected.

Type of effect	Covariate	Survival probability	Breeding probability	Hatching probability	Fledging probability
Top-down	Number of breeding pairs of south polar skuas	-0.03		[0.11 to 0.12]	0.08
	Southern Annular Mode			[-0.12 to -0.10]	-0.25
	Sea ice concentration in winter	-0.06			
	Sea ice concentration during preceding summer in winter range	-0.02	[-0.11 to 0.04]		
	Sea ice concentration during preceding summer in summer range				
Bottom-up	Sea ice concentration during prelaying period		-0.03		
	Sea ice concentration during incubation			[-0.12 to -0.11]	
	Sea ice concentration during rearing				
	Surface area of the favorable foraging habitat in winter	0.01			
	Surface area of the favorable foraging habitat during incubation				
	Surface area of the favorable foraging habitat during rearing				
	Number of days with snowfall during incubation period			[-0.11 to -0.09]	
	Number of windy days during incubation period			0.09	
	Number of days above 0°C during incubation period			[0.06 to 0.10]	
	Number of day below -10°C during incubation period				
Direct weather	Number of days with snowfall during rearing period				-0.14
	Number of windy days during rearing period				-0.18
	Number of days above 0°C				

during rearing period	
Number of day below -10°C during rearing period	0.07

Table B14: Average estimates of recapture probability according to sex for snow petrels breeding in three colonies at Ile des Pétrels, Terre Adélie, Antarctica during the period 1981-2018. Estimates were obtained from a model where demographic parameters are not constrained and recapture probability only depends on sex. SE: standard error.

Sex	Estimates (SE)
Male	0.674 (0.006)
Female	0.626 (0.006)

Appendix B

Litterature cited

Ainley, D. G. et al. 1984. The Marine Ecology of Birds in the Ross Sea, Antarctica. - Ornithological Monographs: iii–97.

Anderson, D. R. and Burnham, K. P. 2002. Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. - The Journal of Wildlife Management: 912–918.

Ardia, D. R. et al. 2009. Temperature and life history: experimental heating leads female tree swallows to modulate egg temperature and incubation behaviour. - Journal of Animal Ecology 78: 4–13.

Barbraud, C. et al. 2011. Contrasted demographic responses facing future climate change in Southern Ocean seabirds: Seabird demography and climate change. - Journal of Animal Ecology 80: 89–100.

Barbraud, C. et al. 2019. Sexual segregation in a highly pagophilic and sexually dimorphic marine predator. - bioRxiv 472431, ver.4 peer-reviewed and recommended by PCI Ecology..

Brooke, M. and Cox, J. 2004. Albatrosses and petrels across the world. - Oxford University Press.

Brownie, C. et al. 1993. Capture-recapture studies for multiple strata including non-Markovian transitions. - Biometrics: 1173–1187.

Choquet, R. et al. 2009. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture–REcapture data. - Ecography 32: 1071–1074.

Delord, K. et al. 2016. Species-specific foraging strategies and segregation mechanisms of sympatric Antarctic fulmarine petrels throughout the annual cycle. - Ibis 158: 569–586.

Fay, R. et al. 2015. Population density and climate shape early-life survival and recruitment in a long-lived pelagic seabird (T Boulinier, Ed.). - Journal of Animal Ecology 84: 1423–1433.

Frederiksen, M. and Bregnballe, T. 2000. Evidence for density-dependent survival in adult cormorants from a combined analysis of recoveries and resightings. - *Journal of Animal Ecology* 69: 737–752.

Grosbois, V. et al. 2008. Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. - *Biological Reviews* 83: 357–399.

Horswill, C. et al. 2014. Survival in macaroni penguins and the relative importance of different drivers: individual traits, predation pressure and environmental variability (H Weimerskirch, Ed.). - *Journal of Animal Ecology* 83: 1057–1067.

Jenouvrier, S. et al. 2005. Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabird species. - *Ecology* 86: 2889–2903.

Jouventin, P. and Bried, J. 2001. The effect of mate choice on speciation in snow petrels. - *Animal Behaviour* 62: 123–132.

Kuepper, N. D. et al. 2018. Facultative hypothermia as a survival strategy during snowstorm induced food shortages in Antarctic storm-petrel chicks. - *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 224: 76–83.

Marshall, G. J. 2003. Trends in the Southern Annular Mode from observations and reanalyses. - *Journal of Climate* 16: 4134–4143.

Martin, K. and Wiebe, K. 2004. Coping Mechanisms of Alpine and Arctic Breeding Birds: Extreme Weather and Limitations to Reproductive Resilience. - *Integrative and Comparative Biology* 44: 177–185.

Pacoureaux, N. et al. 2018. Population response of an apex Antarctic consumer to its prey and climate fluctuations. - *Oecologia* 189: 279–291.

Pradel, R. et al. 2003. A Proposal for a Goodness-of-Fit Test to the Arnason-Schwarz Multisite Capture-Recapture Model. - *Biometrics* 59: 43–53.

Rau, G. H. et al. 1992. $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ in Weddell Sea birds, seals, and fish: implications for diet and trophic structure. - *Marine Ecology Progress Series*: 1–8.

Ridoux, V. and Offredo, C. 1989. The diets of five summer breeding seabirds in Adélie Land, Antarctica. - *Polar Biology* 9: 137–145.

Appendix B

Sauser, C. et al. 2018. Increased sea ice concentration worsens fledging condition and juvenile survival in a pagophilic seabird, the snow petrel. - *Biology Letters* 14: 20180140.

Skalski, J. R. 1996. Regression of abundance estimates from mark–recapture surveys against environmental covariates. - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53(1): 196–204.

Thompson, D. W. J. et al. 2011. Signatures of the Antarctic ozone hole in Southern Hemisphere surface climate change. - *Nature Geoscience* 4: 741–749.

Vacchi, M. et al. 2012. Sea-Ice Interactions with Polar Fish: Focus on the Antarctic Silverfish Life History. - In: di Prisco, G. and Verde, C. (eds), *Adaptation and Evolution in Marine Environments*, Volume 1. Springer, pp. 51–73.

Appendix C

Comments from the editors and reviewers on the manuscript entitled “Demographic sensitivity to environmental forcings: a multitrait, multi-colony approach” submitted to *Oikos*.

Reviewer: 1

Comments to the Author

Review of “Demographic sensitivity to environmental forcings: a multitrait, multi-colony approach”

For Oikos

I have read with great interest the manuscript “Demographic sensitivity to environmental forcings: a multitrait, multi-colony approach”. I have found this article to be very interesting and providing key new insights as the drivers of a long-lived sea bird demography, and well worth publishing in Oikos. In particular, I find particularly key the ability to compare the vital rates and their drivers for populations of the same species that are in different locations/environments. I have a few comments with regards to the model which, maybe, could help make the article more general than a colony-comparative study of environmental drivers for a long-lived seabird, and then a few minor comments at the end of the review.

In this article, top-down and bottom up factors’ effects on vital rates by “state” x sex x colony are investigated via an individual based, longitudinal survey. Results are, of course, multiple (there are 4 vital rates, 3 colonies and 1 top-down, 10 bottom-up process and 8 direct weather covariates in the study), however it seems to us that a further analysis may improve the interpretation of the current results and generalize them.

Population demography

Whilst it is key to understand how lower level parameters are distributed across states, locations etc. it is still important to be able to understand how each affect higher level parameters, for instance fertility rates, and higher still, the Malthusian fitness of the colony, that is, its population growth rate. Understanding how the sensitivities of the various vital rates to environmental factors combine at the fertility/survival rates and growth rate levels, would make it possible to understand further the importance of these factors on the demography of the snow petrels. For instance, breeding, hatching and fledging rates combine multiplicatively to generate fertility rates, which leads naturally to the question: are varying sensitivities of, say, hatching and fledging across colonies reflected in the sensitivity of the fertility rates and of the colony population fitness?

Such an integrated approach may, for instance, potentially help tackle the otherward hard to interpret result that “fledging success was positively linked to the number of skua breeding pairs”, as it allows to detect trade-offs between lower-level parameters that, when combined at the population dynamics level, allows the buffering of population growth rates. If sensitivities of the Malthusian fitness to survival and to fledging success multiplied by the computed sensitivities of the latter to the number of skuas cancel out, this may imply a skua-mediated trade-off between these rates and therefore frequency-dependence (which may have escaped the density-dependence analysis).

Sensitivities

This consideration leads directly to the question of the use of sensitivities as perturbation analysis tool here. All vital rates analyzed are Bernoulli rates, therefore it is doubtful whether the interpretation of a higher sensitivity means that the environmental driver is actually more important for that rate. For instance, here, as breeding rates are much lower than fledging rates (but with higher variance in each Bernoulli trial outcome) it comes at little surprise that sensitivities are in the same order also; and this partly explains why “Sensitivities, estimated from the partial derivatives of the demographic parameters with

Appendix C

respect to each covariate, were higher for hatching and fledging probabilities [] than for survival and breeding probabilities". Also, as all other processes depend on survival success, it is not surprising that the latter has much lower sensitivity, because of buffering (same reasoning applies to breeding success).

This is all the more important here that fertility rates are the product of (3 out of 4 of) these rates. An increase in absolute value of fledging probability is hard to interpret compared to the output of the same computation for breeding for instance. By contrast a 10% decrease in fledging rates or in breeding rates will have the same impact on the fertility rates. Therefore, elasticities seem to be a more appropriate tool here than sensitivities.

State vs Age Structure

The population is structured by state, which correspond to breeding status of the previous year. However, since there is no individual heterogeneity analysis of the population, it is quite risky to interpret these states as positions on a quality-frailty axis, as positive state-dependence correlation– signaling such an axis – may easily be countered by a negative correlation corresponding to cost of reproduction. Using the individual data at hand to provide an age category on top of the breeding-status category would help entangle this issue. Then the frequency of successful breeder states in an individual trajectory would allow to categorize individuals according to their relative quality, and individuals of similar quality can be analyzed for their costs of reproduction, weather, top-down and bottom up process dependence. This would help interpreting results and avoid assumptions such as "First, bottom-up effects were detected on demographic traits of failed breeders and non-breeders. Assuming these individuals were lower quality individuals as explained above, this result is ..."

Minor comments

- I think the sentence "Hatching probability was higher for [] ii) for females than for males ..." needs clarification (or rather the model) at its first mention in the main text (rather than later in the text), as it is hard for the reader to understand how an individual based study would find a significant difference in any fertility rate between sexes for a monogamous species
- Bottom-up and top-down processes: these terms should be briefly explained early in the introduction.
- I find the abstract could be rewritten slightly. At the sentence "Here, we evaluate the relative effects of this [note: should be these] three processes on four vital rates" it is not clear exactly what those three processes are, since there was mention of mono-site vs multi-site in between the mention of the processes and that sentence. Also, I don't think "followed" works in the sentence "Hatching and fledging probabilities were highly sensitive to local weather and to bottom-up forces, followed by the sensitivity of breeding probability to bottom-up forces."
- I have an issue with the sentence "Demographic responses of populations to environmental change may be affected by sex or colony because individuals in different categories may respond differently" in the discussion. I don't think one can say that population responses are affected by any population category (e.g. sex). Sex is part of the population structure, whilst colony correspond to the environment. At the population level, demographic processes will respond to changes in the environment, but sex is a category that will therefore affect the individual vital rates (as any structuring parameter)

Reviewer: 2

Comments to the Author

I enjoyed reading the manuscript “Demographic sensitivity to environmental forcings: a multi-trait, multi-colony approach” very much. Often, when reviewing studies on multi-state capture-recapture models, I find the methods section difficult to dissect, sometimes missing important information. This is not the case here. The manuscript is well written, all sections well developed, and I think the authors found an excellent balance of providing modelling information in the main text vs. appendix.

I agree with the author(s) that this study provides some important and novel aspects, namely how important both top-down and bottom-up processes are for understanding spatiotemporal variation in demographic rates.

However, I think that the study would benefit from addressing two additional aspects. I hope my suggestions in this regard are useful.

First, I think that it is not very clear how this study compares to previous studies on snow petrels. That is, what novel factors determining the demography of petrels has this study looked at that haven’t been assessed previously? All of the hypotheses, aside from perhaps the colony differences, appear to have been addressed in previous studies to some extent. Given that top-down and bottom-up effects are not investigated in a common model (see my next point), it is not quite clear how the study attempts to advance knowledge on snow petrels. For instance, with respect to predation, it appears as if it is already known that skuas affect survival of petrels (l. 76-83). In the discussion it is hinted (l.326-328) but not explicitly stated that quantifying the effect of predation is truly novel for this system. I would wish for more explicit statements of whether/how the approaches here differ to what has already been published on the petrels.

Second, it is stated several times that a main novelty of the study is to simultaneously consider bottom-up and bottom-down factors (e.g., l. 10, 270, 274), but I think this is a bit misleading. That is, it is true that the previous reproductive state, sex, and colony are considered in one model (including interactions), but this is not the case for the environmental factors. The latter are considered separately, and sensitivities provide information on the importance of the factors in the complete absence of others. It is however very likely that bottom-up, top-down, and weather variables interact with each other (e.g., <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12827>). Thus, an intriguing question would be: how sensitive is vital rate X to environmental factor Y when environmental factor Z is high/low. I understand that interactions were likely not fitted because of data limitation as it is indicated that time-variant models could at times not be fitted due to such limitations. If so, this needs to be stated clearly and the implications of such limitations should be discussed. At the same time, I wonder whether it would be possible to fit some limited interactions, focusing on the most important hypothesised relationships.

Minor comments:

L 64-71: Please reference here that you provide more info on the study species in the appendix. I found myself having many questions about the snow petrel when I read the hypotheses because I checked the appendix only afterwards.

Methods:

Appendix C

It doesn't appear that quadratic effects of environmental drivers were considered. But they can be important, in particular for local weather variables (<https://doi.org/10.1111/1365-2435.13117>). The author(s) should justify why such effects were omitted.

L445: To what extent these processes drive population dynamics also depends on how sensitive the population growth rate is to the vital rates. Since a population model was not fit in this study, I suggest rephrasing this sentence to stress this point.

Appendix D

Related to Sauser C., Delord K. and Barbraud C. Sea ice affects breeding phenology of a polar seabird with fitness consequences. In revision in *The Condor*. (Chapter 4: Sea ice impact on phenotypic traits and juvenile survival)

Appendix D1: Structure of the general model and goodness-of-fit tests

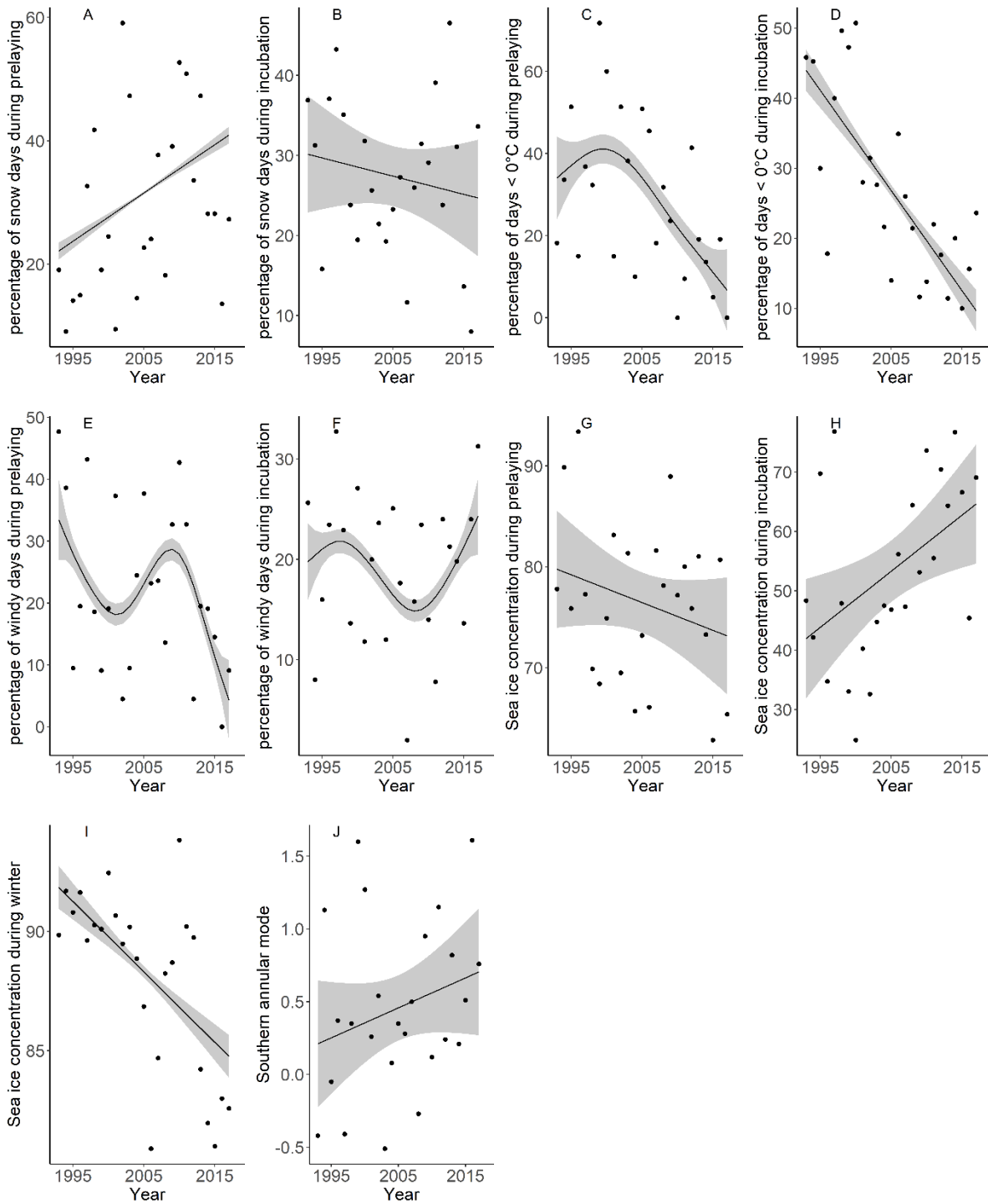
We developed a general model where all mathematical parameters were identifiable. Indeed, the fully time-dependent model had too many non-estimated mathematical parameters and was highly rank deficient. We thus considered a model where the time dependence was only kept for recapture probability, all other parameters being state, sex and colony dependent. All the mathematical parameters were estimated for this model, which was considered as appropriate for further modelling. The goodness of fit tests (GOF) for multistate models (Pradel, Wintrebert, & Gimenez, 2003) were performed on our general model using the software U-Care (Choquet, Lebreton, Gimenez, Reboulet, & Pradel, 2009) to test whether this model fitted the data. We ran the test on the JollyMoVe (JMV, Brownie et al., 1993) umbrella model for multistate data.

Second, we performed a model selection to i) investigate the effects of state, sex, and colony on demographic rates, and the effects of time, state, sex and colony on recapture probability, and ii) obtain a reference model to test for the effects of covariates. Model selection was done using the Akaike Information Criterion (AIC). The best model was the lowest AIC model, and we considered that two models i and j were different when the ΔAIC was greater than 2, where $\Delta AIC = AIC_i - AIC_j$ (Anderson & Burnham, 2002).

We first modelled the recapture probability. From the general model, we first tested the group effect by removing the colony effect, then the sex effect, and both effects. Next, we tested the state effect by removing all the states and by distinguishing the non-breeding state versus the breeding state. Finally, we tested a model with no time effect. We also tested an additive effect of time on groups (sex, colony).

We then applied the same modelling procedure to the four demographic parameters (probabilities of survival, breeding, hatching and fledging) one by one, starting with the fledging probability, then the hatching probability, the breeding probability and finally the survival probability.

Figure D1: Time series of percentage of snow days during prelaying A and incubation B, percentage of days under 0°C during prelaying C and incubation D, percentage of windy days during prelaying E and incubation F sea ice concentration during prelaying G, incubation H and winter I, and Southern annular mode J. Plain line corresponds to the estimated smoother from the GAM models with the standard error. Dots correspond to raw data of each covariates.



Appendix E

Comments from the editors and reviewers on the manuscript entitled “Sea ice affects breeding phenology of a polar seabird with fitness consequences” submitted to The Condor.

Reviewer #1: This is an interesting paper comparing Climate and Oceanographic data to breeding data from a top predator in the Antarctic system. The general prediction for climate change is that ideal nesting dates should come earlier in the year than in the past because of a warming climate, but in this case, the important impact is in increased sea ice and increased wind speed causing what appears to me to be increased stress on breeders during incubation. It would be neat to study the durations of incubation stints and the numbers of times birds left the egg unattended because their mate did not return fast enough, causing increased hatching times. I also found myself unable to say whether you found that fledging success decreased. You found that average hatching date had a negative influence on fledging probability but fledging probability did not display a temporal trend. I think that means that the window of time we have on this population includes a general increase in sea ice and windy days but that the last years of the study did not necessarily have the highest number of windy days or sea ice, so the trend is not visible over this window of time. Thus, you might predict increasing impact of this increasingly violent weather (If my understanding of sea ice relating to wind speed positively is correct) on the fledging success of this population.

I like the way you conducted the analysis. In general, I find these correlational studies resemble fishing expeditions but you have taken care to ensure you are not fishing or flogging the data too hard.

You say it has fitness consequences, but I don't see proof of that in the paper. Fitness is a word I like to avoid as it sounds important but then is understood poorly by many readers. Survival and Reproduction is generally a better way of saying it, but in this case we don't have evidence of survival effects and I am still not sure if we have reproductive effects. There was a correlation, but I don't think it was a particularly powerful explanatory variable on the fledging success in that fledging success did not decrease over time, if I'm reading this correctly.

I would love to see more discussion of what's happening and how we might tease the mechanism apart - are the birds having longer stints off the eggs in bad sea ice years, which is increasing their hatching dates? Is the stress on adults showing up in terms of lower body mass near the end of the breeding season? Are they bringing less food in to the chicks when the winds are higher? What about your idea that the increased winds are causing thermal losses that force shorter incubation stints? Can you see lower burrow temps in higher winds? [My experience says the burrows are pretty insulated from temperatures and winds in some petrels, but I have never worked with this species.] My experience also tells me that increased winds during the incubation and breeding period lead to massive nest failure in a tropical petrel, so that part of your paper is the most interesting thing to me. I want to know why/if windiness hurts seabirds. I think they just can't feed as successfully because they can't access food as well and/or feeding frenzies are broken up.

In general, I wanted to see the discussion address future studies more - how can we test whether these correlations are real and understand the mechanisms relating the weather patterns and hatching dates and fledging success? I think you provide a good example of how climate change is not just temperature based - the effect you see is not higher temps, it's increased wind energy. You might need to explain how sea ice and wind are related and assume your reader doesn't know anything about the antarctic sea ice.

Appendix E

Reviewer #2: This study is based on an impressive time-series on snow petrel breeding phenology and reports really interesting results linking changes in sea-ice and hatching date, and then hatching date and fledging probability. This manuscript has really the potential to become an important study when it comes to understanding seabird responses to climate change but it does require major improvements.

(i) I am not convinced by the overall approach. First, authors use annual averages to link environmental covariates to hatching dates. It is not clear to me why they have not used the data at the nest level for this analysis? By considering annual averages, all years have the same weight in the analysis even though they may be based on very different sample sizes, and I don't see any advantage in using annual averages instead of nest level data? Authors should explain why they have decided to use annual averages and if they decide to keep this approach, they should at least detail how balanced sample sizes were among years. Then, in a second step, authors have used individual data to link hatching dates and fledging probabilities. This is not clear to me why they have switched from population to individual level data here? And more importantly, this is really not clear to me why they used multi-event CMR modelling to link hatching date to fledging probability while they have monitored nest individually and throughout the season apparently. Both hatching date and fledging success are likely available for all or most nests (at least, this is how I understood the work was done) and it could be much simpler to link directly hatching date and fledging success (with generalized mixed models). I cannot see any advantage in using a multi-event modelling here?

(ii) Overall, I think authors could have done a much better job in linking environmental parameters, hatching date and fledging probability. As the work is presented now, we cannot assess whether or not the fledging probability is affected by changes in the environment. We have some links between sea-ice and hatching date, and then between hatching date and fledging probability but these two steps have been done independently (and using very different approaches). I believe a more interesting approach would have been to test if changes in sea-ice affect the fledging probability and then to test whether or not this effect is due primarily to changes in breeding phenology. This could actually be an ideal framework for a path analysis, which would allow to test for direct and indirect relationships between the environment, the phenology and the breeding success. I encourage authors to check the work from Shipley et al (book from 2000 or Ecology paper published in 2009).

(iii) Another major comment concerns the choice of the environmental parameters. While some are really well justified and make a lot of sense, I am more sceptical for the others, or at least they need a better justification. You mention some potentially suboptimal temperatures and I guess these are the temperatures below -10 or above 0? But you should explain where these two thresholds come from? You also mention that snow falls can have a detrimental effect but if I am correct the references you mention refer to snow storms and not snow falls. Snow falls and snow storms are different things and a snow fall with no wind may have no detrimental effect on breeding birds. More generally here, testing 10 different covariates and all potential combinations with "only" 25 years of data seems a bit extreme and it might be wise limiting the number of environmental parameters considered and only focused on a few key ones (like the SIC).

(iv) Finally, authors need to explain better the potential differences among their three colonies. If I am correct, these three colonies are on the same island and I guess they are close from each other. If there is no evidence that they use different foraging areas in summer and/or winter, I wonder if this makes sense to consider these three groups of birds as three different colonies in this work? Would it not be simpler to consider that they all belong to the same colony and remove this colony variable from your models (you could explain in the Methods that preliminary analyses indicate no difference among colonies...)? Or you could alternatively have the colony defined as a random factor (and not a fixed one)?

If authors decide to keep a focus on the variation among these three colonies, then I suggest to better justify why they expect differences.

Minor comments:

* Abstract, line 12-13: "Hatching date was 13 mainly determined by the laying date but also by the duration of the incubation period" This is obvious as Hatching date is by definition the sum of the laying date and the incubation duration. This sentence should be removed.

* L. 47-39: need references ideally.

* L. 52: sentence not clear: "short season, with max food availability and less stringent weather conditions". What does this mean? Do you mean that the time period where there is enough food and good weather conditions to breed is short? Consider rewriting this sentence.

* L. 65: consider adding a "But see " before the list of references. Descamps et al 2016 Ecography and Hahn et al 2007 MEPS also investigated changes in breeding phenology in Antarctic seabirds.

* L. 69-70: not sure the definition of fledging probability is really needed?

* L. 75: consider citing Keogan et al 2018 as well.

* L. 98: It might be worth explaining how far these colonies are from each other. Just to know a bit more about whether or not we are talking about very distant colonies or more subcolonies, close from each other.

* L. 120: thus you predict a negative effect of the SAM (i.e. earlier breeding at high SAM)? Be more explicit re. predictions.

* L. 127-128: please, explain why a high SIC can also constitute a poor habitat? This section is unclear to me as you predict both that SIC is good and bad for snow petrels... is it good on some traits and bad for others?...

* L. 129-130: detail the link between phenotypic traits and SIC if some results do exist already

* L. 131-136: I only see positive effect of SIC here... what are the negative ones mentioned earlier?

* 147-154: first, it is not clear what are the suboptimal temperatures for snow petrels? Are these temperatures the ones above 0 and below -10? Where do these thresholds come from? Second, while I agree that snow falls can be detrimental, it is probably only true if combined with high winds and/or low temperatures. A simple snow fall with no wind will likely not create any damage. So instead of looking at snow falls, you should look at snow storm events. This is what has been investigated in the two refs cited by the authors if I am correct?

* 161-164: I don't get the rationale here. Why does a different breeding success justify the fact to look at hatching date? You have 25 yrs on one side and 8 on the other so obviously, you can only use the hatching date to investigate temporal changes in phenology. Why mentioning the breeding success here?

* 163-164: actually, what is the rationale for taking into account this colony effect? Do birds forage in different areas? The main question is not about the small scale differences in phenology here so why consider this colony effect? Rather use it as a random factor, no? If there is no effect anyway, you could simply ignore it (you could simply mention this in the methods as preliminary analyses...)

* 164-166: I don't get it here? The hatching date is defined as the laying date + incubation time so what is the point to test for an effect of laying date and incubation time on hatching date?

* 172: what is the Zuur reference here for?

* Autocorrelation: you mean the temporal autocorrelation of the residuals I guess? Is there any? Have you tested for it? This should be detailed a bit. Also, have you considered all potential ARMA structure (i.e. any p and q combinations) or have you only considered some (e.g. have you defined some maximum p and q values)? Same question for the smoothing df:

Appendix E

have you fixed a maximum df here? This is very easy with GAM to obtain unrealistic spline with a large number of inflections that are simply driven by a few points and are meaningless....

* 179-180: sorry to be a bit picky here but the VIF are not to detect correlations between covariates but to detect the severity of colinearity... And then, what did you do? You need to give more information here. Good that you checked for collinearity issue but then how have you dealt with it?

* 178: is this really a key objective? What is the rationale (see my previous point)?

* 187: weird sentence: "... used to perform model averaging by calculating the Akaike weight of each model"

* Results:

o 1st section useless!!! Just show the correlation between hatching dates and laying dates in the 8 yrs where both are available. You could mention that incubation duration varied a bit but this is not necessary anyway as long as hatching dates and laying dates are highly correlated. Just one line in the Methods is enough.

o 248-249: mention this ($VIF < 3$) in the methods.

* Discussion: 1st paragraph: I would rather start with the trend in SIC, then the link between in SIC and hatching dates and then trend in hatching date.

* 276: actually, I don't think you made any prediction re. the direction of the phenology change?

* 290: rather cite Frederiksen et al 2016 (Biol Conserv) re. the decline in thick-billed murrens in a large part of its range.

* 297-299: opposite to what is written lines 124-127. No?

* 326-327: the references Wanless, Moe and Descamps do not show any effect on fitness if I am correct? And Wanless's study is not made in the Arctic.

* 337-338: yes but what is the link with your lack of trend in fledging probability? Here, I feel that two different topics are mixed up... the plasticity in phenology and the lack of trend in fledging probability. One does not imply the other... and discussing the drivers of the changes in phenology (diet, habitat selection...) does not help explaining why there is no trend in fledging probability. This section needs to be improved.... Same with line 347-348 where the same concepts are mixed again. Phenotypic plasticity does not mean that the individuals are able to cope with the environmental changes. It simply means that the value of some traits are plastic (i.e. can change). But this does not mean that these changes are enough to cope with environmental changes.

* Table 3: you need to add information about the different models ... It is strange to present a final model with only non significant covariates (1st hatching date) and I would be curious to see the AIC/Dev of the different models.

* Table 4: if authors keep this MCMR approach (which I strongly discourage), then additional info is clearly needed.

* Fig. 2: reverse the axis. What matters is the effect of ice and wind on hatching dates not the opposite!

Appendix F

Related to Sauser C., Delord K. and Barbraud C. 2018. Increased sea ice concentration worsens fledging condition and juvenile survival in a pagophilic seabird, the snow petrel. *Biology letter*, 14:20180140. (Chapter 4: Sea ice impact on phenotypic traits and juvenile survival)

Appendix F1: Study species and monitoring

The islands of the Pointe Géologie archipelago are surrounded by sea ice during the austral winter and are generally surrounded by open water during the austral summer. However, depending on the year, the sea ice extent and concentration can vary greatly (Barbraud et al. 2015). Snow petrels breed during the Antarctic summer in rocky ice free areas under boulders or within crevices (Marchant and Higgins 1990). Approximately 1000 breeding pairs of snow petrels breed in the archipelago (Micol and Jouventin 2001). During the breeding season snow petrels feed mostly on sea ice associated prey such as fish (mainly Antarctic silverfish *Pleuragramma antarcticum*) and krill (mainly *Euphausia crystallorophias* and *E. superba*) and occasionally on squid (mainly *Psychroteuthis glacialis*) (Ainley et al. 1984, 1992; Ridoux and Offredo 1989, Rau et al. 1992, Van Franeker and Williams 1992).

Since 1964, three colonies of snow petrels in the Pointe Géologie archipelago have been monitored annually (Chastel et al. 1993, Barbraud et al. 1999, Jenouvrier et al. 2005). In these colonies all adult individuals were identified, ringed with a stainless steel band, measured (wing length ± 1 mm, culmen length ± 0.1 mm, tarsus length ± 0.1 mm, and bill depth ± 0.1 mm, see (Barbraud and Jouventin 1998) for details), and sexed by vocalization (females have higher sound frequency than males (Guillotin and Jouventin 1980)) during nests visits made just after the end of the laying period. Hatching dates were recorded by daily inspections of nest contents, and a final nest visit in mid-February was made to mark the chicks and estimate breeding success. Body size measurements (wing length, culmen length, and body mass ± 1 g) were also carried out annually since 1993 on all chicks of the three study colonies 40 days after hatching. We used this data set to investigate environmental effects on fledging body condition.

In addition to these three colonies, all nests of the archipelago were marked and their contents checked once during the second week of December to identify the breeding and non-breeding birds, and once in mid-February to mark the chicks with a stainless steel ring just before fledging. We used this data set to investigate environmental effects on juvenile survival.

Appendix F2: Environmental variables

Sea ice contributes to a substantial proportion of the annual primary productivity in the seasonal ice zone and is important in the life cycle of krill (Loeb et al. 1997) and Antarctic silverfish (Koubbi et al. 2011, Vacchi et al. 2012), both primary food resources for snow petrels. In addition, snow petrels are known to forage exclusively in the sea ice zone targeting specific sea ice concentration areas (Ainley et al. 1984, 1993). In the same way, sea surface temperature plays a fundamental role in net primary production (Behrenfeld et al. 2006), which may have an effect in the distribution and abundance of snow petrels' preys. Sea ice concentration and sea surface temperature are known to affect demographic parameters in several Antarctic seabird species (Barbraud et al. 2011).

The SAM is the dominant mode of atmospheric variability in the Southern Hemisphere, and is characterized by the displacements of atmospheric masses between the polar regions and the mid-latitudes (Marshall 2003). SAM is related to the temperature variation of the Antarctic, the temperature of the surface waters of the Southern Ocean and the distribution of sea ice around the Antarctic. A positive phase of the SAM is associated with an amplification of the surface westerlies around 60°S, and a weakening of the surface westerlies farther north. This induces Ekman drift which increases Antarctic sea ice extent and improves upwelling near the Antarctic continent (Holland et al. 2017).

Monthly SIC and SST data were obtained from http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/.NCEP/.EMC/.CMB/.GLOBAL/.Reyn_SmithOlv2/. To take into account the variation in the spatio-temporal distribution of adult snow petrels (Delord et al. 2016), these two covariates were extracted during the chick-rearing period (from January to March) for the sector 66°S-67°S, 139°E-142°E corresponding to the Dumont d'Urville Sea, and during the winter period (from April to September) for the sector 66°S-67°S, 130°E-149°E when birds use a larger feeding area (Delord et al. 2013).

Annual SAM values were obtained from the online database of the British Antarctic Survey (Anon n.d.). Since some climate covariates were correlated to each other (table F1) we used variance inflation factors to assess which explanatory variables were collinear and should be dropped before starting the analyses (Zuur 2009). A cut-off value of 3 was used to remove collinear variables.

Appendix F3: Modelling fledging body condition

The scale mass index (SMI) adjusts the mass of all individuals to that expected if they had the same body size. We used the score of the first axis of a principal component analysis (PC1) combining wing and culmen lengths to characterize body size. PC1 accounts for 68% of the total variance and the wing and culmen length measurements are highly correlated with PC1 ($r > 0.66$; $P < 0.001$). The SMI was calculated for each individual i according to the formula:

$$SMI_i = M_i * \left(\frac{L_0}{L_i}\right)^b$$

(Peig and Green 2009)

where M_i and L_i are, respectively, the body mass and the PC1 score of the individual i , L_0 , is the value of PC1 for the whole studied population and b the slope estimate of the SMA (Standardized Major Axis) regression of log-transformed body mass on log-transformed PC1. We used the SMI obtained for each chick as an indicator of fledging body condition.

The interest of GAMM is the smoothing function which allows to make more flexible assumptions about the real relationship between the response variable and the predictors (Wood 2004, 2017). Thus, GAMM can describe complex non-linear relationships between a response variable and predictors. In addition to the three climatic covariates described above, we also considered three non-climatic covariates that could influence the SMI: the body size of the parents (Size), which affects the feeding frequency of the chicks and thus potentially the SMI (Barbraud et al. 1999); the hatching date (Date), which is known to affect the body condition of chicks in birds (Spear and Nur 1994, Monros et al. 2002); and yearly breeding success of the monitored colonies (BS), which may be an indicator of trophic conditions during the breeding season (Boyd and Fox 2013, Iles et al. 2013). In order to take into account the individual variability of the parents, we added a random effect for each parent in the model. Indeed, over all the years of the dataset, breeding adults can have several chicks, generating autocorrelation that can affect the results of the model. To incorporate this pattern into the model, each year was allowed to have a different variance.

Therefore, our initial model was:

$$E(SMI_i) = \beta_0 + f_1(SIC_i) + f_2(SAM_i) + f_3(Size_i) + f_4(Date_i) + f_5(BS_i) + \varepsilon_i + \delta_i$$

where $E(SMI_i)$ is the expected value of the SMI as a function of the predictors, β_0 is an intercept, $f_k = 1, \dots, 6$ are nonparametric smoothing functions, ε_i and δ_i are normally distributed random effects with mean zero and variance σ_ε^2 and σ_δ^2 , respectively. The dataset consisted of $n = 1165$ chicks for which SMI was calculated. Residual normality was visually verified. We use a GAMM with a Gaussian family and identity link function. Model were fit with R 3.2.2 (Team 2015).

The use SMI has been criticized as a nonlethal measure of body condition in seabirds (Jacobs et al. 2012). Therefore, in addition to the SMI, we calculated the body condition index (BCI) estimated for each individual as the residual from an ordinary least squares regression of mass on the PC1 (Jacobs et al. 2012). We then ran the same GAMM model as for SMI.

Appendix F4: Modelling juvenile survival

The snow petrel is a long-lived species with an average age of first breeding around 9-10 years (Chastel et al. 1993). Therefore, to have a sufficient number of observations to estimate juvenile survival, we considered individuals banded as chicks from 1964 to 2000 ($n = 6418$) and recaptured in the Pointe Géologie archipelago during the period 1964 to 2015, allowing us to know the age at recapture with precision. Chicks banded during the last 15 years (2001 to 2016) were not included in the analysis since these cohorts probably have not yet fully recruited (90% of a cohort is recruited 15 years after banding, (Jenouvrier et al. 2005)). Individuals that were never seen again after marking were taken into account to avoid an overestimation of survival. Observations at other snow petrel breeding sites outside the Pointe Géologie archipelago suggests that very few individuals ($n = 2$) born in the archipelago were breeding in distant colonies (25-1300 km). From the initial marking event and the successive recaptures at each breeding season we constructed a capture history for each individual coded with a "1" when the individual was observed and with a "0" when the individual was not observed. Individuals not observed may be dead, alive and absent from the recapture zone or alive and present in the recapture area but not detected.

Since our main interest was in modelling the factors affecting juvenile survival, the initial capture-mark-recapture model (Lebreton et al. 1992) from which model selection was performed was model ($\Phi_{\text{juv},t}$, ad page), where apparent survival of juvenile individuals was time dependent, survival of adult individuals was constant and recapture probability was fully age dependent with 51 age classes. Since no individual was observed on colonies before the age of 5 we constrained the probability of recapture from 1 to 4 years to 0 and survival probabilities of ages 2 to 5 to 1 in order to make the parameters identifiable (Lebreton et al. 2003). Thus, juvenile survival was estimated over the first 5 years of life. Adult survival was constrained to be constant from age 6, corresponding to the minimum age at first breeding (Chastel et al. 1993, Jenouvrier et al. 2005) and as suggested by a previous study (Péron et al. 2016). From this initial model, we tested different models where age classes on recapture probability were aggregated starting from the oldest age

classes. We also tested whether the recapture probability varied according to a linear or quadratic trend (on a logit scale) according to age. For body size of the parents and chick SMI only 7 years of data were available to test their effect on juvenile survival (since chicks were measured only from 1993 and the cohorts born after 2000 were excluded from the survival analysis), which was insufficient. The period available for each covariate is presented in table F2.

The effects of covariates were tested using linear or quadratic (on a logit scale) relationships and using analysis of deviance (ANODEV) following (Skalski et al. 1993, Grosbois et al. 2008). The proportion of variance explained by covariates (R^2 , (Skalski 1996)) was calculated as:

$$r^2 = \frac{\text{Deviance (Mcst)} - \text{Deviance (Mcov)}}{\text{Deviance (Mcst)} - \text{Deviance (Mt)}}$$

where Mcov is the covariate model, Mt is the time-dependent model and Mcst is the constant model.

Goodness-of-fit of the initial model was evaluated using the median c-hat approach (with 10 levels of c-hat and 10 replicate points at each level) available in MARK, and the estimated variance inflation factor c-hat was used to adjust standard errors and model selection criterion (Burnham and Anderson 2004). Model selection was performed using the corrected quasi-likelihood adjusted Akaike Information Criterion (QAICc) (Anderson and Burnham 1999). In practice, we consider two models as different if the difference of QAICc between these models is greater than 2. The median c-hat goodness-of-fit test indicated that the global model fit the data adequately (c-hat = 1.17, (Lebreton et al. 1992)). Accordingly, this model was used as a starting point for analysing the data on snow petrel survival with a c-hat value of 1.17.

Appendix F

Table F1: Testing for collinearity between different covariates before and after selection. VIF = variance inflation factor.

Covariate	VIF test value before variable selection	VIF test value after variable selection
Breeding success	1.41	1.24
Adult body size	1.05	1.04
Sea ice concentration in summer	8.06	1.23
Anomaly of sea surface temperature in summer	10.97	Not selected
Sea ice concentration in winter	25.07	Not selected
Anomaly of sea surface temperature in winter	28.80	Not selected
Southern Annular Mode	2.47	1.16
Laying date	1.16	1.12

Table F2: Time period available for each covariate of the model.

Covariate	Years available
Southern Annular Mode	1964 to 2000
Sea ice concentration	1981 to 2000
Breeding success	1964 to 2000
Body size of the parents	1993 to 2000
Fledging SMI	1993 to 2000

Appendix F

Table F3: Modelling recapture probability and juvenile survival probability of snow petrels from Pointe Géologie between 1964 and 2000. k = number of identifiable parameters.

Model number	Model structure	k	Deviance	QAICc	Δ QAICc
1	$\Phi_{\text{juv.t, ad p51}}$	85	6861.9	13639.4	32.8
2	$\Phi_{\text{juv.t, ad p45}}$	79	6865.6	13630.8	24.2
3	$\Phi_{\text{juv.t, ad p40}}$	74	6875.4	13630.4	23.8
4	$\Phi_{\text{juv.t, ad p35}}$	69	6879.8	13624.7	18.1
5	$\Phi_{\text{juv.t, ad p30}}$	64	6884.5	13619.2	12.6
6	$\Phi_{\text{juv.t, ad p25}}$	59	6885.9	13610.5	3.9
7	$\Phi_{\text{juv.t, ad p20}}$	54	6900.5	13614.9	8.3
8	$\Phi_{\text{juv.t, ad p21}}$	55	6891.9	13608.4	1.8
9	$\Phi_{\text{juv.t, ad p22}}$	56	6890.8	13609.3	2.7
10	$\Phi_{\text{juv.t, ad p23}}$	57	6886.1	13606.6	0
11	$\Phi_{\text{juv.t, ad p24}}$	58	6886.1	13608.7	2.1
12	$\Phi_{\text{juv, ad p23}}$	21	7127.9	13775.9	169.3

Table F4: Results of the GAMM model explaining fledging body condition in snow petrels as a function of environmental and intrinsic covariates. Results for Scale mass index (SMI) and Body condition index (BCI) are reported. Results using BCI suggest a positive effect, although weak, of adult body size (structurally larger parents tend to fledge chicks in better conditions) and laying dates (females that lay their egg later tend to fledge chicks in better condition).

Index	Variables	Smoother edf	F-test	P-value
SMI	Southern Annular Mode	1.87	19.867	<0.001
	Sea ice concentration	1.76	48.283	<0.001
	Adult body size	1.51	1.929	0.09
	Laying date	1.00	0.002	0.96
	Breeding success	1.00	0.373	0.48
BCI	Southern Annular Mode	1.92	17.98	<0.001
	Sea ice concentration	1.93	28.23	<0.001
	Adult body size	1.52	5.35	0.03
	Laying date	1.85	6.09	0.02
	Breeding success	1.00	1.68	0.19

Appendix F

Figure F1: Standardized temporal trends of SMI (solid line, solid circles) and SIC (dashed line, triangles) from 1993 to 2014 for the January-March period. Error bars are s.e.

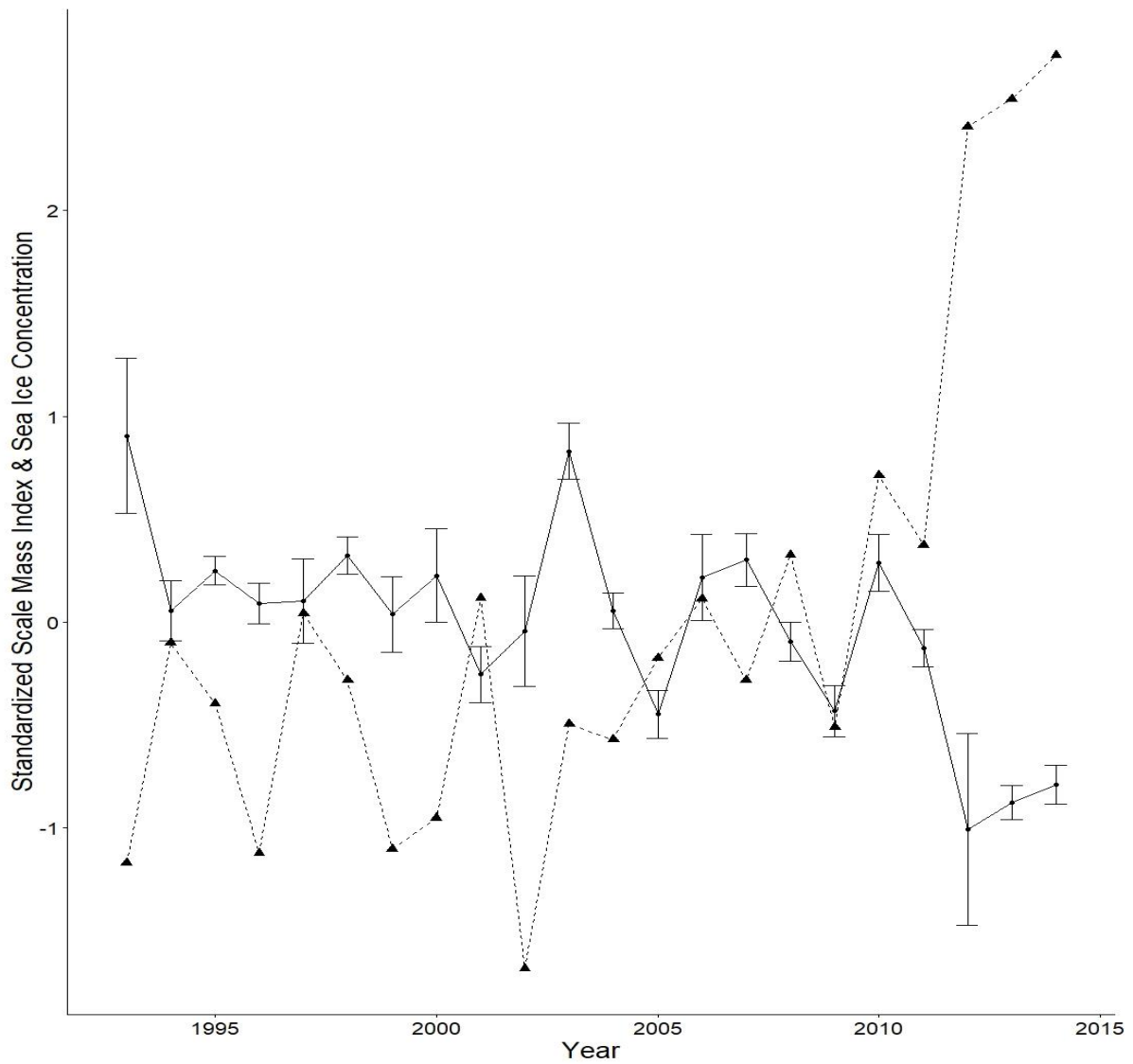
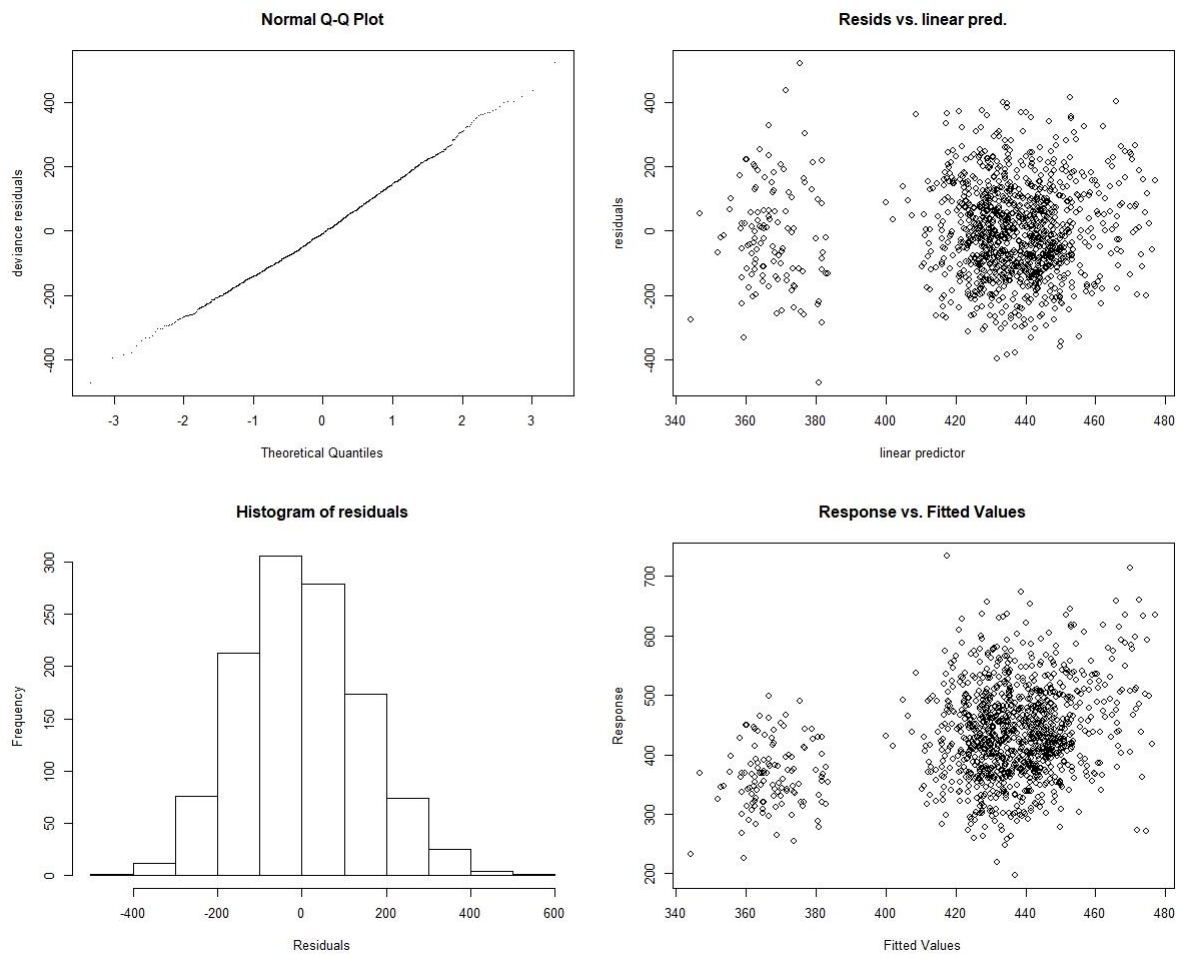


Figure F2: Standard diagnostic plots from the residuals of the model.



Appendix F

Figure F3: Estimated smoothing curves (with s.e.) for SIC in relation with the Scale Mass Index (a) and the Body Condition Index (b).

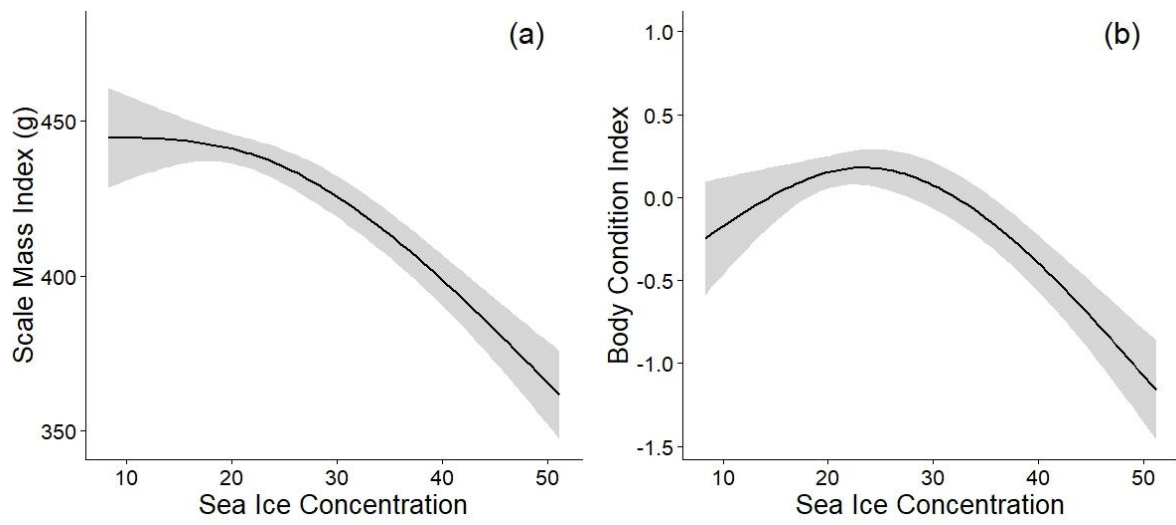
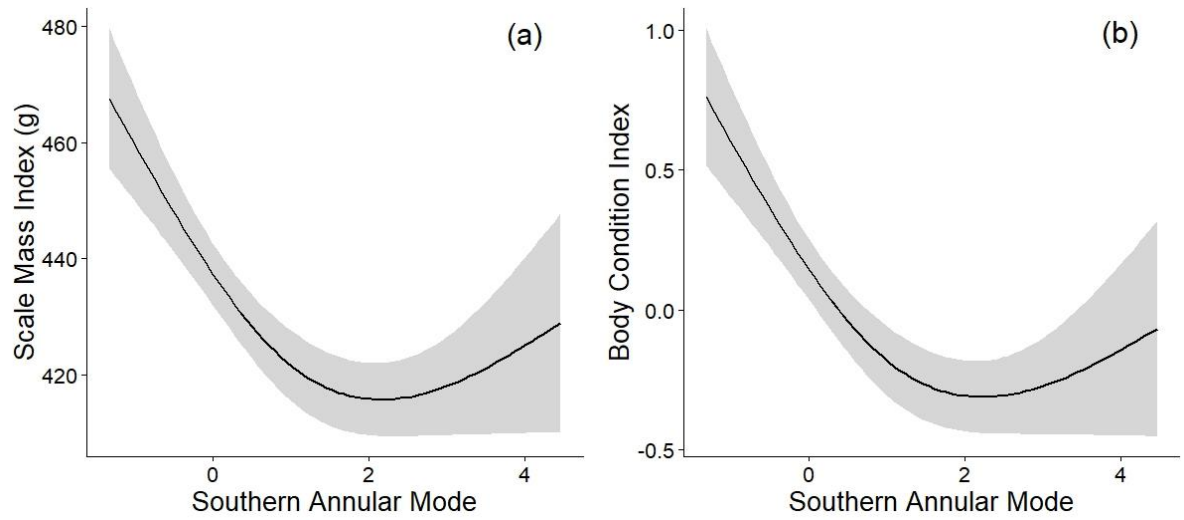


Figure F4: Estimated smoothing curves (with s.e.) for SAM in relation with the Scale Mass Index (a) and the Body Condition Index (b).



Appendix F

Literature cited

Ainley, D. G., E. F. O'Connor, and R. J. Boekelheide (1984). The Marine Ecology of Birds in the Ross Sea, Antarctica. *Ornithological Monographs*:iii–97.

Ainley, D. G., C. A. Ribic, and W. R. Fraser (1992). Does prey preference affect habitat choice in Antarctic seabirds? *Marine Ecology Progress Series*:207–221.

Ainley, D. G., C. A. Ribic, and L. B. Spear (1993). Species-habitat relationships among Antarctic seabirds: a function of physical or biological factors? *Condor*:806–816.

Anderson, D. R., and K. P. Burnham (1999). Understanding information criteria for selection among capture-recapture or ring recovery models. *Bird Study* 46:S14–S21.

Anon (no date). British Antarctic Survey - Polar science for planet earth. [Online.] Available at <https://www.bas.ac.uk/>.

Barbraud, C., K. Delord, and H. Weimerskirch (2015). Extreme ecological response of a seabird community to unprecedented sea ice cover. *Royal Society Open Science* 2:140456–140456.

Barbraud, C., and P. Jouventin (1998). What Causes Body Size Variation in the Snow Petrel *Pagodroma nivea*? *Journal of Avian Biology* 29:161.

Barbraud, C., P. Rivalan, P. Inchausti, M. Nevoux, V. Rolland, and H. Weimerskirch (2011). Contrasted demographic responses facing future climate change in Southern Ocean seabirds: Seabird demography and climate change. *Journal of Animal Ecology* 80:89–100.

Barbraud, C., H. Weimerskirch, G. G. Robertson, and P. Jouventin (1999). Size-related life history traits: insights from a study of snow petrels (*Pagodroma nivea*). *Journal of Animal Ecology* 68:1179–1192.

Behrenfeld, M. J., R. T. O'Malley, D. A. Siegel, C. R. McClain, J. L. Sarmiento, G. C. Feldman, A. J. Milligan, P. G. Falkowski, R. M. Letelier, and E. S. Boss (2006). Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature* 444:752–755.

- Boyd, H., and A. D. Fox (2013). Effects of climate change on the breeding success of White-fronted Geese *Anser albifrons flavirostris* in west Greenland. *Wildfowl* 58:55–70.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson (2004). Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research* 33:261–304.
- Chastel, O., H. Weimerskirch, and P. Jouventin (1993). High annual variability in reproductive success and survival of an Antarctic seabird, the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia* 94:278–285.
- Delord, K., C. Barbraud, C. A. Bost, Y. Cherel, C. Guinet, and H. Weimerskirch (2013). Atlas of top predators from French Southern Territories in the Southern Indian Ocean. The National Center for Scientific Research France - CNRS-CEBC UMR7372 UMS3462.
- Delord, K., P. Pinet, D. Pinaud, C. Barbraud, S. De Grissac, A. Lewden, Y. Cherel, and H. Weimerskirch (2016). Species-specific foraging strategies and segregation mechanisms of sympatric Antarctic fulmarine petrels throughout the annual cycle. *Ibis* 158:569–586.
- 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.
- Guillot, M., and P. Jouventin (1980). Le Pétrel des neiges à Pointe Géologie.
- Holland, M. M., L. Landrum, Y. Kostov, and J. Marshall (2017). Sensitivity of Antarctic sea ice to the Southern Annular Mode in coupled climate models. *Climate Dynamics* 49:1813–1831.
- Iles, D. T., R. F. Rockwell, P. Matulonis, G. J. Robertson, K. F. Abraham, J. C. Davies, and David. N. Koons (2013). Predators, alternative prey and climate influence annual breeding success of a long-lived sea duck. *Journal of Animal Ecology* 82:683–693.
- Jacobs, S. R., K. Elliott, M. F. Guigueno, A. J. Gaston, P. Redman, J. R. Speakman, and J.-M. Weber (2012). Determining Seabird Body Condition Using Nonlethal Measures. *Physiological and Biochemical Zoology* 85:85–95.

Appendix F

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

Koubbi, P., P.-A. Hulley, P. Pruvost, P. Henri, J.-P. Labat, V. Wadley, D. Hirano, and M. Moteki (2011). Size distribution of meso- and bathypelagic fish in the Dumont d'Urville Sea (East Antarctica) during the CEAMARC surveys. *Polar Science* 5:195–210.

Lebreton, J. D., J. E. Hines, R. Pradel, J. D. Nichols, and J. A. Spendelov (2003). Estimation by capture-recapture of recruitment and dispersal over several sites. *Oikos* 101:253–264.

Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson (1992). Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs* 62:67–118.

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.

Marchant, S., and P. J. Higgins (1990). Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic birds. Vol. 1: Ratites to Ducks, Part A-Ratites to Petrels, Part B-Australian Pelican to Ducks. Oxford University Press, Melbourne.

Marshall, G. J. (2003). Trends in the Southern Annular Mode from observations and reanalyses. *Journal of Climate* 16:4134–4143.

Micol, T., and P. Jouventin (2001). Long-term population trends in seven Antarctic seabirds at Pointe Géologie (Terre Adélie) Human impact compared with environmental change. *Polar Biology* 24:175–185.

Monros, J. S., E. J. Belda, and E. Barba (2002). Post-fledging survival of individual great tits: the effect of hatching date and fledging mass. *Oikos* 99:481–488.

Peig, J., and A. J. Green (2009). New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118:1883–1891.

- Péron, G., J.-M. Gaillard, C. Barbraud, C. Bonenfant, A. Charmantier, R. Choquet, T. Coulson, V. Grosbois, A. Loison, G. Marzolin, N. Owen-Smith, et al. (2016). Evidence of reduced individual heterogeneity in adult survival of long-lived species: BRIEF COMMUNICATION. *Evolution* 70:2909–2914.
- Rau, G. H., D. G. Ainley, J. L. Bengtson, J. J. Torres, and T. L. Hopkins (1992). 15 N/14 N and 13 C/12 C in Weddell Sea birds, seals, and fish: implications for diet and trophic structure. *Marine Ecology Progress Series*:1–8.
- Ridoux, V., and C. Offredo (1989). The diets of five summer breeding seabirds in Adélie Land, Antarctica. *Polar Biology* 9:137–145.
- Skalski, J., A. Hoffmann, and S. Smith (1993). Testing the significance of individual- and cohort-level covariates in animal survival studies. In *Marked individuals in the study of bird population* (J. D. Lebreton and P. M. North, Editors). Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland: Birkhäuser, pp. 9–28.
- Skalski, J. R. (1996). Regression of abundance estimates from mark–recapture surveys against environmental covariates. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53(1):196–204.
- Spear, L., and N. Nur (1994). Brood Size, Hatching Order and Hatching Date: Effects on Four Life-History Stages from Hatching to Recruitment in Western Gulls. *The Journal of Animal Ecology* 63:283.
- Team, R. C. (2015). R: A language and environment for statistical computing [Internet]. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2014.
- Vacchi, M., P. Koubbi, L. Ghigliotti, and E. Pisano (2012). Sea-Ice Interactions with Polar Fish: Focus on the Antarctic Silverfish Life History. In *Adaptation and Evolution in Marine Environments, Volume 1* (G. di Prisco and C. Verde, Editors). Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 51–73.
- Van Franeker, J. A., and R. Williams (1992). Diet of fulmarine petrels in the Windmill Islands, Wilkes Land, Antarctica. Preliminary results. *Circumpolar journal* 7:134–138.

Appendix F

Wood, S. N. (2004). Stable and Efficient Multiple Smoothing Parameter Estimation for Generalized Additive Models. *Journal of the American Statistical Association* 99:673–686.

Wood, S. N. (2017). *Generalized additive models: an introduction with R*. 2nd Edition. CRC press, Boca Raton, Fla.

Zuur, A. F. (Editor) (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York, NY.

Appendix G

Le pétrel des neiges, sentinelle du changement climatique en Antarctique



Auteurs



Christophe Barbraud
14 novembre
2018, 21:45
CET



Le pétrel des neiges, oiseau marin vivant en Antarctique, peut vivre jusqu'à l'âge de 50 ans.
Christophe Sauser, CC BY-NC-ND

La manière dont le changement climatique influence les écosystèmes terrestres et marins est devenue ces dernières décennies un sujet de préoccupation majeur pour l'écologie et la biologie de la conservation.

Aux pôles, de profonds changements sont déjà visibles ; ils conduisent à une modification du cycle de vie de certaines espèces animales ou végétales.

En Arctique, au pôle Nord, l'étendue et l'épaisseur de la banquise ont drastiquement diminué ces quarante dernières années, avec deux records de fonte, en mars 2017 puis en mars 2018. Cette réduction menace les espèces qui dépendent de la banquise pour vivre et certains oiseaux marins ont été forcés de modifier leur régime alimentaire, ce qui a entraîné une baisse de la survie de leurs poussins.

Appendix G

En Antarctique, au pôle Sud, les changements climatiques entraînent des modifications plus contrastées de la banquise selon les régions. La réponse des écosystèmes diffère ainsi suivant que la couverture de glace augmente ou diminue.



Vue de la banquise fragmentée. Christophe Sauser, CC BY-NC-ND

Le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) prévoit dans ses projections climatiques une diminution globale de l'épaisseur et de l'étendue de la glace de mer en Antarctique d'ici la fin du siècle. Ce qui entraînerait une modification de l'écosystème naturel au détriment de nombreux organismes.

Positionnés en haut du réseau dit « trophique », c'est-à-dire de l'ensemble des chaînes alimentaires reliées entre elles au sein des océans, les prédateurs marins supérieurs (oiseaux, mammifères ou thons, par exemple) constituent d'excellents indicateurs biologiques de ces transformations.

Ces prédateurs utilisent de vastes zones en mer pour trouver leur nourriture et intègrent donc les variations de l'environnement océanique à de larges échelles spatiales. Ces animaux sont en outre « longévifs », certains individus pouvant vivre jusqu'à 50 ans. Ils témoignent ainsi des variations de l'environnement à l'échelle de nombreuses années, permettant d'avoir une vision globale de l'état d'un écosystème. Le pétrel des neiges en fait partie.

Direction l'archipel de Pointe-Géologie

Oiseau prédateur marin supérieur, le pétrel des neiges (*Pagodroma nivea*) est sensible aux fluctuations de la banquise. Il s'agit d'une espèce dite « pagophilique » – c'est-à-dire écologiquement dépendante de la glace de mer – se nourrissant presque exclusivement dans les zones de banquise fragmentée (pack-ice).

Il s'alimente en plongeant ou en saisissant ses proies à la surface, essentiellement de petits poissons antarctiques et du krill (petits crustacés).

Les pétrels des neiges, qui constituent une espèce endémique de l'Antarctique et de l'océan Austral, peuvent vivre une cinquantaine d'années et nichent en colonies sur les zones rocheuses du littoral antarctique. Ils se reproduisent de novembre à mars – période de l'été austral – et reviennent tous les ans dans la même colonie pour se reproduire, allant jusqu'à réutiliser le même nid que les années précédentes. Cela facilite le suivi individuel et les pétrels des neiges constituent ainsi un modèle de choix pour les scientifiques.

Une étude à long terme sur des pétrels de l'archipel de Pointe-Géologie (Terre Adélie, en Antarctique), initiée en 1963 et toujours en cours aujourd'hui, a déjà permis de mettre en évidence une corrélation entre la démographie des adultes et les conditions de la banquise en hiver.

L'étude a par exemple révélé que la survie individuelle des adultes était meilleure lorsque l'étendue de banquise austral était moins importante au début de l'hiver. Même si les causes exactes restent mal connues, il est probable que l'étendue de banquise à cette période ait un effet sur la quantité de ressources alimentaires (principalement des poissons et des crustacés) disponibles pour ces oiseaux.

Sur la trace des jeunes pétrels

À la suite de ce travail, notre équipe de recherche s'est intéressée aux traits d'histoire de vie – ces paramètres impliqués dans la survie et la reproduction des organismes – qui caractérisent les premiers stades de la vie des pétrels. Ces stades, dits juvéniles, caractérisent la vie des individus entre leur naissance et leur première reproduction ; ils influencent fortement la dynamique des populations chez les espèces à longue durée de vie comme le pétrel des neiges. C'est en effet de leur survie que va

Appendix G

dépendre leur reproduction future (en moyenne à l'âge de 10 ans) et donc l'avenir de la population.

Il nous est donc paru primordial de développer nos connaissances sur les juvéniles et leurs réponses aux fluctuations environnementales liées au changement climatique.

Dans une étude publiée en juillet 2018 dans la revue scientifique *Biology Letters*, nous avons voulu étudier deux questions concernant les juvéniles de pétrels des neiges : La condition corporelle et la survie juvénile suivent-elles au cours des années une tendance particulière ? Les paramètres de survie et de reproduction sont-ils influencés par la glace de mer ?



La survie des jeunes pétrels influence fortement la dynamique démographique de l'espèce. Christophe Sauser, CC BY-NC-ND



Quarante jours après sa naissance, le pétrel des neiges peut réaliser son premier envol. Christophe Sauser, CC BY-NC-ND

Les poussins de 200 nids

À l'aide d'un suivi à long terme initié en 1993, nous avons pu modéliser la condition corporelle des jeunes pétrels juste avant leur envol du nid. Cette condition est calculée pour un individu en divisant sa masse par sa taille, relativement à la taille moyenne des individus de la population. La condition corporelle indique la quantité de réserves de graisse de l'individu. Ainsi, à taille égale, un individu à la condition corporelle forte aura plus de réserves énergétiques qu'un individu à la condition corporelle faible.

Dans ce suivi, l'ensemble des poussins de 200 nids sont mesurés et pesés chaque année à l'âge de 40 jours, soit quelques jours avant leur envol. Au cours de la période 1993-2014, la condition corporelle des jeunes pétrels s'est détériorée tandis que la concentration en glace de mer en été pendant la période de croissance des juvéniles a augmenté.

Des proies moins accessibles

Appendix G

La relation entre la concentration de glace de mer et la condition corporelle semble non linéaire : en dessous de 20 à 30 % de concentration de glace, correspondant au pourcentage de la surface de l'océan recouverte par de la banquise, la condition corporelle est stable. Au-delà, elle décroît.

Ce qui signifie que les années où les concentrations de glaces sont élevées, les adultes de pétrels des neiges peinent à trouver les ressources alimentaires nécessaires aux poussins, ces ressources étant plus rares et les proies moins accessibles pendant la période d'élevage des jeunes.

La concentration de glace est connue pour affecter la production primaire océanique, c'est-à-dire la production de matière organique sous la forme de plancton végétal, et donc les ressources alimentaires disponibles pour les proies des pétrels. Lorsque la concentration de glace est élevée, la banquise fournit également une barrière naturelle aux proies contre les prédateurs.

Pétrels mais aussi manchots, guillemots, mouettes

La survie des juvéniles, évaluée grâce à la proportion de juvéniles ayant survécu entre leur envol et l'âge de 5 ans – âge du premier retour à la colonie –, semble affectée par les mêmes processus que la condition corporelle. Lorsque la concentration de glace est importante, l'abondance et l'accessibilité des proies se trouvent diminuées.

Les augmentations récentes de concentration de glace de mer dans certaines régions de l'Antarctique ont donc eu un impact négatif sur la condition corporelle et la survie des jeunes pétrels des neiges. Et ces augmentations auront probablement un impact négatif sur la démographie de l'espèce. Ces résultats contrastent avec les effets positifs observés chez d'autres espèces dépendantes de la glace, comme le manchot Adélie (*Pygoscelis adeliae*) par exemple.



Le pétrel plonge à la surface de l'eau pour se nourrir de poissons et de crustacés. Christophe Sauser, CC BY-NC-ND

C'est pourquoi d'autres études à long terme documentant les effets de la glace de mer sur les traits d'histoire de vie sont nécessaires pour améliorer notre compréhension des effets complexes de cette glace sur la démographie des prédateurs et des écosystèmes polaires.

C'est l'un des objectifs principaux de notre projet scientifique « Sentinels of the sea ice » (Sensei) qui vise à comprendre les effets des variations de la glace de mer en Arctique et en Antarctique sur un cortège d'espèces d'oiseaux (dont le pétrel des neiges, mais aussi des manchots, guillemots et mouettes) et de mammifères marins (phoques) associées à la glace de mer.

Le projet de recherche « Sentinels of the sea ice » (Sensei) est soutenu par le programme Climate Initiative de la Fondation BNP Paribas.



Appendix H

dossier

Le pétrel des neiges

Un suivi à long terme en Terre-Adélie

Texte : **Christophe Sauser**

doctorant en écologie au Centre d'études biologiques de Chizé
et **Christophe Barbraud**,
directeur de recherche en écologie des populations
au Centre d'études biologiques de Chizé, UMR 7372 CNRS,
79360 Villiers en Bois.

Photos : **Christophe Sauser**

Issu du grec *págos* signifiant « glace » et *dromás* « courir », et du latin *nivea* « neigeux », le nom scientifique du pétrel des neiges (*Pagodroma nivea*) parle de lui-même. Cet oiseau marin s'observe en effet uniquement dans des zones de banquise et de l'inlandsis du continent Antarctique, et c'est la seule espèce de pétrel ayant un plumage entièrement blanc, comme la neige. En Terre-Adélie, dans l'archipel de Pointe-Géologie, le pétrel des neiges fait l'objet d'un suivi effectué sans interruption depuis 1963.

Le pétrel des neiges capture ses proies à la surface de l'eau en vol.

Les observations en mer suggèrent que la population mondiale de pétrels des neiges est probablement de l'ordre de plusieurs millions d'individus, même si relativement peu de colonies sont connues car de nombreux sites de reproduction potentiels n'ont jamais été visités par des ornithologistes. En effet, toute zone rocheuse accessible pendant l'été austral est susceptible d'abriter une population de pétrels des neiges. Ainsi, des sites pourraient être occupés autour ou même à l'intérieur du continent antarctique sur des nunataks (massifs montagneux sortant de l'inlandsis). Il s'agit d'un oiseau exclusivement polaire qui se reproduit sur quelques îles relativement proches du continent Antarctique, sur les zones rocheuses du littoral, et parfois jusqu'à 400 km à l'intérieur du continent. Il établit son nid dans des cavités rocheuses à l'abri des prédateurs et des conditions météorologiques parfois sévères (température de -20 °C, vents violents de l'ordre de 200 km/h). En dehors de la saison de reproduction, les pétrels des neiges vivent en mer, autour de l'Antarctique exclusivement, dans les zones de banquise fragmentée (appelé *pack ice*) où ils trouvent les céphalopodes, les petits crustacés (par exemple le krill) ou les petits poissons dont ils se nourrissent. Le pétrel des neiges capture ses proies à la surface de l'eau en vol ou en s'immergeant partiellement, mais ne plonge pas. Il est très probable qu'il détecte ses proies en utilisant l'odorat en plus de la vue, car il figure parmi les espèces d'oiseaux ayant les glandes olfactives les plus volumineuses par rapport à leur taille.

Le plumage blanc de l'espèce, unique chez les pétrels, rend discrets ces deux individus posés sur la neige, près d'une colonie.

Oiseaux rois du monde marin

Actuellement, plus de 10 000 espèces d'oiseaux ont été répertoriées dans le monde, mais seulement 305 sont des oiseaux marins, soit à peine 3 %. Cette faible proportion est imputable à différents facteurs : la diversité de niches écologiques dans le milieu marin est plus limitée que dans le milieu terrestre ; le nombre de sites disponibles pour la nidification y est également limité ; enfin, les oiseaux marins présentent d'exceptionnelles capacités de dispersion, ce qui freine les processus de spéciation par isolement géographique des populations. Parmi les oiseaux marins, l'ordre des procellariiformes, caractérisés par la présence de narines tubulaires sur la partie supérieure du bec, regroupe les albatros, les pétrels, les puffins, les océanites et les puffinures ou pétrels plongeurs, soit 147 espèces. Il s'agit d'un groupe hétérogène, depuis les petits océanites pesant environ 20 g jusqu'aux grands albatros pouvant atteindre 12 kg. Ce sont les oiseaux de mer par excellence ; on les rencontre des bords du continent Antarctique jusqu'à l'extrême nord du Groenland, des atolls tropicaux les plus isolés jusqu'au voisinage des plus grandes métropoles côtières (cf. n° 313 p. 33 à 40).

De taille modeste (longueur : 35 à 40 cm ; masse : 200 à 400 g ; envergure : 75 à 80 cm), le pétrel des neiges (*Pagodroma nivea*) appartient au groupe des fulmarinés, au sein de la famille des procellariidés qui regroupe les fulmars (*Fulmarus* sp.), les pétrels géants (*Macronectes* sp.), le pétrel antarctique (*Thalassoica antarctica*), le damier du Cap (*Daption capense*). Le pétrel des neiges diffère suffisamment de toutes les autres espèces de la famille des procellariidés pour être l'unique représentant du genre *Pagodroma*.



Le pétrel des neiges

Se reproduire durant l'été austral

Le pétrel des neiges a été mentionné pour la première fois le 11 décembre 1772 dans le journal de bord du capitaine James Cook, célèbre explorateur du XVIII^e siècle. Le naturaliste de l'expédition Johann Georg Adam Forster lui donna alors le nom scientifique *Procellaria nivea*. C'est en 1856 que Charles Lucien Bonaparte crée le genre *Pagodroma* pour le pétrel des neiges. Ce n'est qu'en 1964 que Jean Prévost effectue en Terre-Adélie les premières descriptions de la biologie et de l'écologie de l'espèce. Il décrit notamment la période de reproduction qui se déroule pendant l'été austral, d'octobre (arrivée des adultes) à mars (émancipation des poussins). Après avoir passé l'hiver sur les blocs de glace dérivant en mer, les oiseaux adultes arrivent sur les îles en octobre, où ils cherchent un partenaire et un nid. Les pétrels des neiges sont généralement fidèles et retrouvent d'une année à l'autre le même nid et le même partenaire, puis retournent en mer pendant une quinzaine de jours afin de faire

des réserves adipeuses. La période de ponte débute après cet exode préposital. Après la ponte, les parents incubent alternativement un œuf unique en se relayant tous les 6 à 7 jours en moyenne, pendant lesquels le second partenaire va se nourrir en mer et est totalement absent du nid. Après l'éclosion, début janvier, les deux partenaires continuent de se relayer au nid pour garder, nourrir et réchauffer le poussin. Après la première semaine le poussin est émancipé thermiquement et les parents enchaînent les voyages en mer en le laissant seul au nid. Le poussin atteint sa taille maximale en trois semaines et s'envole du nid 45 jours après l'éclosion, un délai extrêmement rapide compte tenu de la taille de l'espèce. En comparaison, la période de croissance du pétrel de Tahiti (*Pseudobulweria rostrata*), une espèce de la même famille et de taille similaire, dure environ 110 jours, soit plus du double. Cette croissance rapide du poussin s'explique par la courte durée de la période propice à la reproduction : les pétrels des neiges se reproduisent durant le bref été austral et les petits doivent être indépendants avant que les premiers froids de l'hiver antarctique et la diminution des proies ne commencent à se faire sentir.

Pétrel des neiges et son poussin âgé d'environ une semaine.



Des suivis à long terme en Terre-Adélie

En Antarctique, quelques bases scientifiques sont implantées à proximité des lieux de nidification des pétrels des neiges. Ces derniers font l'objet d'un suivi méthodique à long terme sur certaines d'entre elles. Le plus long suivi de l'espèce – et un des plus longs sur les oiseaux au monde – se déroule depuis 1963 sur l'archipel de Pointe-Géologie en Terre-Adélie, autour de la base française Dumont d'Urville. Localisée sur le littoral est de l'Antarctique, c'est un endroit privilégié pour étudier la faune locale. Huit espèces d'oiseaux marins polaires viennent se reproduire à proximité, parmi lesquelles le manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*), le fulmar antarctique (*Fulmarus glacialisoides*) et le pétrel des neiges. Avec environ 1 000 couples présents chaque année, cette dernière espèce est particulièrement abondante sur l'archipel. Sur un échantillon d'environ 250 nids, le suivi consiste à identifier chaque individu qui revient à son nid à l'aide d'une petite bague en métal posée à la patte. Par la suite, les scientifiques contrôlent chaque année si les individus reviennent, se reproduisent, s'ils réussissent à élever un jeune, puis baguent tous les poussins de l'archipel avant leur envol afin de les identifier à leur retour sur les colonies plusieurs années après. Ces suivis individuels à long terme ont ainsi montré que le pétrel des neiges est un oiseau philopatric, c'est-à-dire que les jeunes reviennent sur leur zone de naissance pour se reproduire. Certains individus sont revus depuis plus de quarante ans.

Ce suivi a également permis de mettre en évidence plusieurs caractéristiques démographiques exceptionnelles du pétrel des neiges. Le taux de survie (la proportion des individus qui survivent d'une année à l'autre) des adultes est particulièrement élevé (95 %) ce qui en fait l'une des espèces d'oiseaux marins les plus longévives, similaire aux grands albatros. Des pétrels des neiges âgés de plus de 40 ans sont régulièrement recontactés, et le record de longévité à ce jour est un individu de 56 ans. Les oiseaux marins sont considérés comme des espèces à longue durée de vie, mais cette longévité extrême du pétrel des neiges est remarquable étant donnée sa taille relativement modeste. Comme la plupart des espèces longévives, le pétrel des neiges a une faible fécondité – les femelles ne pondent qu'un seul œuf par an sans possibilité d'en pondre un nouveau en cas d'échec, et celles qui ne sont pas en bonne condition physique peuvent s'abstenir de pondre certaines années – et une maturité sexuelle tardive – l'âge moyen de première reproduction est de 9 ans, et certains oiseaux ne viennent se reproduire que 15 ans après leur naissance.



Pétrels des neiges en vol.



La base scientifique Dumont d'Urville vue du ciel.

Vue de l'archipel de Pointe-Géologie entouré par la banquise. C'est là que des suivis sont effectués sur le pétrel des neiges depuis 1963.

Le pétrel des neiges

« De récentes modélisations prévoient une diminution globale d'un tiers de la banquise d'ici à la fin du siècle »

Les impacts des changements de l'environnement

Outre la découverte de ces caractéristiques démographiques remarquables, le suivi de ces pétrels permet de déterminer l'influence des variations de l'environnement sur cette population. Plusieurs études dans les années 2000 ont ainsi pu établir des liens entre une réduction de l'extension de la banquise en hiver et une augmentation de nombre de couples de pétrels des neiges, mais une diminution du succès reproducteur l'été suivant^{1,2}. Les proies des pétrels des neiges sont généralement des poissons associés à la banquise, comme la calandre antarctique (*Pleuragramma antarcticum*) ou des crustacés. Sous une épaisse couche de banquise il peut y avoir beaucoup de proies, mais inaccessibles car le pétrel ne peut pas casser la glace. Lorsque la banquise diminue, davantage de zones de pêche deviennent disponibles. Cependant, une réduction trop importante de la banquise limite aussi les sites favorables aux proies, qui sont alors moins abondantes l'été suivant, ce qui a des répercussions négatives sur le succès reproducteur du pétrel des neiges. Au contraire, une augmentation de la surface de la banquise en début d'hiver a un impact négatif sur la survie des adultes. L'hiver commence à la fin de la saison de reproduction, pendant laquelle certains oiseaux ont dû investir beaucoup d'énergie pour mener leur poussin à l'envol. En cette période délicate, une banquise trop étendue entraîne une baisse de l'abondance ou de l'accessibilité des proies nécessaires aux adultes pour reconstituer leurs réserves énergétiques.

En 2018, une étude³ a utilisé le suivi initié à Pointe-Géologie pour comprendre comment les variations de la banquise pouvaient affecter la condition corporelle des jeunes pétrels juste avant leur envol et la survie des juvéniles après leur envol. Les résultats suggèrent que lorsque la concentration de banquise (la proportion de la surface de la mer recouverte par du pack ice) est élevée, elle peut offrir aux proies une barrière naturelle contre les prédateurs. Ce qui signifie que les années où les concentrations de banquise sont élevées, les adultes peinent à trouver les ressources nécessaires aux poussins, les jeunes fraîchement envolés éprouvent des difficultés à se nourrir, les proies étant plus rares et moins accessibles.

Les travaux actuellement en cours portent sur l'effet du sexe et de la différence de performances entre individus ainsi que de leur colonie d'appartenance et enfin de plusieurs facteurs environnementaux (prédation, changement climatique) sur les caractéristiques démographiques de la population depuis une trentaine d'années. Les premiers résultats mettent en avant l'importance des disparités individuelles au sein d'une population pour comprendre la dynamique de celle-ci. Par exemple, on a vu que l'augmentation de la concentration de banquise en hiver

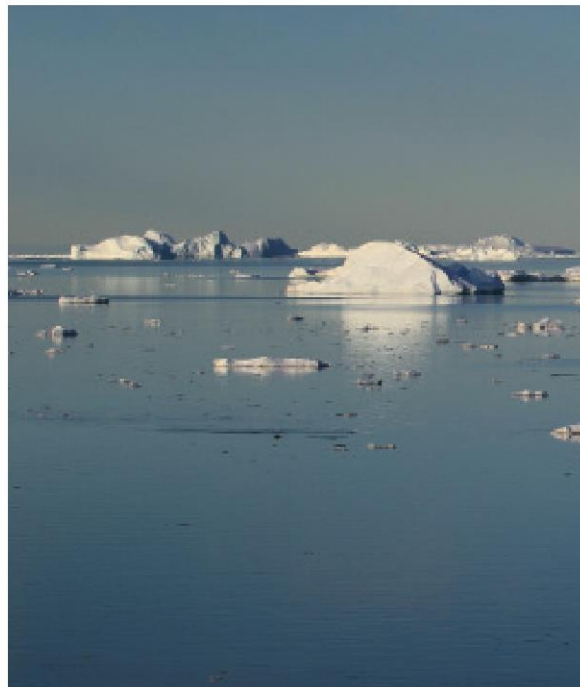
affecte la survie des adultes. Mais tous ne sont pas touchés de la même manière : ceux ayant réussi à élever un jeune durant l'été sont plus durement touchés, tandis que les individus non reproducteurs ou ayant échoué leur reproduction ne semblent pas affectés. Cela montre que la reproduction représente pour ces oiseaux un coût énergétique important, mis en avant lorsque les conditions de banquise sont défavorables.

Remonter dans le passé

Le pétrel des neiges présente un comportement de défense particulier qui permet aux scientifiques d'éclaircir ses habitudes depuis plusieurs milliers d'années. En effet, ils crachent sur les intrus qui s'approchent trop près du nid une huile stomacale qui, en raison du climat froid et sec de l'Antarctique, se solidifie à l'entrée des cavités des nids et forme ainsi un gisement appelé mumiyo. Les couches les plus anciennes de mumiyo peuvent dater de plusieurs milliers d'années. L'analyse de ces sédiments peut par exemple révéler des changements dans la sélection des proies ou des zones d'alimentation sur de longues périodes.

Dans une étude de 2011⁴, deux échantillons de mumiyo provenant de la Terre de la Reine-Maud en Antarctique ont été datés par la méthode du carbone 14 à, respectivement, 37 400 et 3 120 ans. Ainsi l'échantillon le plus ancien a fourni une preuve de l'existence d'une colonie de pétrels des neiges avant le

Icebergs autour de la base Dumont d'Urville.



dernier maximum glaciaire sur cette partie du continent Antarctique. Ces informations sont essentielles pour comprendre la répartition historique des populations de pétrels de neiges en Antarctique. Combinées au suivi à long terme sur la période contemporaine, l'ensemble de ces travaux permet de comprendre comment les variations climatiques affectent les populations de pétrels des neiges et d'oiseaux marins en général, mais aussi d'aider à prédire les réactions des espèces face aux changements climatiques actuels et futurs.

Quel avenir pour le pétrel des neiges ?

Les écosystèmes polaires semblent être particulièrement sensibles aux changements environnementaux, avec de nombreux effets déjà visibles sur certaines populations. Les prédateurs supérieurs, comme le pétrel des neiges, sont particulièrement affectés par ces changements : étant placés en haut du réseau trophique, ils subissent les répercussions des perturbations de toutes les espèces situées « en dessous » dans l'écosystème. Ainsi, une modification de la structure et de l'abondance des communautés de proies se répercutera sur les populations de prédateurs supérieurs. Jusqu'à présent, les variations climatiques en Antarctique avec des diminutions ou des augmentations de l'étendue de banquise



Pétrel des neiges défendant son nid. Les rochers autour de la cavité de son nid sont couverts de mumiyo (accumulation sub-fossilisée d'huile proventriculaire régurgitée).

sont très contrastées selon les régions. Cependant, de récentes modélisations prévoient une diminution globale d'un tiers de la banquise d'ici à la fin du siècle, rendant incertain l'avenir des populations de pétrels des neiges et plus globalement des écosystèmes polaires antarctiques. Couplés à ces projections climatiques, les suivis à long terme comme celui mené sur le pétrel des neiges sont donc des outils indispensables pour mesurer et tenter de prédire les effets des changements climatiques futurs sur les populations animales, mais également pour se prémunir de l'amnésie environnementale (cf. encadré).

L'amnésie environnementale, un biais courant

En l'absence de suivis historiques sur l'état des populations, la perception qu'ont les scientifiques, les gestionnaires et le public en général du changement de l'état de ces populations peut s'avérer totalement biaisée. En effet, sans perspective historique issue de l'expérience de chacun, de la mémoire individuelle ou collective et de suivis quantitatifs, chaque nouvelle génération constate et accepte la situation dans laquelle elle grandit comme étant une situation normale. Cela implique que lorsque l'état des populations change graduellement, il se produit également un changement graduel concernant la perception de l'état de référence de ces populations. C'est ce que l'on appelle l'amnésie environnementale⁵, ensuite formulé sous le nom de syndrome de la référence changeante⁶.

Le pétrel des neiges



Pétrel des neiges juste avant son envol d'une colonie.

Depuis le début du suivi à long terme des pétrels des neiges à Pointe-Géologie, la taille de la population est restée stable, malgré des variations selon les années dues aux fluctuations climatiques et de la glace de mer. Grâce à sa longévité exceptionnelle, le pétrel des neiges est assez bien adapté pour faire face aux fluctuations climatiques naturelles car il peut se permettre de manquer des reproductions lors d'années défavorables sans que cela affecte fortement la dynamique de la population. Cependant, si les changements climatiques sont trop rapides et importants, ils provoquent une diminution chronique de la reproduction, ou pire une augmentation de la mortalité, qui pourrait avoir des conséquences néfastes pour le maintien des populations. Comme chez toute espèce longévive, le taux de croissance maximum d'une population de pétrel des neiges, dont la durée de génération est de l'ordre de vingt ans, est faible, environ 5 % (soit 1/20). Cela rend cette espèce fragile à toute perturbation diminuant la survie ou la reproduction de manière chronique. Un tel événement s'est produit entre les années 1975 et 1980, période durant laquelle une diminution importante de la banquise pendant plusieurs années consécutives a provoqué une forte baisse de la reproduction des pétrels de neiges à Pointe-Géologie (seulement 20 % des couples ont élevé un jeune, contre 60 % en moyenne). Cet événement nous donne une idée des conséquences potentielles du changement climatique actuellement enclenché sur cette espèce endémique de l'Antarctique. Cela suffira-t-il à motiver des ajustements dans nos comportements et nos sociétés afin de le ralentir ? ■

32 LE COURRIER DE LA NATURE N° 318 - SEPTEMBRE-OCTOBRE 2019

Biblio

- 1- Barbraud C. & Weimerskirch H. 2001. Contrasted effects of the extent of sea-ice on the breeding performance of an Antarctic top predator, the Snow Petrel *Pagodroma nivea*. *Journal of Avian Biology* 32, 297-302.
- 2- Barbraud C., Weimerskirch H., Guinet C., Jouventin P. 2000. Effect of sea-ice extent on adult survival of an Antarctic top predator: the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia* 125, 483-488.
- 3- Sauser C., Delord K. & Barbraud C. 2018. Increased sea ice concentration worsens fledging condition and juvenile survival in a pagophilic seabird, the snow petrel. *Biology Letters* 14.
- 4- Thor G. & Low M. 2011. The persistence of the snow petrel (*Pagodroma nivea*) in Dronning Maud Land (Antarctica) for over 37,000 years. *Polar Biology* 34, 609-613.
- 5- Kahn Jr P.H. & Friedman B. 1995. Environmental views and values of children in an inner-city black community. *Child development*, 66 : 1403-1417.
- 6- Pauly D. 1995. Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends in Ecology and Evolution*, 10 : 430.

Note

a-Paradoxalement, l'augmentation de la banquise autour de certains secteurs de l'Antarctique est une conséquence du réchauffement climatique. En effet, il provoque une accélération de la fonte des glaces du continent et une stratification des masses d'eau de mer autour du continent. Actuellement ces deux phénomènes favorisent la formation de la banquise. Dans un second temps (avant la fin du siècle), lorsque le réchauffement va se poursuivre et s'intensifier, la banquise diminuera.

Les oiseaux marins polaires, sentinelles de la glace de mer : Réponses démographiques et traits d'histoire de vie

L'impact du changement climatique sur la glace de mer et les écosystèmes polaires qui en dépendent est reconnu depuis plusieurs décennies. Cependant, ces milieux sont généralement difficiles à étudier en raison de leur climat extrême, de leur isolement et des difficultés logistiques associées. Le manque de connaissances concernant les mécanismes reliant les traits d'histoire de vie des organismes polaires et la variation de la glace de mer est particulièrement préjudiciable à notre compréhension des conséquences du changement climatique sur les espèces longévives comme les oiseaux marins polaires. Ces derniers, généralement situés au sommet des réseaux trophiques, pourraient cependant constituer des espèces sentinelles des écosystèmes liés à la glace de mer. L'objectif de cette thèse est d'améliorer les connaissances sur les processus impliqués dans les réponses des populations de prédateurs marins polaires aux variations environnementales, et principalement les mécanismes liés à la glace de mer. Pour répondre à cet objectif nous nous sommes basés sur le suivi individuel à long terme de deux espèces d'oiseaux marins polaires, le pétrel des neiges (*Pagodroma nivea*) et le damier du Cap (*Daption capense*). Les deux espèces se reproduisent en milieu polaire. L'une est particulièrement dépendante de la glace de mer pour s'alimenter (le pétrel des neiges) tandis que l'autre préfère un habitat libre de glace (le damier du Cap). Au cours de ce travail, nous avons estimé l'influence de facteurs extrinsèques (forçages ascendants, descendants, météorologie locale) et intrinsèques (âge, expérience de reproduction, sexe, colonie) sur les réponses démographiques des espèces à l'aide de modèles multi-états de capture-marquage-recapture. Nous avons également testé l'influence des facteurs environnementaux sur les traits phénotypiques (condition corporelle et phénologie de reproduction) du pétrel des neiges. Chez les damiers du Cap nous montrons une diminution du succès reproducteur ainsi que l'influence de plusieurs paramètres extrinsèques (température de surface de l'eau de mer, prédation, météorologie locale) sur celui-ci. En parallèle nous montrons une augmentation de la survie des adultes et une corrélation de celle-ci avec l'oscillation Antarctique. Chez le pétrel des neiges, nous avons mis en évidence l'influence de la glace de mer et d'autres facteurs extrinsèques (prédation, oscillation Antarctique, météorologie locale) et intrinsèques (sexe, colonie, expérience de reproduction) sur de multiples traits démographiques. Nous avons également montré un décalage (retard) dans la phénologie de reproduction des pétrels des neiges en réponse à des changements environnementaux (concentration de glace de mer, vents) et nous avons constaté que la reproduction retardée avait un impact négatif sur la probabilité d'envol des poussins. Enfin nous avons aussi montré que la concentration de glace de mer et l'oscillation Antarctique ont une influence négative sur la survie et la condition corporelle des juvéniles de pétrel des neiges. Cette thèse permet d'apporter de nouvelles connaissances sur les liens entre glace de mer et les traits d'histoire de vie d'une espèce pagophile, le pétrel des neiges et d'une espèce moins associée à la glace, le damier du Cap. Ces connaissances permettent de mieux appréhender les conséquences du changement climatique sur les oiseaux marins polaires et les écosystèmes polaires en général, et apporte une contribution à la compréhension de la dynamique des populations concernant les variations démographiques intra spécifiques à fine échelle spatiale.